



НАУЧНЫЕ ТРУДЫ

НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

«ЧАВАШ ВАРМАНЕ»

ТОМ №3

О ФАУНЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) ЧУВАШИИ

А.Б. Ручин^{1,2}, Л.Я. Боркин³, Г.А. Лада⁴, С.Н. Литвинчук⁵,
Ю.М. Розанов⁶, М.К. Рыжов¹

¹Мордовский госуниверситет, ²Мордовский государственный заповедник
430005 Саранск, ул. Большевистская, д. 68; sasha_ruchin@rambler.ru

³Зоологический институт РАН,
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

⁴Тамбовский государственный университет,
392000 Тамбов, ул. Интернациональная, д. 33

⁵Институт цитологии РАН,
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., д. 4

Комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) включает три вида – озерную лягушку (*R. ridibunda* Pallas, 1771), прудовую лягушку (*R. lessonae* Camerano, 1882) и съедобную лягушку (*R. esculenta* Linnaeus, 1758). После более чем 200-летнего изучения этой группы лягушек новый виток интереса к ним был вызван удивительным открытием гибридной природы *R. esculenta*. К этому выводу на основании экспериментов по скрещиванию различных форм зеленых лягушек пришел польский зоолог Л. Бергер (Berger, 1967). Озерная и прудовая лягушки являются «нормальными» диплоидными менделевскими видами, тогда как съедобная лягушка имеет необычное гибридное происхождение от двух предыдущих и характеризуется особым механизмом

наследования (Graf, Polls Pelaz, 1989; Günther, 1991; Plötner, 2005). Дальнейшие исследования показали, что для гибридной формы свойственен необычный так называемый полуклональный тип размножения (Неррич, 1978; Боркин, Даревский, 1980). *Rana esculenta* может генетически и экологически успешно существовать вместе с родительскими видами (как только с одним из них, так и с обоими) или реже самостоятельно (т.е. без них), образуя различного рода популяционные системы, двуполые или однополые, диплоидные или с примесью полиплоидов.

Ареалы родительских видов из комплекса *R. esculenta* в целом достаточно хорошо изучены. Считается (Лада, 1995; Ананьева и др., 1998), что ареал съедобной лягушки в целом примерно совпадает с ареалом пруд-

довой лягушки, хотя и не везде. Однако в силу трудностей точной идентификации вида в полевых условиях (см. ниже) сообщения о находках *R. esculenta*, не основанные на применении надежных диагностических методов, необходимо подвергать определенному сомнению. Особенно это касается тех случаев, когда зоологи не имеют опыта работы с данным комплексом видов.

К настоящему времени с помощью метода проточной ДНК-цитометрии нами было достоверно доказано обитание *R. esculenta* в ряде регионов России. Так, съедобная лягушка обнаружена в Калининградской, Псковской, Московской, Тульской, Орловской, Ивановской, Нижегородской, Ульяновской и Самарской областях, в Татарстане, Удмуртии и Мордовии, а также в пяти областях Центрального Черноземья (Borkin et al., 1986, 1999, 2002; Lada et al., 1995; Okulova et al., 1997; Борисовский и др., 2001; Ручин и др., 2005а).

Для определения видовой принадлежности зеленых лягушек могут использоваться различные методы, из которых наиболее простым и доступным является морфологический анализ соотношения конечностей и формы пяточного бугра. Однако найденные морфологические различия между видами, если и имеют статистический характер, то только на уровне всей выборки, причем пределы изменчивости признаков *R. esculenta* с родительскими видами перекрываются (Лада, 1995; Lada et al., 1995; Pagano, Joly, 1999; Борисовский и др., 2000; Ручин и др., 2005б). В связи с этим в «поле» видовая принадлежность особей обычно вызывает определенные сомнения. Поэтому наиболее точными для диагностики пока

являются цитометрические и биохимические методы.

Полевое изучение зеленых лягушек проводилось нами в мае – августе 2002, 2003, 2005, 2006 и 2009 гг. За это время нами было обследовано более 90 географических пунктов, из которых в 22 обнаружены виды комплекса *R. esculenta*. При составлении карт находок видов использовали также имевшиеся в нашем распоряжении литературные данные. Отлов особей проводился в ходе однократных (точечных) выездов и экспедиций. Всего было добыто более 100 экземпляров всех трех видов (часть особей определяли визуально и на месте выпускали обратно). Многие из добытых экземпляров находятся на хранении в Зоологическом институте РАН. Точную видовую принадлежность определяли методом проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987). Количество ядерной ДНК (размер генома) было измерено у 1 особи *R. ridibunda*, 26 особей *R. lessonae* и 5 особей *R. esculenta*.

Первые сведения о видах комплекса *R. esculenta* с территории современной Республики Чувашия были получены М.Д. Рузским (1894), который изучал территорию Казанской губернии, в которую и входила большая часть нынешней Чувашии. В соответствии с принятой тогда систематикой автор объединил все три вида под одним названием «*Rana esculenta*». Впоследствии П.В. Терентьев (1935, с. 50–51) провел анализ имеющейся на тот момент литературы, касающейся фауны земноводных региона. Озерную лягушку он указал как «*Rana ridibunda ridibunda* Pall.», а прудовую – как «*Rana esculenta lessonae* Com.». Он же упоминал записки Г.К. Гольцмаера, в сборах которого присутствовали оба вида.

В 1970-х гг. оба вида (*R. ridibunda* и *R. lessonae*) были выявлены на надпойменных террасах нижнего течения р. Суры (Лебединский, Ушаков, 1977; Ушаков, Лебединский, 1978). В середине XX века В.И. Гаранин проводил обширные исследования по герпетофауне Волжско-Камского края.

Материалы по зеленым лягушкам этого региона, включая Чувашию, были представлены на Первом международном симпозиуме по зеленым лягушкам в Берлине (Borkin et al., 1979). Распространение двух видов *R. ridibunda* и *R. lessonae* было закартировано; были также отмечены места их совместного обитания без образования гибридов (Fig. 2). Позднее подобное отсутствие гибридов в смешанных популяциях родительских видов на востоке ареала было названо «волжским парадоксом» (Боркин и др., 2003). Сведения по зеленым лягушкам региона были обобщены в известной монографии (Гаранин, 1983), дополненной затем (Garanin, 2000) списками находок видов. В последней работе для Волжско-Камского края упоминаются уже три вида комплекса зеленых лягушек и приводятся несколько местонахождений *R. ridibunda* и *R. lessonae* с территории Чувашии.

Помимо прочего, были опубликованы работы общего характера, в которых при упоминании фауны позвоночных животных приведены сведения по озерной и прудовой лягушкам (Олигер и др., 1966; Л.Н. Воронов, Н.П. Воронов, 1993). Таким образом, с территории Чувашии до настоящего момента были известны лишь 2 вида из комплекса средневропейских зеленых лягушек (озерная и прудовая лягушки). При этом в некоторых работах прудовая лягушка отождествлялась со съедобной, и для них использовалось одно и то же латинское название «*Rana esculenta*». Поэтому мы принимаем в качестве достоверных и указываем на карте распространения литературные сведения только о находках озерной лягушки.

На рис. 1 приведены находки зеленых лягушек в Чувашии на основе собственных и литературных данных (Терентьев, 1935; Ушаков, Лебединский, 1978; Borkin et al., 1979; Garanin, 2000). В общий список не внесены сомнительные обнаружения *R. esculenta* и *R. lessonae* (см. выше). В общей сложности по собственным и литературным данным достоверные находки видов комплекса *R. esculenta* сделаны в 31 пункте (рис. 1). Конечно, это – далеко не полный перечень мест их обитания в республике.

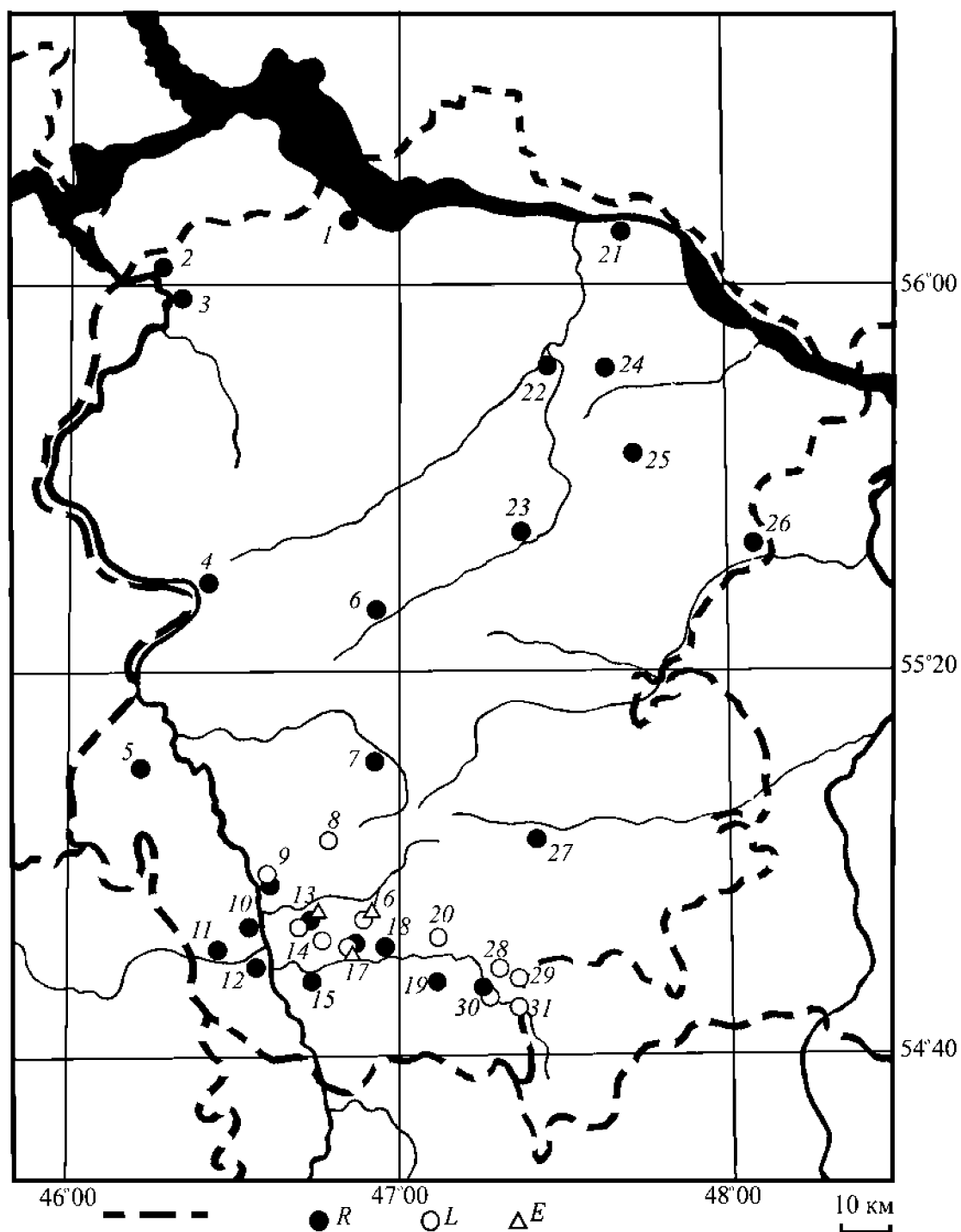


Рис. 1. Распространение видов комплекса *Rana esculenta* в Республике Чувашия.

Звездочкой (*) помечены пункты, в которых видовая идентификация лягушек проводилась методом ДНК-цитометрии. Все географические названия даны в именительном падеже. В квадратных скобках указаны даты наших исследований. **Моргаушский р-н:** 1 – 3 км к северу от с. Шомиково, берег р. Волга (Чебоксарское водохранилище) [13.08.2005]. **Ядринский р-н:** 2 – близ с. Засурье, берег р. Сура [14.08.2005]; 3 – Засурское лесничество (Ушаков, Лебединский, 1978; Garanin, 2000). **Шумерлинский р-н:** 4 – р.

Мыслец (Терентьев, 1935; Garanin, 2000). **Порецкий р-н:** 5 – близ с. Ряпино, берег р. Менья [17.08.2006]. **Вурнарский р-н:** 6 – пос. Вурнары (Терентьев, 1935; Garanin, 2000). **Ибресинский р-н:** 7 – 4 км к юго-западу от пос. Костер, берег р. Киря [12.08.2005]. **Алатырский р-н:** 8 – 3 км к востоку от с. Атрать [02.05.2003]; 9 – 5 км к западу от пос. Юность, пойма р. Сура [06.07.2002]*; 10 – близ с. Явлей, берег р. Сура [19.08.2006]; 11 – близ с. Чуварлей [01.06.2007]; 12 – г. Алатырь (Терентьев, 1935; Garanin, 2000); 13 – пос. Алгышево [06.07.2002]*; 14 – окр. с. Алгышево [06-07.07.2002, 12.07.2003]*; 15 – Алатырское лесничество, р. Бездна (Терентьев, 1935; Garanin, 2000); 16 – 4 км к северо-востоку от с. Алгышево [07.07.2002]*; 17 – 2 км к северу от дер. Новиковка [07.07.2002]; 18 – Алатырский р-н, берег р. Бездна, 3 км к северо-востоку от с. Баевка [13.07.2003]; 19 – с. Новые Айбеси [31.04.2009]; 20 – оз. Светлое, 3,5 км к западу от пос. Искра [13.07.2003]. 21 – г. Мариинский Посад (Терентьев, 1935; Garanin, 2000). **Цивильский р-н:** 22 – близ г. Цивильск, берег р. Большой Цивиль (Garanin, 2000) [13.08.2005]. **Канашский р-н:** 23 – близ с. Шихазаны, берег р. Малый Цивиль [13.08.2005]. **Цивильский р-н:** 24 – с. Старое Акташево (Терентьев, 1935; Garanin, 2000). **Урмарский р-н:** 25 – с. Большое Яниково (Терентьев, 1935; Garanin, 2000); 26 – с. Тегешево (Garanin, 2000). **Батыревский р-н:** 27 – пос. Первомайское (Тихвинский, 1934; цит. по: Garanin, 2000), р. Була (Garanin, 2000). **Шемуршинский р-н:** 28 – Национальный парк «Чаваш вармане», окр. пос. Кучеки [19.08.2009]; 29 – окр. дер. Мордовские Тюки [18.08.2009]; 30 – Национальный парк «Чаваш вармане», 14 кв. Баишевского лесничества, 6,3 км на восток пос. Баскаки [02.05.2009, 19.08.2009]; 31 – с. Бичурга-Баишево [05.06.2009]. *R* – *R. ridibunda*; *L* – *R. lessonae*; *E* – *R. esculenta*.

Хорошо видно, что наиболее широкое распространение в республике имеет озерная лягушка. Она была обнаружена в 24 пунктах, что составляет 77.4%. Этот вид встречается по берегам крупных, средних, а также малых водотоков. Исключение составляют малые реки, протекающие в сплошных лесных массивах. Однако в некоторых случаях мы находили сеголеток озерной лягушки и в реках (Абамза, Бездна). Вполне вероятно, что в русло они попали при расселении из пойменных озер. Особая концентрация особей *R. ridibunda* наблюдается в мелких, хорошо прогреваемых заливах рек с обильной водной растительностью. Достаточно обычна озерная лягушка во многих пойменных водоемах. Однако этот вид избегает мелких непроточных водоемов, которые в течение лета значительно пересыхают или зарастают телорезом (*Stratiotes aloides* Linnaeus). По нашим наблюдениям,

очень часто озерная лягушка заселяет бывшие торфяные и песчаные карьеры, особенно расположенные недалеко от русла крупных и средних рек. Высокой численности *R. ridibunda* достигает в прудах, расположенных на небольших реках (обычно такие пруды строились для мелиорации). Благодаря своей высокой экологической пластичности этот вид успешно заселяет урбанизированные территории, на которых встречается в различных постоянных водоемах. Прудовая лягушка обнаружена в Чувашии, как и в соседних регионах (Гаранин, 1983; Кривошеев и др., 2002; Borkin et al., 2002; Ручин и др., 2005а), в лесных массивах или в непосредственной близости к ним (11 локалитетов, 35.5%). По классификации Е.И. Арчикова (1998), это – Засурский и Присурский физико-географические районы республики. Они представлены холмистой равниной с выраженным дюнным релье-

ефом. Основную часть площади слагают леса из различных пород.

Гибридная съедобная лягушка по надежным данным (ДНК-цитометрия) была выявлена нами только в трех

местах (рис. 1), обитая вместе с прудовой лягушкой (см. ниже), что составляет 9.7% от общего числа находок. Эти пункты относятся к Присурскому физико-географическому району.

Табл. 1.

Изменчивость размера генома у зеленых лягушек Чувашии (в пикограммах)

Вид	n	X	σ	min-max
<i>R. lessonae</i>	26	13.87	0.01	13.76-14.12
<i>R. esculenta</i>	5	14.95	0.12	14.86-15.15
<i>R. ridibunda</i>	1	15.94	-	15.94

В таблице 1 представлены результаты измерения количества ДНК на ядро. Все изученные особи оказались диплоидными. Несмотря на некоторую изменчивость, каждый вид имел свой размер генома, крайние значения которого не перекрывались (табл. 1).

Как сказано выше, зеленые лягушки могут образовывать в природе разные комбинации. Различают так

называемые одновидовые (или «чистые») и смешанные (с участием двух или всех трех видов) типы популяционных систем, которые обозначаются по первым буквам латинских названий видов. В Чувашии нами выявлено пока только 4 типа популяционных систем (табл. 2). Ранее на основании морфологических данных были отмечены лишь три первых типа систем (Borkin et al., 1979, Fig. 2).

Табл. 2.

Встречаемость разных типов популяционных систем в Чувашии (всего 31 пункт)

Популяционная система	Число местонахождений	
	n	%
<i>R. ridibunda</i> (R)	24	77.4
<i>R. lessonae</i> (L)	6	19.4
<i>R. esculenta</i> (E)	нет	-
L + R	3	9.7
L + E	3	9.7
R + E	нет	-
L + E + R	нет	-

1. L-тип: «чистая» популяционная система, представленная только особями *R. lessonae*. Встречен нами в 6 пунктах, основная часть которых находится на юге республики. Характерно, что данный тип был обнаружен только в небольших канавах, прудах, мелких карьерах.

2. R-тип: «чистая» популяционная система, представленная только особями *R. ridibunda*. Этот наиболее часто встречаемый в Чувашии тип систем имеет значительное распространение по всей территории республики. В общей сложности он был обнаружен в 24 пунктах, в основном вдоль рек (мелких, средних и крупных). На рис.

1 видно, что в некоторых местах озерная лягушка была обнаружена вместе с двумя другими видами. Однако она обитала в непосредственной близости с ними (в 120 м), но не в одной популяционной системе.

3. RL-тип: обитание в пределах одного водоема обоих родительских видов без образования гибридной *R. esculenta*. На территории Чувашии встречен в трех пунктах. В одном случае биотопом служил проточный пойменный водоем площадью около 50 м², с берегов закрытый ивняком, в другом – пожарный водоем в поселке площадью 30 м², в третьем – бывший карьер для добычи гравия площадью более 70 м². Выявление такого типа смешанных систем требует тщательного анализа ситуации в природе с достоверным определением видов в лабораторных условиях. Тщательно документированное изучение RL-систем в полевых условиях (детальный анализ размещения особей в водоемах, поведение в брачный период и т.д.) имело бы большое значение для понимания формирования комплекса *R. esculenta*. Не исключено, что в ходе последующих исследований в них может быть выявлена и гибридная съедобная лягушка; в таком случае систему нужно будет отнести к RLE-типу.

4. LE-тип: гибриды сосуществуют только с *R. lessonae*. Это – наиболее распространенный в Европе вариант смешанных популяционных систем у зеленых лягушек. Он был найден и в различных регионах России (Lada et al., 1995; Okulova et al., 1997; Борисовский и др., 2000, 2001; Borkin et al., 2002). В республике данный тип пока был обнаружен лишь в трех пунктах. Это были: бывший карьер площадью

около 40 м², пруд, вырытый для полива в поселке (площадь 15 м²), и бывший торфяной карьер (площадь более 1 га). Следовательно, во всех случаях местами обитания съедобной лягушки были водоемы антропогенного характера.

Следует заметить, что совпадение точек находок LE- и предыдущего RL- типов смешанных систем на карте объясняется их близким географическим расположением и масштабом самой карты.

На территории Волжского бассейна возможно распространение 7 основных типов популяционных систем (Боркин и др., 2003). В Чувашии пока остаются не найденными три из них, а именно RE-, REL- и E- типы. Накопленные нами данные позволяют провести следующее любопытное сравнение. В соседних с Чувашией Нижегородской области и Мордовии, расположенных к западу, мы выявили 5 и 6 типов популяционных систем, соответственно (Borkin et al., 2002; Ручин и др., 2005). Однако в еще более отдаленной к западу Ивановской области зарегистрировано лишь 4 типа (Okulova et al., 1997), а в Удмуртии, лежащей к востоку от Волги на р. Каме, – 5 (Борисовский и др., 2001). Таким образом, какой-либо географический градиент по числу типов популяционных систем не проглядывается. В качестве особенности комплекса зеленых лягушек в Чувашии следует указать на невыраженность в этой республике тех смешанных систем, в которых гибридная *R. esculenta* сосуществовала бы с *R. ridibunda*. Это еще более удивительно потому, что озерная лягушка является наиболее распространенным видом (рис. 1, табл. 2).

В целом наши данные по Чувашии подтверждают прежний вывод о меньшем разнообразии популяционных систем в Волжско-Камском бассейне по сравнению с Центрально-Черноземным районом России, что, по-видимому, связано с большей на востоке России редкостью *R. esculenta* (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003; Ручин и др., 2005б).

Итак, в ходе наших исследований в Чувашии выявлено обитание всех трех видов из комплекса средневропейских зеленых лягушек. Впервые достоверно доказано обитание гибридной *R. esculenta*. Соответственно, известное число видов для фауны амфибий республики увеличилось до 11. Наиболее часто из указанного комплекса встречается озерная лягушка.

Литература

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся // Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 576 с.
- Арчиков Е.И. География Чувашской республики. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1998. 112 с.
- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестник Удмурт. ун-та. 2000. № 5 (ботан., зоол., экол.). С. 70–75.
- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Р., Розанов Ю.М. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестник Удмурт. ун-та. 2001. № 5 (зоол., физиол. и экол.). С. 51–63.
- Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295. № 5. С. 1261–1264.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Ж. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 4. С. 485–506.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Лада Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс» // Третья конференция герпетологов Поволжья. Тольятти, 2003. С. 7–12.
- Воронов Л.Н., Воронов Н.П. Животный мир Чувашии. Методическое пособие. Чебоксары, 1993. 56 с.
- Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 176 с.
- Кривошеев В.А., Салтыкова О.Г., Салтыков А.В. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Ульяновской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород: Международный Социально-экологический союз, Экоцентр «Дронт», 2002. С. 133–153.
- Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов: Изд-во Тамбовского ун-та, 1995. С. 88–109.
- Лебединский А.А., Ушаков В.А. К изучению амфибий Чувашских нагорных дубрав // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 130–131.
- Олигер И.М., Сысолетина Л.Г., Воронов Н.П. Животный мир Чувашии. Чебоксары: Чувашское кн. изд-во, 1966. 176 с.

Рузский М.Д. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губернии и местностях с нею смежных. Прил. к протокол. заседания Об-ва естествоисп. при Имп. Казан. ун-те. Казань, 1894. № 139. С. 1–8.

Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. История изучения и распространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Мордовии // Бюллетень МОИП, отд. биолог. 2005а. Т. 110. Вып. 1. С. 3–11.

Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюллетень МОИП, отд. биолог. 2005б. Т. 110. Вып. 2. С. 3–10.

Терентьев П.В. К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР // Тр. О-ва Естествоисп. при Казанском ун-те. Т. ЛП, вып. 6. 1935. С. 39–59.

Ушаков В.А., Лебединский А.А. Размещение амфибий на надпойменных террасах низовий р. Суры // Наземные и водные экосистемы: Межвузовский сборник. Горький, 1978. Вып. 2. С. 146–151.

Berger L. Embryonal and larval development of F₁ generation of green frogs different combinations // Acta zool. cracov. 1967. V. 12. № 7. P. 123–160.

Borkin L.J., Caune I.A., Pikulik M.M., Sokolova T.M. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR // Roček Z. (ed.). Studies in Herpetology. Prague, 1986. P. 675–678.

Borkin L.J., Garanin W.I., Tichenko N.T. & Zaune I.A. Some results in the green frog survey in the USSR. – Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. H. 1. S. 153–170.

Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Mannapova E.I., Pestov M.V., Rosanov J.M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, Central European Russia // Russ. J. Herpetol. 2002. V. 9. № 3. P. 195–208.

Borkin L.J., Vinogradov A.E., Rosanov J.M., Litvinchuk S.N. Green frogs of Eastern Europe: taxonomy, distribution, population compositions, and genome size variation // Genetics, systematics and ecology of Western Palearctic water frogs. Berlin, 1999. P. 7.

Garanin V.I. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 2000. V. 5. P. 79–132.

Graf J.-D. & Polls Pelaz M. Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds.). Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. 1989. P. 289–302 (The New York State Mus. Bull. 466).

Günther R. Europäische Wasserfrösche (Anura, Ranidae) und biologisches Artkonzept // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1991. Bd. 67. H. 1. S. 39–53.

Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // Z. f. zool. Syst. u. Evolutionsforsch. 1978. Bd. 16. H. 1. S. 27–39.

Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta*) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russ. J. Herpetol. 1995. V. 2. № 1. P. 46–57.

Okulova N.M., Borkin L.J., Bogdanov A.S., Guseva A.Y. The green frogs in Ivanovo Province // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 1997. V. 2. P. 71–94.

Pagano A., Joly P. Limits of the morphometric method for field identification of water frogs // Alytes. Paris. 1999. V. 16. № 3–4. P. 130–138.

Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche von Märtyren der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. 160 S. (Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 9).