

На правах рукописи

ЛАДА

Георгий Аркадьевич

**БЕСХВОСТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ (ANURA) РУССКОЙ РАВНИНЫ:
ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВИДООБРАЗОВАНИЕ, АРЕАЛЫ,
ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Казань - 2012

Работа выполнена на кафедре биологии Тамбовского государственного университета имени Г.Р. Державина

Официальные оппоненты:

| | |
|--------------------------------------|-----------------------------------|
| доктор биологических наук, профессор | Коросов Андрей Викторович |
| доктор биологических наук, профессор | Окулова Наталия Михайловна |
| доктор биологических наук, профессор | Рахимов Ильгизар Ильясович |

Ведущая организация: Воронежский государственный университет

Защита состоится «24» марта 2012 г. в 14.30 часов на заседании диссертационного совета ДМ212.081.19 при Казанском (Приволжском) федеральном университете по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18, Главное здание, ауд. 211.

Отзыв на автореферат в двух экземплярах с подписями, заверенными гербовой печатью, просим направлять по адресу: 420008, республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлёвская, д. 18, КФУ, диссертационный совет ДМ 212.081.19. Факс: (843) 238-76-01; e-mail: attestat.otdel@ksu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского (Приволжского) федерального университета по адресу: г. Казань, ул. Кремлёвская, 35.

Автореферат разослан « » февраля 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Р.М. Зелеев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Бесхвостые земноводные (Anura) – наиболее разнообразные и многочисленные современные амфибии, играющие огромную роль в пищевых цепях экосистем и оказывающие существенное воздействие на биосферу. Решение любых вопросов, связанных с их современными ареалами, а также с естественными и антропогенными условиями, в которых эти животные изменяют свои морфологические и генетические показатели, имеет большое значение для теоретической и практической биологии.

Амфибии – удобные объекты для изучения изменчивости. Многие виды имеют обширные ареалы, захватывающие несколько природных зон с разными ландшафтами, в которых занимают разнообразные биотопы. Способность амфибий к расселению низка, что, в сочетании с фрагментированностью ареалов, обеспечивает определенную изоляцию видовых популяций и способствует проявлению действия дрейфа генов. Многие амфибии имеют высокую численность, доступны для наблюдения и сбора материала. Они характеризуются значительным генетическим разнообразием, что позволяет успешно использовать молекулярные методы исследования для решения разнообразных проблем, включая такие сложные, как гибридогенное (в комплексе зеленых лягушек) и криптическое (у чесночницы) видообразование.

Русская равнина – это огромная территория, захватывающая целый ряд природных зон, от тундры до пустыни. Здесь представлен большой диапазон естественных мест обитания земноводных, а также широкий спектр биотопов, в той или иной степени измененных человеком. В регионе находится значительная часть ареалов девяти видов Anura. Это позволяет получить сравнительный материал по их изменчивости в различных условиях. Вместе с тем, регион характеризуется отсутствием серьезных географических барьеров, препятствующих свободному расселению видов.

В батрахологическом отношении Русская равнина изучена недостаточно. Особенно это касается Центрального района и Восточной Украины. Не проводились и обобщающие исследования батрахофауны в пределах всего

региона. Обобщающих исследований по изучению изменчивости внешних морфологических признаков Anura Русской равнины, за исключением работ П.В. Терентьева (1959, 1962) и Б. Стугрена (Stugren, 1966, 1980) по отдельным видам, не проводилось вообще.

Цель работы: Провести анализ фауны бесхвостых земноводных на территории Русской равнины. Использовать полученные данные для изучения ряда теоретических вопросов: закономерности географической изменчивости; гибридогенное и криптическое видообразование; батрахо-географическое районирование.

Задачи исследования:

1) провести анализ изменчивости внешних морфологических признаков и некоторых признаков генома всех видов Anura с широким ареалом;

2) изучить распространение и типы популяционных систем трех видов гибридогенного комплекса зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) и использовать эти данные для анализа возможных путей гибридогенного видообразования;

3) изучить распространение западной и восточной форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*), различающихся по размеру генома, выявить зону контакта между ними и оценить их различия на уровне морфологических признаков;

4) провести анализ распределения видов земноводных на территории Русской равнины и на основе этого осуществить батрахо-географическое районирование региона;

5) изучить основные причины сокращения численности популяций Anura в регионе, провести анализ принятых мер охраны и предложить практические рекомендации.

Научная новизна. Впервые выполнено комплексное исследование изменчивости, видообразования и ареалов бесхвостых амфибий Русской равнины. Выявлен сложный, часто противоречивый характер географической изменчивости морфологических и генетических признаков Anura. Изучено

распространение и взаимодействие видов гибридного комплекса зеленых лягушек (*R. ridibunda*, *R. lessonae* и гибридной *R. esculenta*). Выявлены 7 типов популяционных систем и их распределение в регионе. Установлено, что *R. esculenta* представлена в популяционных системах бисексуальными популяциями или только самцами. Впервые в бывшем СССР обнаружена массовая полиплоидия *R. esculenta* (в среднем течении р. Северский Донец на востоке Украины и юго-западе России). Выявлена экологическая дифференциация трех видов зеленых лягушек. Проанализировано распространение геномных форм чесночницы (*P. fuscus*) (Varabanov et al., 1998; Боркин и др., 2001; Borkin et al., 2001). Впервые установлена и изучена зона их контакта в Курской области. Полученные данные позволили предположить, что эти формы являются подвидами, полувидами или даже самостоятельными видами-двойниками (Боркин и др., 2004; Литвинчук и др., 2008). Проведено детальное изучение распространения и уточнены границы ареалов большинства видов *Anura*. По типу ареалов выделены 4 группы видов: восточноевропейские – 6 видов, западно-палеарктические – 3, центральноевропейские – 2, атлантические – 1. Впервые проведено батрахо-географическое районирование Русской равнины: выделено 7 батрахо-географических подпровинций Восточноевропейской батрахо-географической провинции (Borkin, 1999).

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты работы закрывают большое «белое пятно» на карте герпетологических исследований и служат базовой точкой для дальнейшего изучения батрахофауны региона. Они вносят вклад в понимание механизмов эволюционного процесса, так как позволяют оценить географическую изменчивость бесхвостых земноводных, особенности гибридного и криптического видообразования. Материалы работы используются при преподавании университетских учебных дисциплин «Зоология позвоночных», «Теория эволюции», «Фауна и экология животных родного края», «Герпетология». Рекомендации по охране земноводных могут быть использованы в практике природоохранной деятельности.

Апробация работы. Материалы работы излагались на Всесоюзном совещании по проблеме кадастра и учета животного мира (Москва, 1986), III Областной научно-технической конференции «Актуальные вопросы охраны окружающей среды» (Тамбов, 1987), Всесоюзном совещании «Гидробиологические исследования в заповедниках СССР» (Москва, 1989), VII Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 1989), IV Всесоюзном совещании «Фенетика популяций» (Москва, 1990), I, II, III, IV областных научно-технических конференциях «Вопросы региональной экологии» (Тамбов, 1993, 1995, 1998, 2000), научных конференциях Тамбовского государственного университета «Державинские чтения» (Тамбов, 1994, 1995, 1998, 2000, 2003, 2011), Российско-Украинской научной конференции «Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов» (Москва, 1995), I региональной конференции «Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры» (Липецк, 1996), Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем» (Пенза, 1998), международной научной конференции «Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов Русской равнины» (Пенза, 1999), I областной научно-практической конференции «Учение В.И. Вернадского и современные экологические проблемы» (Тамбов, 1999), III международном симпозиуме «Genetics, Systematics and Ecology of Western Palearctic Water frogs» (Berlin, 1999), II (Пушино, 2000), III (Пушино, 2006) и IV (Казань, 2009) съездах герпетологического общества им. А.М. Никольского, II и III региональных конференциях «Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях» (Липецк, 2000, 2008), II областной научно-практической конференции «Научно-философское наследие В.И. Вернадского и учение И.В. Мичурина о развитии биосферы и цивилизации» (Тамбов, 2000), I, II и III рабочих совещаниях «Амфибии Волжского бассейна» (Нижний Новгород, 2002; Саранск, 2003; Тамбов, 2004), III конференции герпетологов Поволжья (Тольятти, 2003), XII съезде европейского герпетологиче-

ского общества (Санкт-Петербург, 2003), научно-практической конференции «Актуальные проблемы управления заповедниками в Европейской части России» (Воронеж, 2004), рабочем совещании по проблемам ведения региональных Красных книг (Липецк, 2004), I (Киев, 2005), III (Мелитополь, 2007), IV (Днепропетровск, 2008) и V (Харьков, 2009) конференциях Украинского Герпетологического Общества, региональном совещании «Проблемы ведения Красной книги» (Липецк, 2008), международной научной конференции «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения» (Пенза, 2008), международной научной конференции «Биоразнообразие и роль особо охраняемых природных территорий в его сохранении» (Инжавино, 2009), международной научно-технической конференции «Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях» (Варварино, 2010), международной научной конференции «Теоретические и практические проблемы паразитологии» (Москва, 2010), II Всероссийской научной конференции «Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны» (Куликово Поле, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 88 работ, в том числе 22 статьи в отечественных и зарубежных журналах из Перечня ВАК, 5 глав в коллективных монографиях, 34 статьи в тематических отечественных и зарубежных сборниках трудов и материалах международных конференций и съездов, 2 научно-методических и учебных пособий и 25 тезисов докладов.

Декларация личного участия автора. Автор лично организовал и участвовал в поездках по сбору полевого материала, проведении камеральной обработки, анализе коллекций зоомузеев. Обработка полученных данных, их интерпретация и оформление осуществлены автором самостоятельно. Определение размера генома животных, добытых автором, осуществлялась в Институте цитологии РАН (Санкт-Петербург) Ю.М. Розановым и С.Н. Литвинчуком. В совместных публикациях вклад автора составил 50–80%.

Структура и объем диссертации. Диссертация включает введение, 6 глав, выводы, список литературы (966 названий, 234 из них на иностранных

языках) общим объемом 425 страниц текста, 78 рисунков, 134 таблицы, и приложение, содержащее перечень местонахождений амфибий.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Географическая изменчивость морфологических признаков, как правило, носит сложный характер и не позволяет выявить четких закономерностей. Географически близкие выборки часто отличаются сильнее, чем отдаленные. Только для ряда видов (серая жаба, прудовая и остромордая лягушки) характерны некоторые направления изменчивости отдельных признаков. Половой диморфизм хорошо выражен только у серой жабы; в целом, он лучше выражен по размерным показателям. Основной вклад в изменчивость большинства признаков большей части видов вносит внутрипопуляционная изменчивость.

2. Три вида зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex), распространенных в регионе, образуют 7 типов популяционных систем, которые характеризуются определенным географическим распределением. Гибридная *R. esculenta* представлена в них бисексуальными популяциями, распространенными широко, или (более редкий вариант) только самцами, живущими совместно с популяциями родительских видов. Зона массовой полиплоидии у гибридной *R. esculenta* включает среднее течение р. Северский Донец на востоке Украины и юго-западе России.

3. В регионе встречаются две криптические геномные формы обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) (западная и восточная), характеризующиеся собственными ареалами. Внешних морфологических различий, которые могли бы служить диагностическими признаками этих форм, не найдено. Найденная в Курской области зона контакта между этими формами свидетельствует об их парapatрическом распространении и позволяет сделать предположение об их видовом статусе.

4. По характеру ареалов бесхвостые земноводные региона представляют четыре группы: а) восточноевропейские – 6 видов; б) западно-палеарктические – 3 вида; в) центральноевропейские – 2 вида; г) атлантиче-

ские – 1 вид. Территория Русской равнины полностью входит в Восточноевропейскую батрахогеографическую провинцию и подразделяется на следующие подпровинции: 1) Субарктическая; 2) Северо-западная; 3) Северо-восточная; 4) Западная; 5) Центральная; 6) Юго-западная; 7) Юго-восточная.

5. Большинство антропогенных факторов способствует сокращению видового состава и снижению численности земноводных. В то же время, отдельные виды извлекают пользу из сведения лесов, интенсивно используют искусственные водоемы, в том числе водоемы, подогреваемые за счет сброса теплых вод. В водоемах последнего типа отмечена только озерная лягушка, популяция которой характеризуется отсутствием настоящей зимней спячки, ранним и ускоренным прохождением периодов размножения и развития, зимним питанием и высокой численностью.

6. В регионе регистрируются случаи морфологических аномалий – полимелии (у травяной лягушки), полидактилии (у остромордой и озерной лягушек) и альбинизма (у прудовой лягушки). Значительно реже встречается массовая полидактилия, она отмечена у серой жабы (*Bufo bufo*). Анализ распространения и частот проявления морфологических аномалий у амфибий в регионе во многих случаях позволяет считать одной из вероятных причин их возникновения загрязнение среды обитания.

7. Бесхвостые земноводные, особенно на ранних стадиях своего развития, могут с успехом использоваться как биоиндикаторы состояния окружающей среды. Однако применение популярных методов оценки здоровья среды (в частности, по уровню флуктуирующей асимметрии) должно сопровождаться продуманным выбором объектов исследования и используемых признаков, а также объективным поиском причин с учетом всей совокупности экологических факторов, действующих на развитие организмов.

8. Камышовая жаба *Bufo calamita* – единственный вид амфибий Русской равнины в пределах России, включенный в федеральную Красную книгу. При этом она не внесена ни в одну региональную Красную книгу и не охраняется ни в одном из российских заповедников. Необходимо включить в но-

вое издание Красной книги России обыкновенную квакшу (*Hyla arborea*), популяции которой сохранились лишь на западе Брянской области; вероятно, в настоящее время ее нет ни в одном из российских заповедников региона. Целый ряд видов нуждается в охране на региональном уровне. Необходимо учредить новые особо охраняемые природные территории в местах обитания популяций редких видов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала осуществлялся в течение 30 лет – с 1982 по 2011 гг. в 29 регионах России, Украины, Молдовы и Белоруссии (табл. 1).

Таблица 1. Регионы, в которых проводились полевые исследования

| №№ | Регион | Период исследования |
|----|------------------------------------|---------------------------------------|
| 1 | Астраханская область (РФ) | 2010 |
| 2 | Белгородская область (РФ) | 1988–1990, 1995–1996, 2003, 2008–2009 |
| 3 | Брянская область (РФ) | 2002–2003 |
| 4 | Владимирская область (РФ) | 2004 |
| 5 | Волгоградская область (РФ) | 2006, 2010 |
| 6 | Воронежская область (РФ) | 1984, 1988–1990, 2006–2011 |
| 7 | Ивановская область (РФ) | 2004 |
| 8 | Курская область (РФ) | 1988–1989, 2004–2009 |
| 9 | Липецкая область (РФ) | 1985, 1988–1989, 1996, 2006, 2008 |
| 10 | Республика Мордовия | 2002, 2004–2005 |
| 11 | Московская область (РФ) | 2003–2004 |
| 12 | Орловская область (РФ) | 2002–2003 |
| 13 | Пензенская область (РФ) | 2008 |
| 14 | Ростовская область (РФ) | 2005, 2010 |
| 15 | Рязанская область (РФ) | 2003, 2005 |
| 16 | Самарская область (РФ) | 2002 |
| 17 | Саратовская область (РФ) | 2002 |
| 18 | Смоленская область (РФ) | 2002 |
| 19 | Тамбовская область (РФ) | 1982–2011 |
| 20 | Тверская область (РФ) | 2002 |
| 21 | Ярославская область (РФ) | 2004 |
| 22 | Витебская область (Белоруссия) | 2004 |
| 23 | Гомельская область (Белоруссия) | 2004 |
| 24 | Днепропетровская область (Украина) | 2008 |
| 25 | Донецкая область (Украина) | 2004, 2010–2011 |
| 26 | Луганская область (Украина) | 2004, 2010–2011 |
| 27 | Полтавская область (Украина) | 2009 |
| 28 | Харьковская область (Украина) | 1995–1996, 2003, 2009 |
| 29 | Приднестровье (Молдова) | 2007 |

Экспедиционные маршруты включали наименее изученные районы, участки с самыми интересными ландшафтами и места прохождения предполагаемых границ ареалов. Собственные сборы включают более 2500 экземпляров 10 видов амфибий, хранящихся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург) и Зоомузее Тамбовского госуниверситета. Помимо собственных сборов, использованы коллекции Зоологического института РАН, Зоомузея Московского госуниверситета, Национального научно-природного музея НАН Украины (Киев), Музея природы Харьковского национального университета, Научно-природного центра НАН Беларуси по биоресурсам (Минск), Зоомузея Тамбовского госуниверситета.

Таблица 2. Объем материала (число особей) для изучения географической изменчивости

| №№ | Виды | Морфометрия | | | Рисунок ♂♂ + ♀♀ |
|-------|-------------------------|-------------|------|-------|--------------------|
| | | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂+♀♀ | |
| 1 | Краснобрюхая жерлянка | 255 | 248 | 503 | 503 |
| 2 | Обыкновенная чесночница | 150 | 112 | 262 | 307 |
| 3 | Серая жаба | 184 | 86 | 270 | – |
| 4 | Зеленая жаба | 180 | 86 | 266 | 236 |
| 5 | Озерная лягушка | 130 | 120 | 250 | 250 |
| 6 | Прудовая лягушка | 215 | 196 | 411 | 431 |
| 7 | Съедобная лягушка | 245 | 38 | 283 | 315 |
| 8 | Остромордая лягушка | 128 | 127 | 255 | 267 |
| 9 | Травяная лягушка | 150 | 126 | 276 | 271 |
| Итого | | 1637 | 1139 | 2776 | 2580 |

Изучены морфометрические признаки 2776 экземпляров 9 видов бесхвостых амфибий (табл. 2). В качестве сравнительного материала использованы 178 особей желтобрюхой жерлянки – вида, встречающегося за пределами Русской равнины. Измерялись 15 показателей: L, F, T, Dp, Ci, Lc, Ltc, Spoc, Dro, Ltr, Spr, Lo, Ltym, Spr, Lpar (Терентьев, 1950; Писанец, 1989; Тарашук, 1989), на их основе рассчитан 21 индекс пропорциональности. Анализ рисунка проводился по следующим схемам: вентральный рисунок жерлянок – по Г. Гольману (Gollmann, 1984); дорзальный рисунок чесночниц – по авторской схеме (Lada et al., 2003, 2005), зеленой жабы – по К. Брауэру и П. Роту (Brauer, Roth, 1983) с изменениями, лягушек – Л.Я. Боркину (1977). В общей сложности, описан рисунок 2758 особей 9 видов *Anura*.

В качестве сравнительного материала использованы сведения о размере генома 2491 особей 5 видов амфибий, полученные коллективом исследователей (Ю.М. Розанов, Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук) методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН (Санкт-Петербург), в том числе: *Bombina bombina* (452 экз.), *P. fuscus* (527 экз.), *Bufo viridis* (290 экз.), *R. ridibunda* (513 экз.), *R. lessonae* (324 экз.), *R. esculenta* (385 экз.).

Для видовой идентификации зеленых лягушек использовались различные методы: морфологический, биоакустический и проточная ДНК-цитометрия. С помощью последней определялась ploидность особей *R. esculenta*. Многократная проверка методом проточной ДНК-цитометрии подтвердила возможность использования традиционных методов. Это дало возможность достаточно надежного определения музейных коллекций и позволило заметно расширить представления о распространении видов комплекса. Кроме того, это облегчило сбор материала в поле: предварительная диагностика видов по голосам самцов и внешним морфологическим признакам позволяет провести целенаправленный отлов лягушек именно тех видов и в таком количестве, которое необходимо для решения задач конкретного исследования.

Криптическое видообразование у чесночниц изучалось с помощью проточной ДНК-цитометрии, позволяющей установить принадлежность особей к одной из двух геномных форм, в сочетании с традиционными методами морфологического исследования.

Для изучения распространения бесхвостых амфибий в регионе применен метод частного зоогеографического районирования на базе количественного изучения видов и их ареалов (Песенко, 1982). Ареалы видов и их границы устанавливались на основе анализа мест находок видов (в общей сложности 6558 точек находок, в том числе 942 из своего материала). На основе ареалов видов устанавливались первичные выделы, составлялись списки видов в каждом из них, с помощью индекса фаунистического сходства Чекановского – Сьеренсена вычислялось сходство между фаунами первичных

выделов, производилась их группировка по сходству фаун, и, наконец, проводилось картирование границ батрахо-географических районов.

Для статистической обработки результатов применялись: стандартные статистические параметры (min – max, средняя арифметическая, SD); критерий Колмогорова – Смирнова с поправкой Лиллифорса; канонический дискриминантный анализ; критерий Ньюмана – Кейлса; непараметрический тест Манна – Уитни; модуль «Variance components», в основе которого лежит дисперсионный анализ. Расчеты проводились с помощью стандартных программ (Microsoft Excel 2002, Statistica 6.0).

ГЛАВА 2. ИЗМЕНЧИВОСТЬ

2.1. Географическая изменчивость отдельных видов

В разделе характеризуется географическая изменчивость 9 широко распространенных видов Anura Русской равнины – краснобрюхой жерлянки (*B. bombina*), обыкновенной чесночницы (*P. fuscus*), серой (*Bufo bufo*) и зеленой (*B. viridis*) жаб, озерной (*R. ridibunda*), прудовой (*R. lessonae*), съедобной (*R. esculenta*), остромордой (*R. arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек.

2.2. Общая характеристика географической изменчивости

Канонический дискриминантный анализ размерных показателей 9 видов Anura показал невозможность диагностики внутривидовых форм с помощью этого метода. В качестве примера можно привести внутривидовую изменчивость линейных показателей самцов двух видов жерлянок – *B. bombina* и *B. variegata* (рис. 1). Если показатели разных видов образуют на графике два совершенно изолированных и удаленных друг от друга «облака», то изменчивость в пределах каждого вида носит сложный характер. Морфологические показатели турецкой *B. b. arifiensis* (№ 1) и дунайской *B. b. danubialis* (№№ 2–7), в целом, находятся в пределах изменчивости *B. b. bombina*. Подобная закономерность отмечена и для желтобрюхой жерлянки: изменчивость у самцов *B. v. scabra* (№ 33) и *B. v. variegata* (№№ 30–32) сильно перекрывалась. Между тем, подвиды обоих видов жерлянок, как правило, хорошо различаются по размеру генома (Халтурин и др., 2001).

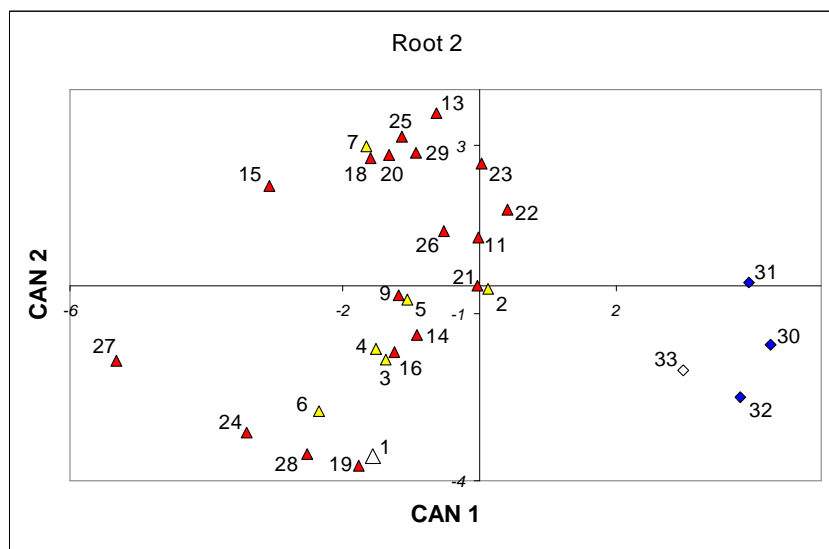


Рис. 1. Результаты канонического дискриминантного анализа выборочных совокупностей размерных показателей самцов двух видов жерлянок: белый треугольник – *B. b. arifiensis*, желтые треугольники – *B. b. danubialis*, красные треугольники – *B. b. bombina*; синие ромбы – *B. v. variegata*, белый ромб – *B. v. scabra*.

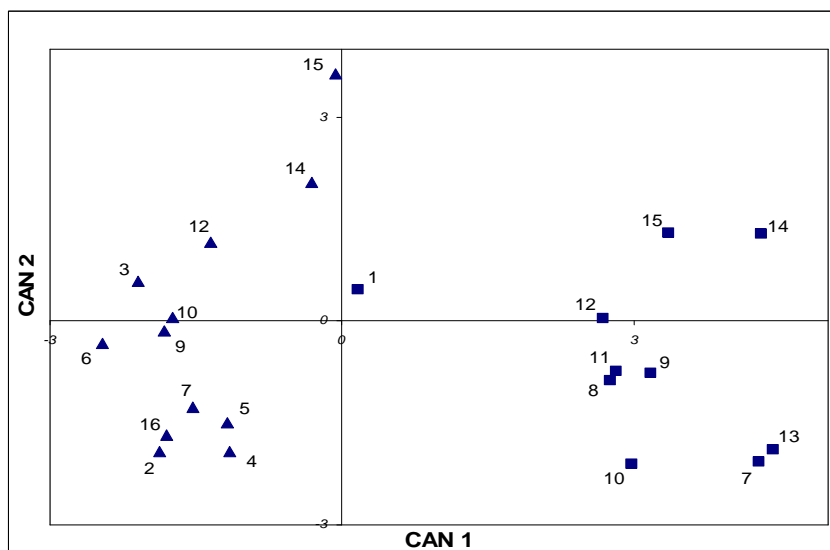


Рис. 2. Результаты канонического дискриминантного анализа выборочных совокупностей размерных показателей серой жабы: ▲ самцы, ■ самки.

В большинстве случаев (у 6 видов из 9) наблюдается сложная картина изменчивости размерных признаков. Различия между выборками из соседних мест нередко превышают таковые между географически отдаленными популяциями. Но у ряда видов (*B. bufo*, *R. lessonae*, *R. arvalis*) удалось выявить некоторые закономерности географической изменчивости размерных признаков. Показатели географически близких популяций этих видов, как правило, сходны между собой. Например, средние показатели *B. bufo* (рис. 2) внутри регионов (северо-запада (выборки 9 и 10), запада (выборки 4 и 5) и центра (выборки 12, 14 и 15)) ближе, чем у жаб из разных регионов.

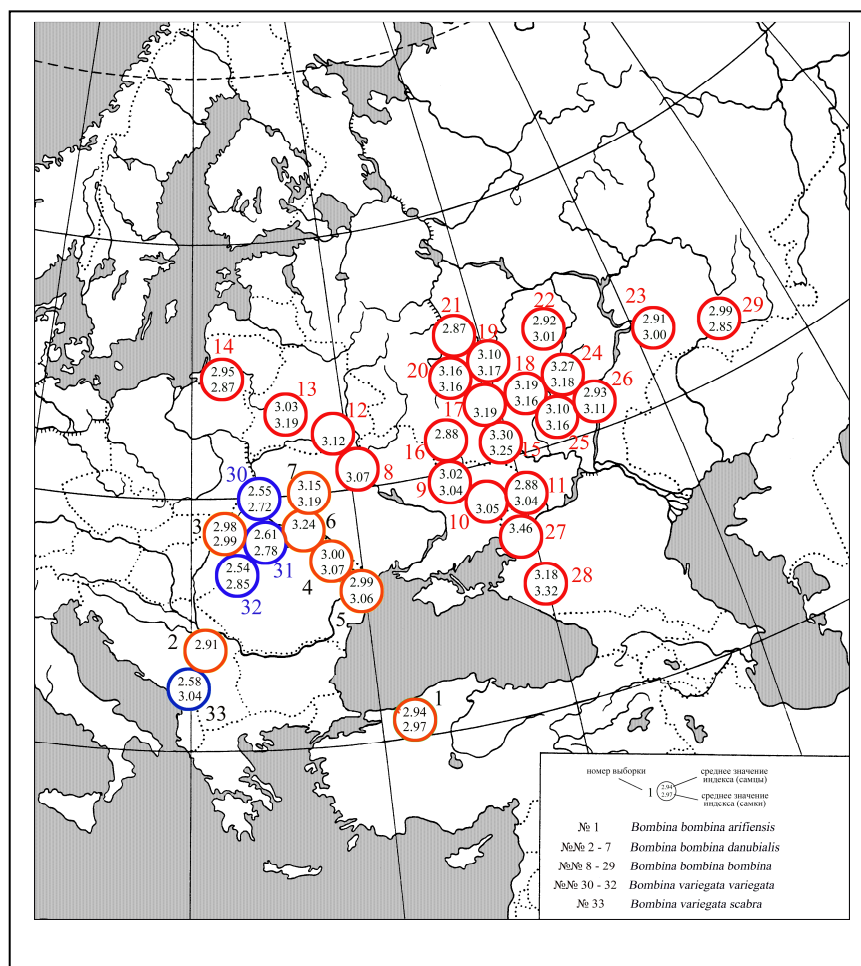


Рис. 3. Средние значения индекса L/T в различных популяциях жерлянок.

Анализ географической изменчивости индексов пропорциональности дал сходные результаты. Например, индекс L/T позволяет различать два вида жерлянок – *B. bombina* и *B. variegata* (рис. 3), но не разделяет подвиды, особенно у *B. bombina*. Различия между выборками из соседних мест нередко превышают таковые между географически отдаленными выборками.

Для ряда видов (*B. bufo*, *R. esculenta*, *R. arvalis*, *R. temporaria*) удалось выявить некоторые направления географической изменчивости отдельных индексов. Например, самцы серой жабы *B. bufo* демонстрируют наличие заметной клинальной изменчивости индекса L/T: наименьший средний показатель имеют самцы жаб из наиболее западной выборки (Минская область); показатели возрастают к югу, северу и востоку Русской равнины.

Резкий половой диморфизм по размерным признакам выявлен во всех популяциях серой жабы. Для зеленых (комплекс *R. esculenta*) и остромордой лягушек характерна пестрая картина: в одних популяциях различия между

полами по линейным параметрам выражены хорошо, в других – плохо или совсем не выражены. Для остальных видов *Anura* половой диморфизм по размерным показателям не слишком характерен. Половой диморфизм по индексам пропорциональности встречается сравнительно редко. Лишь индекс L/T достоверно различается у самцов и самок большинства видов.

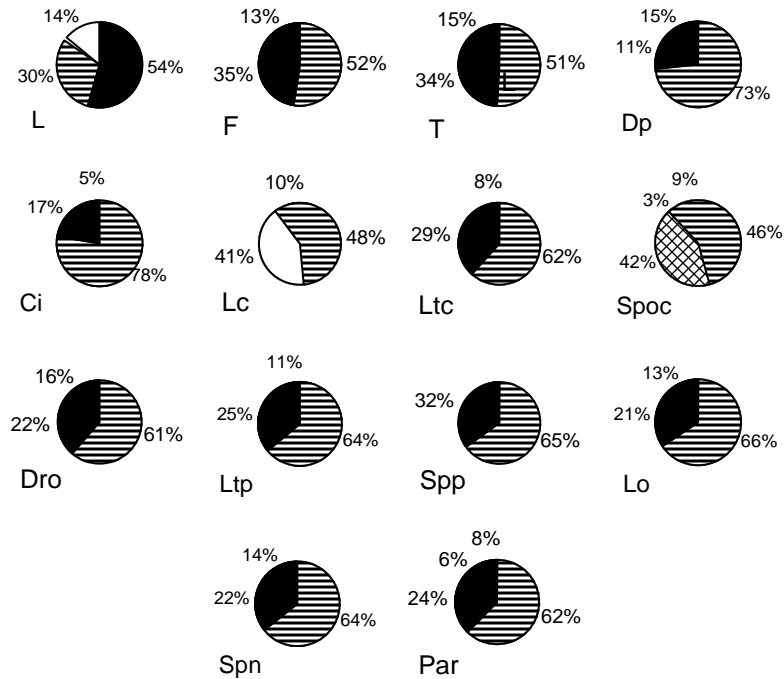


Рис. 4. Вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей зеленой жабы: – фактор пола; – межпопуляционная изменчивость; – внутривидовая изменчивость; – совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости.

Наибольший вклад в изменчивость большинства морфометрических признаков 8 из 9 изученных видов *Anura* вносит внутривидовая изменчивость. У чесночницы этот фактор дает 100%-ный вклад по всем параметрам. Вторым по важности фактором является межпопуляционная изменчивость. В качестве типичного примера можно привести вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей зеленой жабы (рис. 4).

Фактор пола вносит главный вклад в изменчивость размерных показателей серой жабы (рис. 5). Он существенно влияет на изменчивость морфометрических признаков прудовой и съедобной лягушек. Его вклад в изменчивость других видов *Anura* невелик.

Изучение рисунка бесхвостых земноводных не позволило выявить существенных закономерностей географической изменчивости.

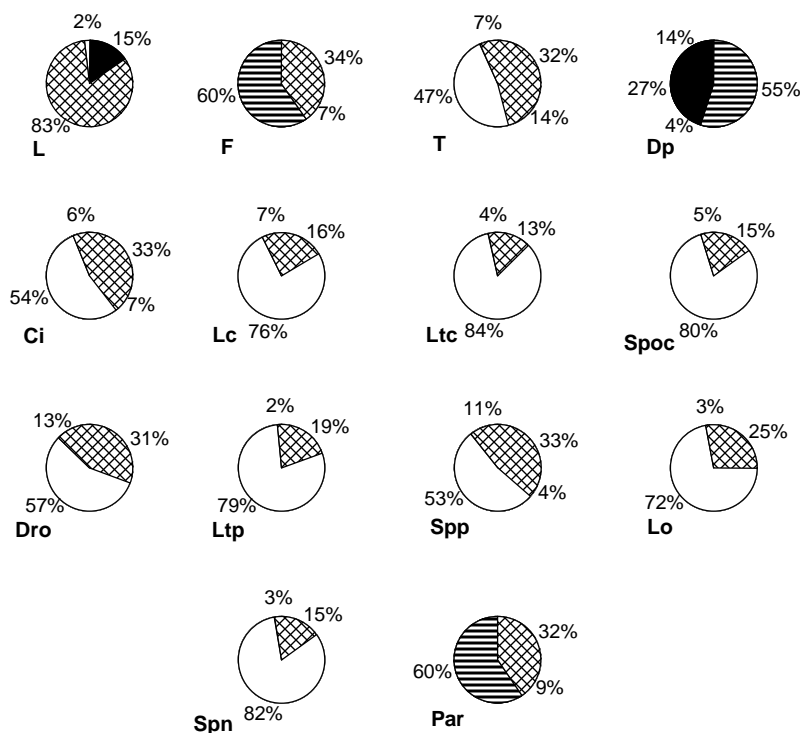


Рис. 5. Вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей серой жабы: – фактор пола; – межпопуляционная изменчивость; – внутривидовая изменчивость; – совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости.

ГЛАВА 3. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Рассматриваются результаты изучения гибридного видообразования у зеленых лягушек (*R. esculenta* complex) и криптического видообразования у обыкновенной чесночницы (*P. fuscus*).

3.1. Гибридное видообразование у зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex)

Зеленые лягушки привлекают внимание исследователей более 250 лет. Комплекс включает три таксона. Озерная (*R. ridibunda* Pallas, 1771) и прудовая (*R. lessonae* Camerano, 1882) лягушки – «нормальные биологические (в смысле Э. Майра) менделевские» виды, а съедобная лягушка (*R. esculenta* Linnaeus, 1758) – гибрид между ними. Это установлено Л. Бергером (Berger, 1967) путем гибридизации разных форм лягушек, а затем подтверждено с помощью электрофореза белков (Tunner, 1970; Engelmann, 1972) и проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987). Выяснилось, что *R. esculenta* – не обычная совокупность гибридов F₁ в зоне контакта родительских видов, а особая устойчивая гибридная форма, возникшая, по крайней мере, не позже

плейстоцена и имеющая свой собственный ареал, в пределах которого сосуществует с одним (чаще с *R. lessonae*, реже с *R. ridibunda*) или обоими родительскими видами, или образует собственные «чистые» популяции, обычно с участием триплоидов. *R. esculenta* характеризуется особым полуклональным типом наследования, при котором потомству избирательно передается только один из родительских геномов, в результате в потомстве, как правило, образуются только гибриды. В целом, комплекс *R. esculenta* демонстрирует особый тип видообразования, включающий гибридизацию, полуклональное наследование, полиплоидию, однополые и бисексуальные популяционные системы различного типа (Uzzell et al., 1977, 1980; Borkin et al., 1987; Vinogradov et al., 1988, 1990, 1991; Berger, 1990; Bucci et al., 1990; Günther, 1990; Tunner, Heppich-Tunner, 1991; Hotz et al., 1992; Caune, Borkin, 1993; Лада, 1995; Lada et al., 1995; Ragghianti et al., 1995) и может рассматриваться как модель сетчатого (гибридогенного) видообразования (Боркин, Даревский, 1980).

Изучение биотопов видов комплекса показало, что в Восточной Европе (в том числе на большей части Русской равнины) они населяют заметно различающиеся биотопы. *R. ridibunda* занимает разнообразные (проточные и стоячие, преимущественно крупные) водоемы открытых ландшафтов – реки и их поймы, озера, пруды. Крупных лесных массивов она, как правило, избегает, проникая в них лишь по руслам рек. Последнему способствуют водохранилища, создаваемые человеком. *R. lessonae*, напротив, обычна в лесах, где обитает в разнообразных непроточных водоемах и небольших спокойных реках, изобилующих заводьями и затонами. Иногда этот лесной вид встречается на некотором удалении (до 5 км) от лесных массивов, являясь своего рода индикатором бывших лесов. *R. esculenta* обитает преимущественно в биотопах, «пограничных» между биотопами родительских видов: в поймах средних рек на границе лесных массивов и открытого ландшафта. Западнее (Центральной Европе, на западе Русской равнины) биотопические предпочтения разных видов зеленых лягушек различаются не столь существенно. Это во многом объясняется «стиранием» границ между биотопами из-за действия

антропогенных факторов, в том числе за счет характерной для этих регионов разветвленной ирригационной системы, включающей сеть каналов, объединяющую водоемы различных ландшафтов в единое целое и позволяющей видам зеленых лягушек проникать в не свойственные им биотопы.

Зеленые лягушки образуют разные типы популяционных систем, для различения которых предложены две схемы (Günther, 1975; Uzzell, Berger, 1975). Первая схема более детальна и, наряду со сведениями о видовом составе, включает информацию об относительной численности видов в смешанных популяционных системах. Выбор схемы зависит от целей и характера исследования. При длительных стационарных исследованиях, проводимых на ограниченной территории, есть смысл использовать первую схему. Напротив, при широком охвате территории, когда нет времени для детального изучения популяционных систем каждого места работы, можно воспользоваться второй схемой. В соответствии со второй схемой, по нашим данным, на Русской равнине найдено 7 типов популяционных систем зеленых лягушек (Lada et al., 1995; Борисовский и др., 2000, 2001; Боркин и др., 2003; Borkin et al., 2003, 2004, 2005, 2006; Ручин и др., 2005а, б).

1. *L*-тип. «Чистые» популяции *R. lessonae*.
2. *R*-тип. «Чистые» популяции *R. ridibunda*.
3. *E*-тип. «Чистые» популяции *R. esculenta*.
4. *RL*-тип. Смешанные системы из *R. ridibunda* и *R. lessonae*.
5. *LE*-тип. Смешанные системы из *R. lessonae* и *R. esculenta*.
6. *RE*-тип. Смешанные системы из *R. ridibunda* и *R. esculenta*.
7. *REL*-тип. Смешанные популяционные системы из всех трех видов.

Их географическое распространение показано на рис. 6.

Следует отметить разнообразие типов популяционных систем зеленых лягушек в регионе. Представлены все возможные «чистые» видовые популяции и сочетания родительских видов и гибридной *R. esculenta*. Широко распространена смешанная популяционная система *REL*-типа, почти не встречающаяся в Западной и Центральной Европе.

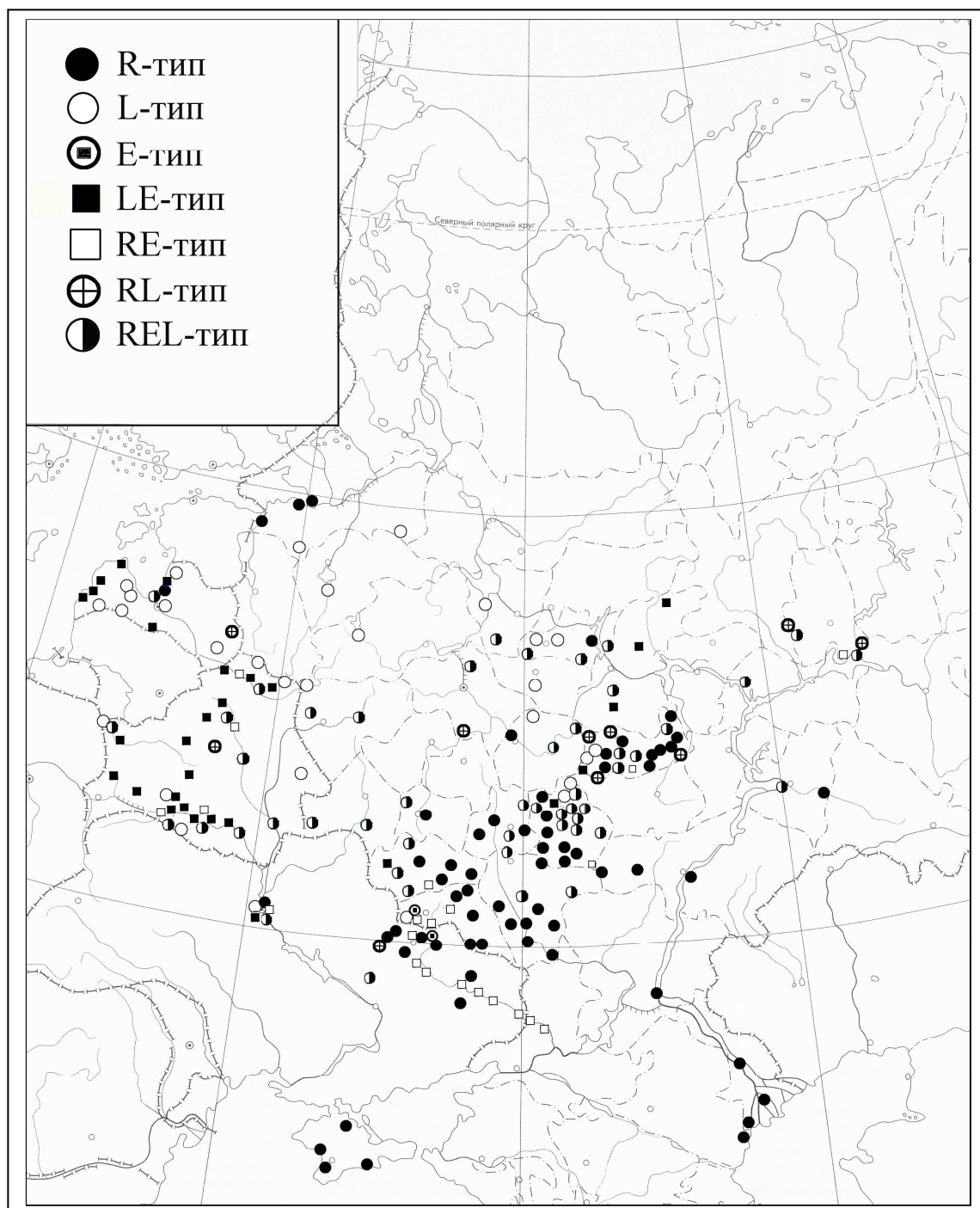


Рис. 6. Типы популяционных систем зеленых лягушек на территории Русской равнины.

Большинство (5 из 7) типов популяционных систем характеризуется определенным географическим распространением в регионе. Так, «чистые» популяции *R. ridibunda* преобладают в юго-восточной части Русской равнины, в зоне аллопатрического распространения вида. «Чистые» популяции *R. lessonae* обычны в лесной и отчасти лесостепной зонах – на северо-западе, севере и в центре Русской равнины. Смешанные популяционные системы *LE-*

типа характерны для запада и центра региона, *RE*-типа – для юга лесостепной зоны, а *REL*-типа – для всей зоны лесостепи.

Особый интерес вызывают два редких типа популяционных систем – «чистые» популяции диплоидной *R. esculenta* (*E*-тип) и смешанные популяционные системы, образованные родительскими видами без гибридов (*RL*-тип). Первый из них (*E*-тип) выявлен только в Белгородской области, в п. Борисовка и его окрестностях. Вероятно, это временный тип популяционной системы, характерный для популяций *R. esculenta*, обитающих в эвтрофицированных водоемах. Воспроизводство в этих популяциях, по-видимому, идет за счет скрещивания между гибридами, один из которых продуцирует гаметы с геномом «*lessonae*», а другой – с геномом «*ridibunda*» (Lada et al., 1995). Более того, здесь удалось обнаружить гибридных самцов, способных давать оба типа гамет (Vinogradov et al., 1991). Другой редкий вариант популяционных систем (*RL*-тип) отмечен в разных частях Русской равнины, но несколько чаще встречается в ее восточной половине. Его существование, вероятно, объясняется разными причинами. В одних случаях мы имеем дело с недавним контактом двух родительских видов из-за антропогенного разрушения экологических барьеров: например, вырубка значительных лесных массивов или создание водохранилищ на лесных реках ведет к тому, что *R. ridibunda* получает возможность проникать в места обитания *R. lessonae*. В других случаях родительские виды обитают рядом друг с другом в разных биотопах, фактически образуя «чистые» популяции.

Как уже упоминалось, *R. esculenta* может быть представлена в смешанных популяционных системах одним или двумя полами. На рис. 7 видно, что на Русской равнине бисексуальный вариант встречается чаще и шире, чем однополый. Последний вариант (*R. esculenta* представлена самцами), впервые описанный в научной литературе в Латвии (Цауне, Боркин, 1993), приурочен, в основном, к Восточной Белоруссии и Западной России. В большинстве случаев самцы *R. esculenta* в таких популяционных системах живут вместе с *R. lessonae*, иногда к ним добавляется *R. ridibunda*. Лишь в окрестностях с.

Новотаволжанка Шебекинского района Белгородской области самцы *R. esculenta* сосуществуют только с особями *R. ridibunda*. Популяционные системы с участием исключительно самок *R. esculenta* мной достоверно пока не обнаружены. Таким образом, до сих пор *R. esculenta*, представленная только самками, обнаружена лишь в Придунайских низменностях: в Австрии (Tunner, 1974; Tunner, Dobrowsky, 1976), Венгрии (Gubanyi, 1992), Закарпатье (Mogozov-Leonov et al., 2003) и Сербии (Borkin et al., 2005).

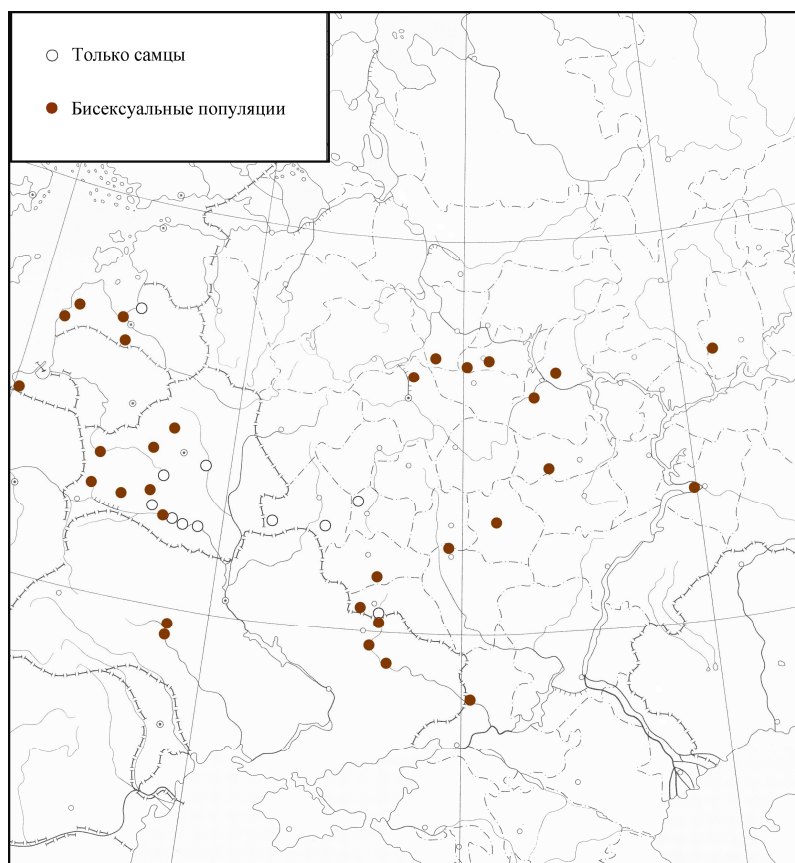


Рис. 7. Распространение бисексуальной и однополой *R. esculenta* на территории Русской равнины.

Особый интерес представляет полиплоидия у *R. esculenta*. Несмотря на широкое распространение гибридов (от Франции до Волги), полиплоидия у них ранее была обнаружена лишь в Западной и Центральной Европе. Чаще всего она встречается на северо-западе от Франции до Швеции и Польши, найдена также в Словакии и Венгрии (Borkin et al., 2004). Многолетние исследования, проводимые нами и другими авторами с конца 1970-х годов в бывшем СССР с помощью разнообразных методов (электрофорез белков, карiotипирование, ДНК-цитометрия), не выявляли наличие полиплоидов, не

считая 3n особи из Калининградской области и 4n особи из Латвии (Боркин, 2001). Поэтому обнаружение нами массовой полиплоидии в ряде популяций *R. esculenta* на востоке Украины (Borkin et al., 2004; Боркин и др., 2005) оказалась неожиданным результатом (рис. 8).

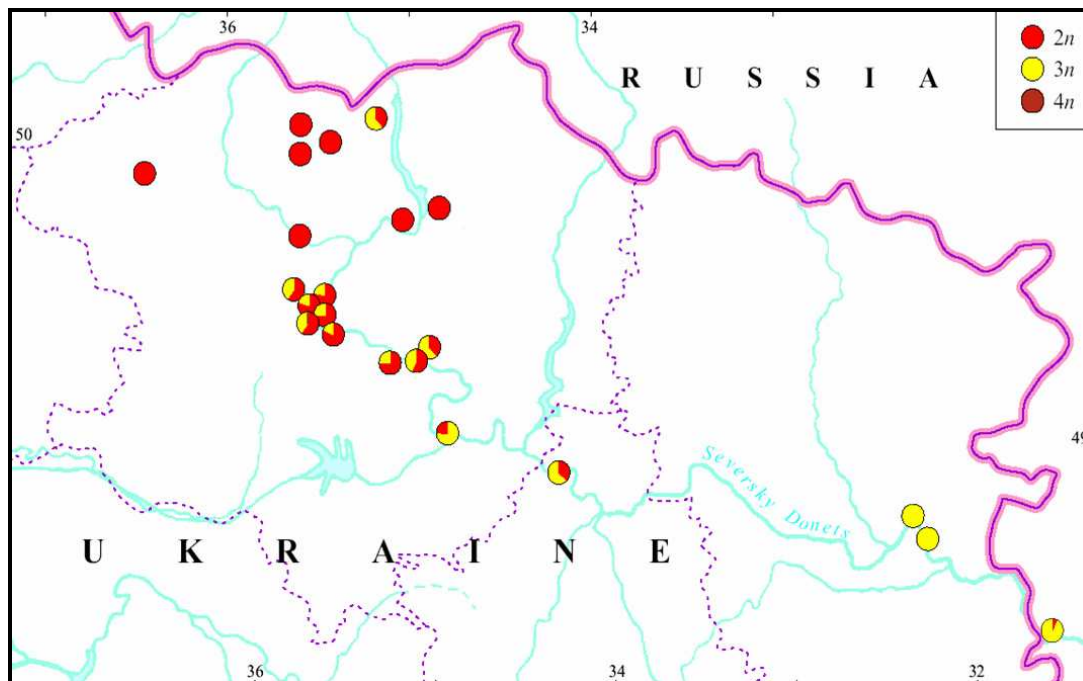


Рис. 8. Распространение диплоидных и полиплоидных гибридов на востоке Украины и юго-западе России.

В 1989–2005 гг. нами в этом регионе с помощью проточной ДНК-цитометрии было изучено 813 экземпляров из 48 пунктов. По нашим данным, в Харьковской, Донецкой и Луганской областях обитают все три вида зеленых лягушек. *R. lessonae* встречается реже других видов (около 2%) и зарегистрирована лишь в 6 пунктах Харьковской области. Большинство изученных особей принадлежало к *R. esculenta* (63%), остальные к – *R. ridibunda* (35%).

Среди *R. esculenta* диплоиды составили 76% (354 из 467 особей), полиплоиды 24% (113). Среди полиплоидов 111 особей имели 3n, а 2 экз. – 4n. Доля триплоидов среди гибридов (в выборках, где было не менее 10 гибридов) составила 9–76% (в среднем 41%).

По размеру генома триплоиды распадаются на два четко выраженных класса. Особи с относительно меньшим геномом отнесены к LLR-типу (два гаплоидных генома от *R. lessonae* и один от *R. ridibunda*; 54.8%), а с относительно большим – к RRL-типу (41.5%). 3.7% триплоидов имели промежуточ-

ные размеры генома и не были соотнесены ни с одним из вышеназванных типов. Оба типа триплоидов сходно распространены и представлены как самцами, так и самками. Встречаемость триплоидов в выборках и доля среди них гибридов LLR-типа увеличивается при продвижении вниз по течению р. Северский Донец. Доля триплоидных особей резко уменьшается при удалении от р. Северский Донец. Триплоиды были обнаружены как в популяционных системах *RE*-типа, так и в «чистых» популяциях *R. esculenta* (*E*-тип).

Сравнительный анализ содержания ДНК в соматических (кровь) и половых клетках с помощью проточной ДНК-цитометрии показал, что в выборке из окрестностей с. Гайдары (*RE*-тип, $n=47$) триплоидные самцы RRL-типа передают потомству, скорее всего, только гаплоидные гаметы, содержащие один геном *ridibunda*. Более сложной оказалась ситуация с диплоидными самцами *R. esculenta*. Выяснилось, что у 35% самцов в гаплоидных гаметах содержался геном только *ridibunda*, а у 17% - только *lessonae*. Был обнаружен также третий тип самцов с обеими линиями геномов, т. е. у одного и того же самца одна часть гамет несла геном *ridibunda*, а другая – *lessonae*, причем соотношение таких гаплоидных гамет заметно варьировало у разных особей (от примерного равенства до явного преобладания одного из геномов). Появление триплоидов, по-видимому, связано с образованием нередуцированных диплоидных яйцеклеток у гибридных самок.

Тетраплоиды (окрестности с. Великая Гомольша, Харьковская область) найдены в смешанной системе *RE*-типа вместе с LLR и LRR триплоидами, а также диплоидами *R. esculenta*. Эта находка, наряду с ранее выявленными тетраплоидами из Латвии и Швеции (Боркин, 2001), подтверждает реальность спонтанной тетраплоидии среди гибридов и служит еще одним подтверждением концепции сетчатой эволюции (Боркин, Даревский, 1980).

В мае 2005 г. мной было проведено специальное исследование в Тарасовском и Каменском районах Ростовской области. Особый интерес вызвал участок среднего течения р. Северский Донец и его притока р. Деркул в Тарасовском районе, на границе с Луганской областью, в окрестностях п. Ма-

ноцкий и ст. Митякинская. Согласно размеру генома, в этом месте нами впервые для Ростовской области установлено обитание *R. esculenta*, что само по себе заслуживает внимания. Ранее специалисты были убеждены, что в этом регионе распространен только один вид зеленых лягушек – *R. ridibunda*, а границы ареалов двух других видов комплекса проходят заметно севернее. По-видимому, найденные местообитания *R. esculenta* – самые южные на данном участке юго-восточной границы ареала. Не менее интересно то, что почти все обследованные с помощью проточной ДНК-цитометрии особи *R. esculenta* (25 из 26, т. е. 96%) оказались триплоидами LLR-типа. Лишь один ювенильный экземпляр имел диплоидный набор хромосом LR. Следовательно, генотипический состав популяции *R. esculenta* Ростовской области наиболее близок к таковому в Луганской области (Новокондрашевка и Станично-Луганское), где наблюдается полное доминирование гибридов LLR-типа (Borkin et al., 2004). Таким образом, эта находка является первым и достоверным свидетельством встречаемости массовой полиплоидии в комплексе зеленых лягушек на территории России.

Диплоидные *R. esculenta* были обнаружены во многих регионах европейской части бывшего СССР, от Калининградской области и Закарпатья до Удмуртии и Самарской области, в том числе в северных лесных и лесостепных районах Украины (Borkin et al., 2004). В отличие от этого, массовое распространение триплоидов, на основании имеющихся у нас данных, ограничено лишь узкой полосой, тянущейся вдоль среднего течения реки Северский Донец около 480 км – от п. Избицкое на севере Харьковской области до ст. Митякинская в Ростовской области.

Массовая полиплоидия у *R. esculenta* на востоке Украины и юго-западе России интересна также с географической точки зрения. Ближайшие районы, где известно подобное явление, находятся довольно далеко, примерно на расстоянии от 1000 до 1500 км. Это – западная часть Венгрии (Tunner, Tunner-Heppich, 1992) и Польша (Rybacki, Berger, 2001), соответственно. По мнению последних авторов, наблюдается тенденция к явному понижению

частоты триплоидов от восточной Германии к югу и востоку. В этом отношении высокая встречаемость $3n$ гибридов на востоке Украины и юго-западе России, представляет собой интригующую загадку.

Таким образом, наши материалы свидетельствуют о большом разнообразии и своеобразии комплекса зеленых лягушек Восточной Европы в целом и Русской равнины в частности. Это опровергает точку зрения о том, что в центре и на востоке европейской России *R. esculenta* должна быть очень редка или даже отсутствовать, что якобы связано с усилением к востоку континентальности климата, при котором возрастают биотопическая и репродуктивная изоляция (Александровская, Быков, 1979).

3.2. Криптическое видообразование у обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*)

Считается, что этот вид, широко распространенный от центральной Франции до Западной Сибири, состоит из двух подвигов: *P. fuscus insubricus* Cornalia, 1873 встречается в долине р. По в северной Италии; *P. fuscus fuscus* (Laurenti, 1768), занимает всю остальную часть видового ареала, включая Русскую равнину. Методом проточной ДНК-цитометрии установлено наличие в пределах номинативного подвида двух форм, устойчиво различающихся по размеру генома: «западной» с меньшим количеством ядерной ДНК (8.65–9.06 пг, в среднем 8.83 пг) и «восточной» с более крупным размером генома (9.10–9.50 пг, в среднем 9.35 пг) (Боркин и др., 2001, 2003; Borkin et al., 2001). Их распространение на Русской равнине показано на рис. 9. Установлено, что «западная» форма встречается в Латвии, Белоруссии (Брестская, Витебская, Могилевская и Гомельская области), большей части Украины (Черниговская, Киевская, Одесская и Сумская области), Молдавии и на западе России (Калининградская, Ленинградская, Псковская, Новгородская, Брянская, Курская, Ярославская, Московская, Тульская области). «Восточная» форма зарегистрирована на востоке Украины (Харьковская и Луганская области, Крым), в центральной и восточной части Русской равнины в России (Ивановская, Рязанская, Белгородская, Курская, Липецкая, Тамбовская, Во-

ронежская, Нижегородская, Пензенская, Ульяновская, Самарская, Саратовская, Астраханская, Оренбургская области, Мордовия, Чувашия, Татарстан, Удмуртия, Башкортостан, Ставропольский край) и западном Казахстане (Уральская область). Между ареалами этих форм лежит промежуточная зона, изученная пока недостаточно подробно. Ее ширина составляет от 140 до 475 км. Она проходит с северо-востока на юго-запад по территории Ярославской – Ивановской, Владимирской, Московской – Рязанской, Тульской, Орловской, Курской и Сумской областей (Боркин и др., 2003; Borkin et al., 2003).

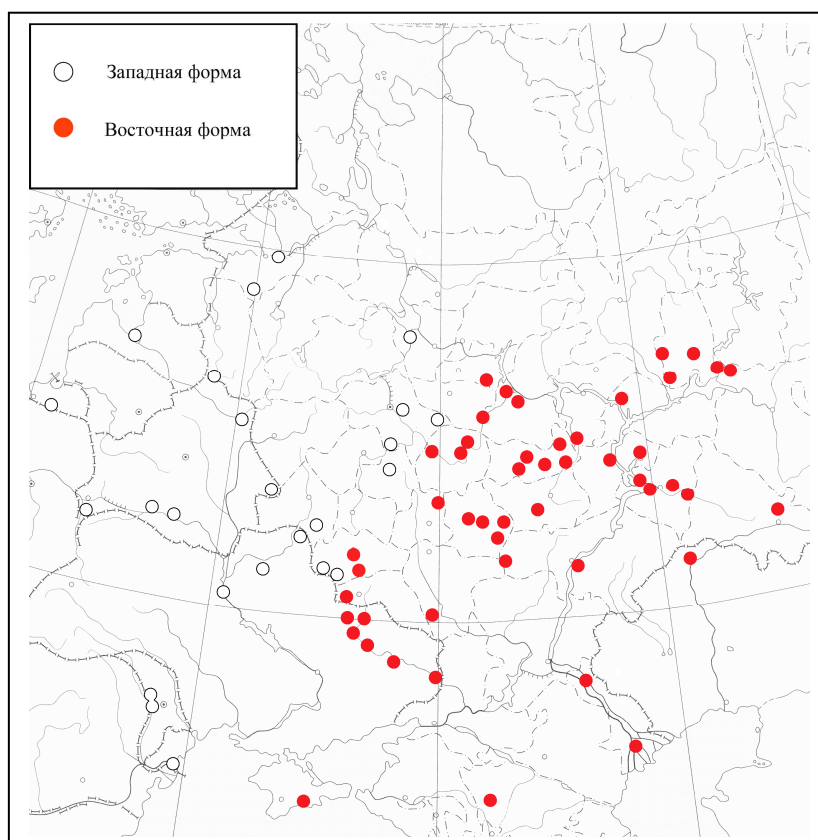


Рис. 9. Распространение западной и восточной форм *Pelobates fuscus* на территории Русской равнины.

В 2005–2009 гг. нам удалось найти и изучить зону контакта между этими формами в Курской области. Выяснилось, что здесь они парапатричны. Расстояние, разделяющее ближайшие друг к другу местонахождения западной (д. Долгий Колодезь) и восточной (д. Бобрава) форм, всего 4 км. Генетический обмен между формами чесночницы в зоне контакта резко ограничен.

Для выявления внешних морфологических признаков, которые могли бы служить для диагностики западной и восточной форм чесночницы, были

изучены их размерные показатели, индексы и дорсальный рисунок. Результаты канонического дискриминантного анализа 13 линейных параметров (рис. 10) свидетельствуют, что показатели выборок западной и восточной форм находятся в общей зоне графика, практически не отличаясь.

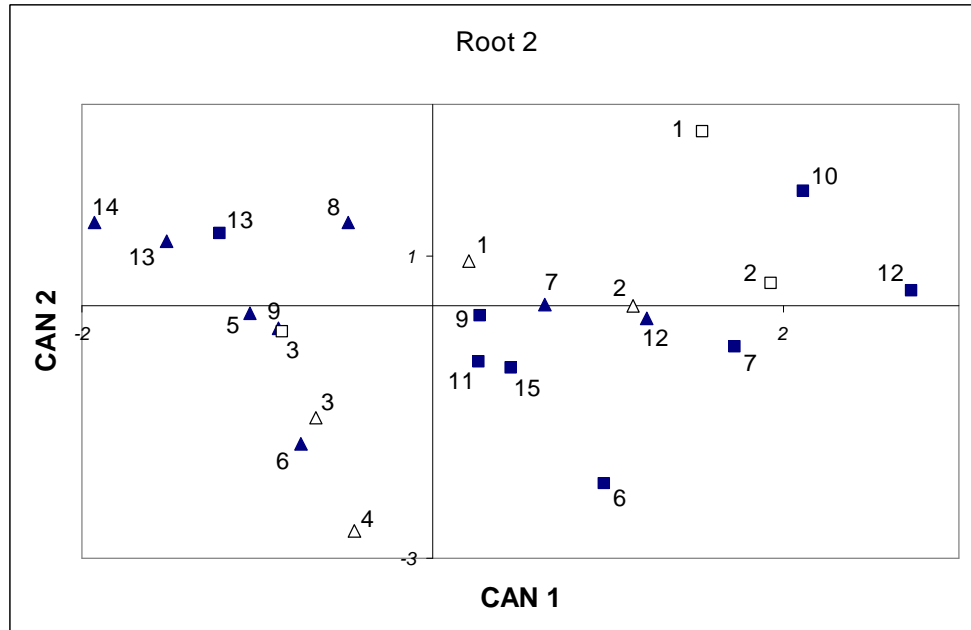


Рис. 10. Канонический дискриминантный анализ размерных показателей двух форм чесночницы: белые треугольники – самцы западной формы; белые квадраты – самки западной формы; черные треугольники – самцы восточной формы; черные квадраты – самки восточной формы.

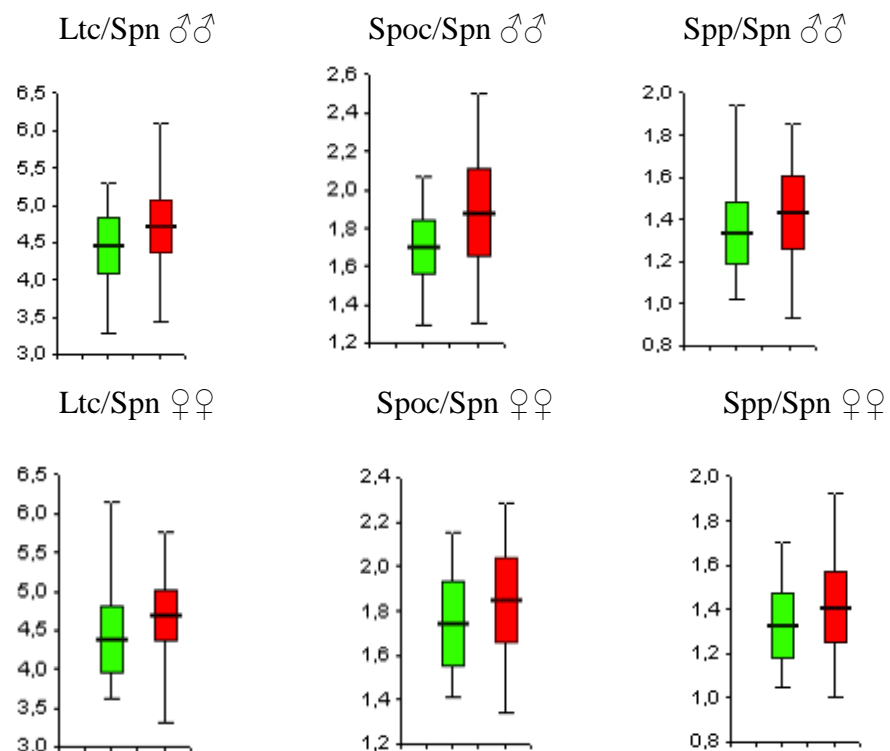


Рис. 11. Сравнение западной (левые столбцы) и восточной (правые столбцы) форм *P. fuscus* по трем индексам.

Пределы изменчивости изученных индексов западной и восточной форм заметно перекрываются, хотя различия средних арифметических могут быть достоверны (рис. 11). Несмотря на разную частоту встречаемости вариантов дорсального рисунка у двух форм (рис. 12), все они отмечены у обеих форм и, следовательно, не могут рассматриваться как диагностические признаки. Все это дает основание утверждать, что речь идет о первом случае криптического видообразования среди амфибий на востоке Европы.

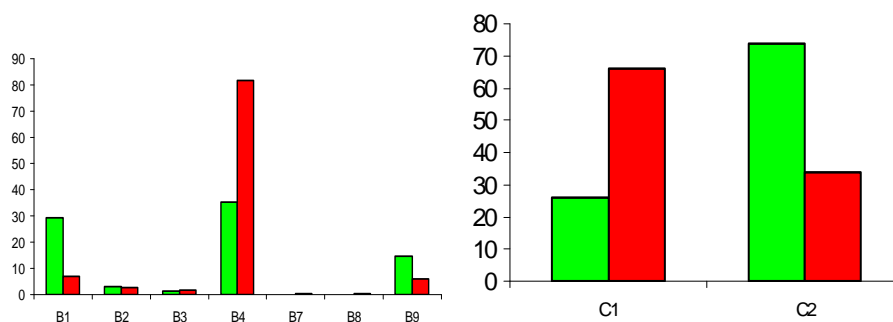


Рис. 12. Сравнение западной (левые столбцы) и восточной (правые столбцы) форм *P. fuscus* по частоте встречаемости двух элементов дорсального рисунка.

Для чесночниц характерна консервативность внешнего облика, которую можно объяснить стабилизирующим отбором, поддерживающим «оптимальный» фенотип, выработанный в ходе адаптации к роющему образу жизни (Боркин и др., 2003б; Халтурин и др., 2003; Lada et al., 2003, 2005).

Генетическая дистанция между формами чесночницы в среднем равна 0.311, что примерно соответствует нижним значениям генетических различий между обычными видами амфибий (Халтурин и др., 2003). Этот факт, а также характер взаимодействия между ними в зоне контакта свидетельствуют, что эти криптические формы могут рассматриваться как самостоятельные виды. Для восточного вида необходимо использовать название *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) (Borkin et al., 2001).

ГЛАВА 4. ХАРАКТЕРИСТИКА АРЕАЛОВ И БАТРАХО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ

4.1. Видовой состав и характеристика современных ареалов

На Русской равнине отмечено 12 видов бесхвостых амфибий, то есть более 1/2 видов Anura Европы (21 вид) (57.14%) и России (22 вида) (54.54%)

– наивысший показатель регионального видового разнообразия в стране. По типу ареалов среди них можно выделить следующие 4 группы (Borkin, 1999).

1. Восточноевропейские виды: *B. bombina*, *P. fuscus*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, *R. arvalis* и *R. temporaria*.

2. Западнопалеарктические виды: *B. bufo*, *B. viridis* и *R. ridibunda*.

3. Центральноевропейские виды: *Hyla arborea* и *Rana dalmatina*.

4. Атлантические виды: *Bufo calamita*.

Уточнено распространение всех видов в регионе, включая точки находок и границы ареалов. Особый интерес представляет уточнение современных границ ареала и конкретных мест находок обыкновенной квакши (*H. arborea*) в связи с резким сокращением ее ареала в недавнее время. В первой половине XX века ареал квакши простирался на северо-восток до западных областей России включительно, численность вида была достаточно велика (Птушенко, 1934; Крень, 1939). В начале второй половины XX столетия (1960–1970-е гг.) квакша исчезла здесь в большинстве мест, а там, где сохранилась (в настоящее время достоверно найдена только на юго-западе Брянской области), стала крайне редкой (Лебедев, Пономаренко, 1980; Лада, 1989; Лада, Соколов, 1995; Коцержинская, Ляпков, 2004).

Отдельно остановлюсь на распространении в регионе трех форм зеленых лягушек в свете гибридной природы *R. esculenta*. На основе данных по размеру генома и музейным коллекциям нами критически пересмотрены известные точки находок *R. esculenta* в прежнем понимании статуса этой формы, включавшей как гибридную *R. esculenta*, так и *R. lessonae*. На Русской равнине *R. esculenta* с помощью точных методик обнаружена в Эстонии, Латвии, Белоруссии (Витебская, Брестская, Минская, Гомельская и Могилевская области), Молдавии, на Украине (Винницкая, Одесская, Херсонская, Киевская, Черниговская, Сумская, Полтавская, Харьковская, Днепропетровская, Донецкая и Луганская области) и в России (Калининградская, Псковская, Московская, Ярославская, Ивановская, Рязанская, Тульская, Орловская, Брянская, Смоленская, Курская, Белгородская, Липецкая, Тамбовская, Воро-

нежская, Нижегородская, Ульяновская, Самарская и Ростовская области, Удмуртия, Чувашия, Татарстан и Мордовия) (Borkin et al., 1979, 1986a, 1997, 2002, 2004, 2006; Цауне, 1981б; Лада, 1995в, 2001; Lada et al., 1995; Okulova et al., 1997; Борисовский и др., 2000, 2001; Некрасова, Морозов-Леонов, 2001; Боркин и др., 2003а, 2005, 2008; Некрасова и др., 2004; Межжерин и др., 2005; Реминный, 2005б; Ручин и др., 2005а, б, 2009, 2010; Морозов-Леонов и др., 2007; Сурядна, Микитинец, 2008; Лада и др., 2009, 2011). Есть данные, основанные только на морфологии, указывающие на обитание вида в Литве (Груодис, 1983), Калужской (Александровская, Быков, 1979) и Пензенской (Ермаков, Ильина, 1999; Кожухова, 1999; Ермаков и др., 2002) областях.

4.2. Исторический аспект формирования фауны

Значительные изменения климата Русской равнины в позднем кайнозое вызывали периодические изменения зонального распространения растительности и трансформацию биотопов. Поэтому герпетофауна не была стабильной не только в доплейстоценовый, но и в новейший этап своей истории, что выражалось в смене видового состава и изменении ареалов видов, иногда значительных (Ратников, 2002). Комплексы амфибий слагались из видов, которые можно разделить на 3 группы: 1) виды, в настоящее время вымершие; 2) виды, ареалы которых сейчас находятся за пределами Русской равнины (*Bombina variegata*, *Pelobates syriacus*, *Bufo raddei*, *B. verrucosissimus*); 3) виды, обитающие в регионе до сих пор. В разные эпохи представительство этих групп видов в батрахокомплексах было различным. Так, батрахокомплексы плиоцена характеризуются доминированием вымерших форм. В раннем плейстоцене уже преобладают современные амфибии, причем среди них представлены как виды, сейчас не встречающиеся на Русской равнине, так и свойственные ей до сих пор. Только в позднем плейстоцене – голоцене сформировались современные батрахокомплексы, состоящие из видов, обитающих на Русской равнине в настоящее время. При этом границы ареалов этих видов в регионе неоднократно менялись, что продолжается и в настоящее время, в том числе под влиянием антропогенных факторов.

4.3. Батрахо-географическое районирование Русской равнины

Л.Я. Боркин (Borkin, 1999), основываясь на данных о распространении амфибий, разделил Палеарктическое царство на 6 областей: Средиземноморскую, Европейскую (Бореальную), Сибирскую, Западноазиатскую, Центральноазиатскую и Восточноазиатскую. Европейскую область, в свою очередь, он подразделил на 4 провинции: Атлантическую, Альпийско-Динарскую, Центральноевропейскую и Восточноевропейскую. Русская равнина полностью входит в последнюю из них. Несмотря на огромные размеры, Восточноевропейская провинция характеризуется наиболее бедной во всей Европейской области фауной Anura.

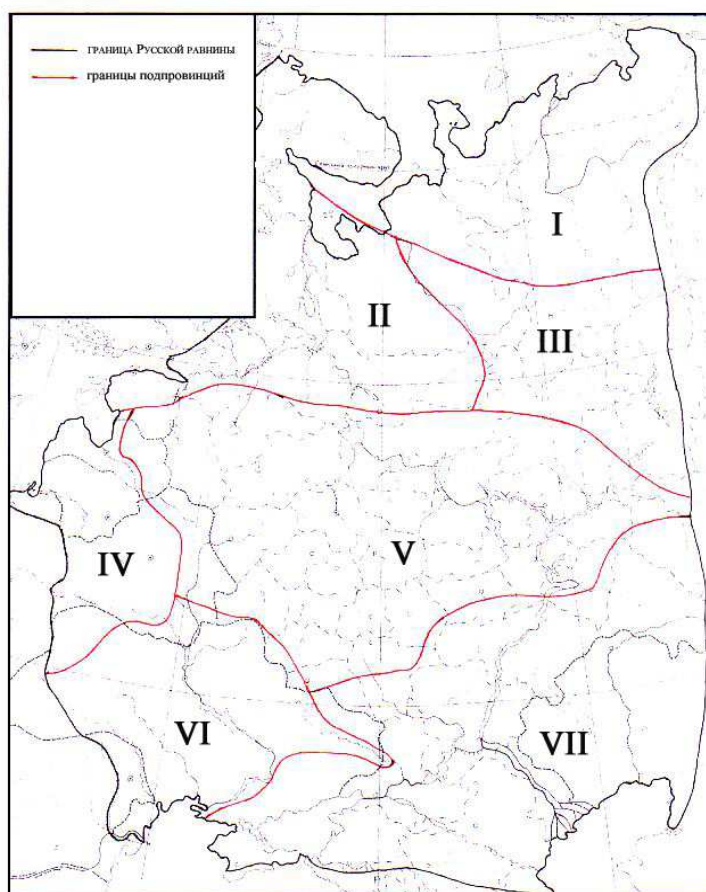


Рис. 13. Батрахо-географическое районирование Русской равнины: I–VII – батрахо-географические подпровинции (объяснения в тексте).

Предлагаемое батрахо-географическое районирование Русской равнины основано на анализе границ ареалов видов амфибий. Для полноты картины в анализ включены 3 вида хвостатых земноводных региона – сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*), обыкновенный тритон (*Lissotriton vulga-*

ris) и гребенчатый тритон (*Triturus cristatus*). Таким образом, суммарное число видов амфибий равно 15. В результате совмещения на карте их ареалов получены 59 первичных выделов различной площади. Число видов амфибий в этих выделах колеблется от 1 до 13 (арктические участки региона с экстремальными условиями, где амфибий нет, не включены в анализ). При попарном сравнении батрахофаун соседних выделов получены величины индекса фаунистического сходства Чекановского – Сьеренсена от 0.50 до 0.91. Картирование границ разного ранга дало результаты, представленные на рис. 13. Отчетливо выделяются следующие батрахо-географические подпровинции.

1. Северная (Субарктическая). Наиболее бедна в батрахологическом отношении. Характерны 2 вида бурых лягушек – травяная и остромордая, и сибирский углозуб, ареалы которых заходят за Северный полярный круг. Южная граница подпровинции совпадает с северной границей серой жабы. В ландшафтном отношении территория относится к зоне тундры и лесотундры.

2. Северо-западная. Населена тремя видами *Anura*: помимо бурых лягушек, здесь обитает серая жаба. Из хвостатых представлены оба вида тритонов. На юге ее граница примерно совпадает с северными границами ареалов чесночницы, зеленой жабы и зеленых лягушек. На востоке лимитируется западной границей ареала сибирского углозуба. С физико-географической точки зрения, территория представляет собой европейскую тайгу.

3. Северо-восточная. Располагается к востоку от предыдущей подпровинции, отличаясь от нее видовым составом хвостатых земноводных: вместо гребенчатого тритона здесь встречается сибирский углозуб. В целом, сибирский таежный элемент здесь заметно более выражен.

4. Западная. Характеризуется наибольшим видовым разнообразием: 13 видов амфибий (отсутствуют сибирский углозуб и прыткая лягушка). Самый характерный вид – камышовая жаба, восточная граница ареала которой является и восточной границей подпровинции. На юге встречается квакша. Обычна съедобная лягушка. Регион характеризуется мягким атлантическим климатом и занят, в основном, широколиственными лесами.

5. Центральная. Населена 9 видами *Anura* и 2 представителями *Urodela*. Отсутствуют камышовая жаба, квакша, прыткая лягушка и сибирский углозуб. Подпровинция неоднородна по видовому составу амфибий, в ее пределах имеются участки с обедненным набором видов – Валдайская возвышенность и Мещерская низменность. В ландшафтном отношении здесь присутствуют смешанные и широколиственные леса и лесостепь.

6. Юго-западная. Здесь обитают 11 видов бесхвостых и 2 вида хвостатых земноводных. Отсутствуют камышовая жаба и углозуб. Северо-восточная граница подпровинции совпадает с северо-восточной границей ареала квакши, восточная и юго-восточная граница – с границами ареалов той же квакши, серой жабы, прудовой, съедобной, остромордой и травяной лягушек, обоих видов тритонов. Характерно присутствие прыткой лягушки.

7. Юго-восточная. Видовой состав амфибий беден, включает 4 вида – жерлянка, чесночница, зеленая жаба, озерная лягушка. В ландшафтном отношении эта территория относится к зоне степей и полупустынь.

Границы между подпровинциями, особенно между Центральными и соседними, не всегда четкие. Это объясняется отсутствием четких физико-географических барьеров, препятствующих расселению животных, «размытостью» границ между регионами из-за действия антропогенных факторов, недостатком сведений об отдельных участках границ ареалов ряда видов.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ЗЕМНОВОДНЫХ В УСЛОВИЯХ РУССКОЙ РАВНИНЫ

В настоящее время интенсивность антропогенных факторов настолько высока, что они «перекрывают» действие естественных факторов. В целом, антропогенный пресс на природные экосистемы резко отрицателен. Разрушение природной среды ведет к деградации всех компонентов экосистем, включая амфибий. На втором месте стоит загрязнение окружающей среды. Однако антропогенные факторы настолько разнообразны, что их действие на конкретные популяции неоднозначно. В одних случаях это влияние может быть отрицательным, в других – нейтральным или даже положительным.

Одни виды амфибий остаются в трансформируемых ландшафтах и снижают численность вплоть до вымирания, другие мигрируют в места, слабо затронутые человеческой деятельностью, третьи приспосабливаются к изменившимся условиям, становясь синантропными видами (Ушаков, Гаранин, 1973; Гаранин, Ушаков, 1979; Тертышников, Гаранин, 1984; Пикулик, 1985б).

5.1. Анализ влияния антропогенных факторов на земноводных

Рассматриваются последствия влияния на бесхвостых амфибий таких антропогенных факторов, как распашка степей, мелиорация полей и лугов, сведение лесов, создание искусственных водоемов, урбанизация, рекреационная нагрузка, автотранспорт, загрязнение водоемов, тепловое загрязнение (*R. ridibunda* в теплых водоемах ТЭЦ демонстрирует отсутствие зимней спячки, раннее и ускоренное прохождение периодов размножения и развития, зимнее питание и высокую численность), и др.

5.2. Морфологические аномалии бесхвостых земноводных

Значительное разнообразие экологических факторов и мощная антропогенная нагрузка обеспечивают высокий уровень гетерогенности популяций бесхвостых амфибий. Это касается и крайних проявлений изменчивости – аномалий, отмеченных во многих местах региона. Существуют доказательства тесной связи между числом аномалий и уровнем антропогенной нагрузки. Но нельзя забывать, что морфологические аномалии, в сущности, есть особые варианты строения, отражающие крайние степени изменчивости (Коваленко, 1992). Их причинами могут быть не только антропогенные, но и естественные экологические факторы.

В просмотренном мной материале (более 33000 особей 12 видов) зарегистрированы следующие случаи морфологических аномалий и болезней.

Полимелия. Экземпляр травяной лягушки (*R. temporaria*) длиной тела 24 мм, имевший дополнительную заднюю конечность, был добыт 22.06.2004 г. в г. Переславль-Залесский (Ярославская область).

Полидактилия. Случайная полидактилия отмечена у озерной и остромордой лягушек в Тамбовской области (Lada, 1999). Массовая полидактилия

наблюдалась у серой жабы под Тамбовом (Лада, 1995б; Lada, 1999). В 1990 г. 48 самцов из 117 (41%) имели лишние пальцы; у самок (44 особи) этот феномен не наблюдался. Аномальные особи были обнаружены в двух точках, разделенных расстоянием 2.5 км, автотрассой, жилыми домами и туристическими базами, что исключает возможность обмена особями. В 1991 г. полидактилия отмечена у 6 из 28 самцов (21.4%) и 1 из 8 самок (12.5%). В 1992–1995 гг. явление не регистрировалось. В 1996 г. 2 из 32 самок (6.2%) имели аномалии; самцы с признаками полидактилии не были найдены. Учитывая свойственные виду сроки достижения половозрелости (Nemelaar, 1981, 1983; Gittins et al., 1982), я полагаю, что все аномальные особи относятся к одной генерации. По-видимому, они появились на свет в 1986, 1987 или 1988 г., приобрели признаки полидактилии в ходе раннего онтогенеза и, достигнув половозрелости, в 1990 г. (самцы) и 1991 г. (самки) пришли в места размножения.

Среди вероятных причин, вызывающих массовые аномалии конечностей, называют загрязнение окружающей среды (Вершинин, 1983, 1989, 1995; Mizgireuv et al., 1984; Vershinin, 1995; Flax, Borkin, 1997; Flyaks, Borkin, 2004), указывают на возможное влияние границы ареала (Worthington, 1974), межвидовой гибридизации (Madej, 1966; Куртяк, 2005), травм, болезней, паразитов и вирусов (Rostand, 1971; Dubois, 1979; Borkin, Pikulik, 1986).

Альбинизм. Отмечен в окрестностях с. Варварино Новохоперского района Воронежской области (Лада и др., 2008). Среди 420 особей (*R. ridibunda* – 180, *R. lessonae* – 192, *R. esculenta* – 48) найдено 4 альбиноса *R. lessonae* (1 самец и 3 сеголетка). Частота встречаемости альбиносов составила 2.08% среди *R. lessonae*, и 0.95% среди всех особей зеленых лягушек. Все альбиноотические экземпляры имели сходный облик и могут быть охарактеризованы как неполные альбиносы с признаками лейцизма. Это первый случай обнаружения в природе взрослой особи – альбиноса.

Миаз. Вызывается личинками мухи *Lucilia bufonivora*. Отмечен у остромордой лягушки и серой жабы под Тамбовом.

5.3. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных воздействий

Взрослые бесхвостые амфибии, как доступные для наблюдения консументы 2-го и высших порядков, быстро реагирующие даже на незначительное влияние, могут служить удобными индикаторами степени антропогенного воздействия (Пястолова и др., 1981; Леонтьева, 1982, 1985, 1995; Пястолова, 1985; Пястолова, Вершинин, 1989; Леонтьева, Семенов, 1997).

Биотестирование позволило выявить отрицательное влияние антропогенного загрязнения воды на эмбриональное и личиночное развитие трех видов бесхвостых амфибий (Лада, Глазкова, 1998).

Метод оценки состояния окружающей среды по уровню флуктуирующей асимметрии (Захаров, 2000), в частности, апробирован на амфибиях (Chubinishvili, 1997; Чубинишвили, 1998а, б; Ушаков, Образцов, 2000; Замалетдинов, 2001, 2003а; Масалыкин, Венгеров, 2001; Устюжанина, Стрельцов, 2001а, б; Ушаков, 2001; Файзулин, 2004; Хицова и др., 2004; Желев, Пескова, 2010; Пескова и др., 2011). Опыт исследований, проведенных под моим руководством на озерной лягушке для оценки состояния окружающей среды в водных и околоводных экосистемах Тамбовской области (Левин, 2001; Артемова, 2004; Рыбкина, 2006), показал следующее. Во-первых, в отличие от зон экологического бедствия, в местах со сравнительно низким антропогенным воздействием уровень флуктуирующей асимметрии определяется действием не только антропогенных, но и естественных факторов. Во-вторых, земноводные, в отличие от членистоногих, рыб, рептилий и птиц, почти не имеют признаков, пригодных для прижизненной оценки, поэтому метод фактически неприменим к амфибиям. В-третьих, недопустимо объединять в анализируемых выборках животных неизвестных, точно не определенных видов, например, зеленых лягушек (*R. esculenta* complex), весьма популярных, но сложных для определения объектов исследования.

ГЛАВА 6. ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ЗЕМНОВОДНЫХ РУССКОЙ РАВНИНЫ

6.1. Земноводные Русской равнины на страницах региональных Красных книг России

Дан краткий анализ информации об амфибиях Русской равнины, включенных в Красные книги регионов России. Только камышовая жаба *B. calamita* включена в Красную книгу РФ (Боркин и др., 2001а). Ни одного вида амфибий нет в приложении к ней (Кузьмин, 2001). В наиболее сложном положении оказалась квакша (*H. arborea*), исчезнувшая в большинстве мест прежнего обитания в 1970–1980-е гг. Необходимо включить сохранившиеся популяции квакши в федеральную Красную книгу и учредить ООПТ в местах их обитания. В региональные Красные книги включены краевые популяции целого ряда видов, что позволяет сохранить генофонд в целом. Два вида амфибий Русской равнины, которых нет ни в одной региональной Красной книге в России – камышовая жаба (вид из Красной книги РФ) и озерная лягушка.

6.2. Земноводные Русской равнины в заповедниках России

Дан краткий анализ сведений о земноводных, охраняемых в 28 российских заповедниках на Русской равнине. Единственный вид амфибий, включенный в Красную книгу РФ – камышовая жаба – является также единственным видом, который не встречается ни в одном заповеднике. Большую часть списка составляют виды с широким ареалом, значительная часть которого находится на Русской равнине. Состояние большинства из них в РФ не вызывает опасений. Отдельного упоминания заслуживает обыкновенная квакша (*H. arborea*), исчезнувшая в большинстве мест, в том числе в заповеднике Белогорье (участок Лес на Ворскле), где ранее была обычна. Присутствие вида в заповедниках Астраханский и Брянский лес под большим вопросом. Таким образом, весьма вероятно, что в настоящее время квакши нет ни в одном из заповедников РФ, расположенных на Русской равнине.

6.3. Практические рекомендации по охране земноводных

В разделе приводятся практические рекомендации по охране земноводных. Большинство мер направлены на сохранение их мест обитания, особенно нерестовых водоемов, а также сохранение генофонда и реинтродукцию.

ВЫВОДЫ

1. Географическая изменчивость внешних морфологических признаков у всех изученных видов бесхвостых земноводных носит сложный характер. Установлено, что эти признаки непригодны для диагностики подвидовых различий у *Bombina bombina* и *Bufo viridis*. Выявлены отдельные закономерности изменчивости по некоторым признакам у ряда видов: большее сходство размерных показателей географически близких популяций, чем при сравнении выборок из различных частей региона; наличие клинальной изменчивости отдельных индексов. В то же время, во многих случаях показано, что географически близкие выборки одного вида могут отличаться сильнее, чем географически отдаленные. Половой диморфизм лучше выражен по размерным показателям, чем по индексам. Главный вклад в изменчивость большинства признаков у большей части видов вносит внутрипопуляционная изменчивость.

2. С помощью метода проточной ДНК-цитометрии показано распространение трех видов гибридогенного комплекса зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины. Выявлены 7 типов популяционных систем зеленых лягушек и изучено их распределение в регионе. Обнаружено, что *R. esculenta* может быть представлена бисексуальными популяциями (распространены широко) или только самцами (этот вариант встречается, в основном, в восточной Белоруссии и западной России). Впервые для территории бывшего СССР обнаружена и исследована зона массовой полиплоидии у гибридной *R. esculenta* (среднее течение р. Северский Донец на востоке Украины и в Ростовской области на юго-западе России).

3. Показано распространение в регионе двух форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) (западной и восточной), четко различающихся по размеру генома. Изучение внешних морфологических признаков не позволило найти диагностические различия между этими формами, что позволяет считать их криптическими. Найденная в Курской области зона контакта между геномными формами свидетельствует в пользу их парапатрического распро-

странения и позволяет предположить, что таксономический статус этих форм приближается к видовому.

4. На Русской равнине встречаются 12 видов бесхвостых земноводных, по характеру ареалов представляющие следующие четыре группы: а) восточно-европейские – 6 видов (краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница, прудовая, съедобная, остромордая и травяная лягушки); б) западно-палеарктические – 3 вида (серая и зеленая жабы и озерная лягушка); в) центральноевропейские – 2 вида (обыкновенная квакша и прыткая лягушка); г) атлантические – 1 вид (камышовая жаба). Территория Русской равнины, полностью входящая в Восточноевропейскую батрахогеографическую провинцию, подразделяется на следующие подпровинции: 1) Субарктическая; 2) Северо-западная; 3) Северо-восточная; 4) Западная; 5) Центральная; 6) Юго-западная; 7) Юго-восточная.

5. Отмечены сокращение видового состава, снижение численности и другие отрицательные последствия влияния на земноводных большинства антропогенных факторов. В то же время установлено, что отдельные виды извлекают пользу из сведения лесов (зеленая жаба, озерная лягушка), интенсивно используют пруды рыбных хозяйств и другие искусственные водоемы, в том числе отстойники промышленных предприятий (озерная лягушка, краснобрюхая жерлянка) и водоемы, подогреваемые за счет сброса теплых вод (озерная лягушка). Последний вид демонстрирует в теплых водоемах ТЭЦ отсутствие настоящей зимней спячки, раннее и ускоренное прохождение периодов размножения и развития, зимнее питание и высокую численность.

6. В регионе регулярно встречаются отдельные случаи морфологических аномалий у некоторых видов бесхвостых земноводных: у травяной лягушки (полимелия), остромордой и озерной лягушек (полидактилия) и прудовой лягушки (альбинизм). Массовая полидактилия (до 41% самцов в отдельные годы) зарегистрирована у серой жабы (*Bufo bufo*). Миаз (заболевание, вызываемое личинками мухи-лягушкоедки *Lucilia bufonivora*) был отмечен у остромордой лягушки и серой жабы.

7. Показано, что бесхвостые земноводные, особенно на ранних (эмбриональной и личиночной) стадиях своего развития, могут с успехом использоваться как биоиндикаторы состояния окружающей среды. Вместе с тем, применение популярных методов оценки здоровья среды (в частности, по уровню флуктуирующей асимметрии) должно сопровождаться продуманным выбором объектов исследования и используемых признаков, а также объективным поиском причин с учетом всей совокупности экологических факторов, действующих на развитие организмов.

8. В настоящее время только один из 15 видов амфибий, встречающихся на территории Русской равнины в пределах России (камышовая жаба *Bufo calamita*) включен в федеральную Красную книгу. При этом данный вид не охраняется ни в одном из российских заповедников. Ни один вид земноводных не внесен в приложение к Красной книге РФ. Необходимо включить в новое издание Красной книги России обыкновенную квакшу (*Hyla arborea*), популяции которой сохранились лишь на западе Брянской области. Весьма вероятно, что в настоящее время квакши нет ни в одном из заповедников РФ, расположенных на Русской равнине. Целый ряд видов амфибий нуждается в охране на региональном уровне. Необходимо учредить новые особо охраняемые природные территории (ООПТ) в местах обитания популяций редких видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

* Звездочкой отмечены публикации в изданиях из Перечня ВАК.

1. Соколов А.С., Лада Г.А. О современном состоянии фауны земноводных и пресмыкающихся Тамбовской области // Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по проблеме кадастра и учета животн. мира. М., 1986. С. 433-435.
2. Соколов А.С., Лада Г.А., Корнева Л.Г. К вопросу о роли и охране амфибий и рептилий Тамбовской области // Актуал. вопр. охраны окруж. среды: Тез. докл. 3-й обл. науч.-техн. конф Тамбов, 1987. С. 27-28.
3. Лада Г.А. К вопросу о батрахофауне заповедников «Лес на Ворскле», «Галичья гора» и их окрестностей // Гидробиол. исслед. в заповедниках СССР: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. М., 1989. С. 96-97.
4. Лада Г.А. О размножении и развитии серой жабы и остромордой лягушки под Тамбовом // Автореф. докл. 7-й Всесоюзн. герпетол. конф. Киев, 1989. С. 136-137.

5. Лада Г.А. О генетическом полиморфизме озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в Центральном Черноземье // Фенетика популяций: Мат. 4-го Всесоюзн. совещ. М., 1990. С. 151-152.
6. Соколов А.С., Лада Г.А. Влияние антропогенных изменений ландшафта на фауну амфибий и рептилий Тамбовской области // Вопр. регион. экологии: Тез. докл. 1-й обл. науч.-техн. конф. Тамбов, 1993. С. 23-25.
7. Лада Г.А. Амфибии в водоемах-отстойниках промышленных предприятий // Тез. докл. к науч. конф. преподавателей. Тамбов, 1994. С. 13-14.
8. Лада Г.А. К биологии обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Центральном Черноземье России // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1994. С. 74-83.
9. Соколов А.С., Лада Г.А. Земноводные и пресмыкающиеся Тамбовской области под влиянием антропогенных изменений ландшафта // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1994. С. 92-95.
10. Лада Г.А. Земноводные города Тамбова // Державинские чтения: Мат. науч. конф. преподавателей. Тамбов, 1995. С. 16-17.
11. Лада Г.А. Массовая полидактилия у серой жабы под Тамбовом // Вопр. регион. экологии: Тез. докл. 2-й обл. науч.-техн. конф. Тамбов, 1995. С. 70.
12. Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1995. С. 88-109.
13. Лада Г.А., Соколов А.С. Редкие земноводные Центрального Черноземья // Проблемы сохранения разнообразия природы степ. и лесостеп. регионов: Мат. Российско-Украинской науч. конф. М., 1995. С. 231-232.
14. *Lada G.A., Borkin L.Y., Vinogradov A.E. Distribution, population systems and reproductive behaviour of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russ. J. Herpetol. 1995. V. 2. № 1. P. 46-57.
15. Лада Г.А. Анализ питания земноводных Центрального Черноземья // Фауна Центр. Черноземья и формирование экол. культуры: Мат. 1-й регион. конф. Липецк, 1996. Ч. 2. С. 61-63.
16. Лада Г.А., Малин А.В., Попова Н.А. Некоторые гидрохимические показатели мест икрометания земноводных в Тамбове и окрестностях // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1997. С. 71-74.
17. Соколов А.С., Лада Г.А. Редкие виды наземных позвоночных бассейна нижнего течения реки Керша // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1997. С. 74-76.
18. *Lada G.A., Nedosekin V.Y. The first record of tessellated snake, *Natrix tessellata* Laurenti, 1768 in the Central Chernozem Territory of Russia and some other results of the herpetological research in the Upper Don // Russ. J. Herpetol. 1997. V. 4. № 2. P. 192-194.
19. Лада Г.А. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородской и Харьковской областях // Проблемы охраны и рацион.

- использ. природ. экосистем: Мат. Всероссийской науч.-практ. конф. Пенза, 1998. С. 333-335.
20. Лада Г.А., Глазкова Е.А. Влияние антропогенного загрязнения воды на эмбриональное и личиночное развитие бесхвостых земноводных // Державинские чтения: Мат. науч. конф. препод. и аспирантов. Тамбов, 1998. С. 14-15.
 21. Лада А.Г., Лада Г.А. Некоторые сведения о животном мире Кирсановского участка Воронинского государственного заповедника // Грани творчества: Тез. докл. 2-й науч.-практ. конф. Тамбов, 1998. С. 71-72.
 22. Соколов А.С., Лада Г.А. О необходимости создания заповедника в бассейне нижнего течения реки Керша // Вопр. регион. экологии: Тез. докл. 3-й регион. науч.-техн. конф. Тамбов, 1998. С. 12-13.
 23. Кузьмина М.М., Лада Г.А., Соколов А.С. Проблемы выделения новых памятников природы в Тамбовской области // Интеграция экол., хозяйств. и социал. политики: Мат. 3-й межрегион. науч.-практ. конф. Тамбов, 1999. С. 92-93.
 24. Лада Г.А. Земноводные и пресмыкающиеся в заповедниках Центрального Черноземья // Изучение и охрана биол. разнообразия природ. ландшафтов Русской равнины: Мат. междунар. науч. конф. Пенза, 1999. С. 219-222.
 25. Лада Г.А. Изменчивость вентрального рисунка краснобрюхой жерлянки, *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) (Anura, Discoglossidae) // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1999. Вып. 4. С. 49-62.
 26. Лада Г.А., Соколов А.С. Методы исследования земноводных: научно-методическое пособие. Тамбов, 1999. 75 с.
 27. Лада Г.А., Соколов А.С., Кириченко Л.М., Ганжа Е.А., Херувимов В.Д., Белевитин Р.Ю., Соколова Л.А. О ходе подготовки к изданию «Красной книги Тамбовской области (животные)» // Учение В.И. Вернадского и соврем. экол. проблемы: Тез. докл. и выступ. 1-й обл. науч.-практ. конф. Тамбов, 1999. С. 35-37.
 28. Щеголев В.И., Скрылева Л.Ф., Микляева М.А., Яценко В.Н., Лада Г.А., Соколов А.С. Редкие виды позвоночных Тамбовской области // Редкие виды животных Тамбов. обл. Мичуринск, 1999. С. 26-44.
 29. *Lada G.A. Polydactyly in anurans in the Tambov Region (Russia) // Russ. J. Herpetol. 1999. V. 5. № 2. P. 104-106.
 30. Lada G.A. Pure diploid hybridogenetic populations of *R. kl. esculenta* (Linnaeus, 1758) in Central Russia and Eastern Ukraine // 3d Intern. Symp. «Genetics, Systematics and Ecology of Western Palearctic Water frogs»: Abstracts. Berlin, 1999. P. 11.
 31. Лада Г.А., Соколов А.С., Кириченко Л.М., Ганжа Е.А., Херувимов В.Д., Белевитин Р.Ю., Соколова Л.А. Новые материалы к «Красной книге Тамбовской области (животные)» // Вопр. регион. экологии: Тез. докл. 4-й регион. науч.-техн. конф. Тамбов, 2000. С. 22-24.
 32. Лада Г.А., Соколов А.С., Кириченко Л.М., Ганжа Е.А., Херувимов В.Д., Белевитин Р.Ю., Соколова Л.А. О «Красной книге Тамбовской области

- (животные)» // Экол.-фаун. исслед. в Центр. Черноземье и сопред. территориях: Мат. 2-й регион. конф. Липецк, 2000. С. 11-13.
33. **Лада Г.А.**, Соколов А.С., Кириченко Л.М., Ганжа Е.А., Херувимов В.Д., Белевитин Р.Ю., Соколова Л.А., Желтов П.Е., Щеголев В.И., Скрылева Л.Ф., Касандрова Л.И., Яценко В.Н., Романкина М.Ю., Микляева М.А., Околелов А.Ю. Перечень (список) объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Тамбовской области по состоянию на 1 февраля 2000 года // Перечень (список) объектов живот. и растит. мира, занесенных в Красную книгу Тамбов. обл. по состоянию на 1 февраля 2000 года. Тамбов, 2000. С. 7-20.
34. **Лада Г.А.**, Соколов А.С. Раздел 5. Земноводные // Красная книга Тамбовской области: животные. Тамбов, 2000. С. 225-229.
35. Петрова Н.П., Щеголев В.И., Скрылева Л.Ф., Яценко В.Н., Херувимов В.Д., Соколов А.С., **Лада Г.А.**, Микляева М.А., Околелов А.Ю. Опыт составления Красной книги Тамбовской области на примере позвоночных животных // Науч.-философ. наследие В.И. Вернадского и учение И.В. Мичурина о развитии биосферы и цивилизации: Тез. докл. 2-й обл. Вернадовской науч.-практ. конф. Тамбов, 2000. С. 117-119.
36. Соколов А.С., **Лада Г.А.** К фауне позвоночных Ярковского лесничества // Державинские чтения: Мат. науч. конф. препод. и аспирантов. Тамбов, 2000. С. 48-49.
37. Соколов А.С., **Лада Г.А.** Особо ценные зоологические территории Тамбовской области // Экол.-фаун. исслед. в Центр. Черноземье и сопред. территориях: Мат. 2-й регион. конф. Липецк, 2000. С. 34-36.
38. **Лада Г.А.** Смешанные популяционные системы REL-типа зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в пойменных биогеоценозах реки Воронеж (Липецкая и Тамбовская области) // Вопр. герпетол.: Мат. 1-го съезда герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. Пущино – Москва, 2001. С. 154-157.
39. **Лада Г.А.**, Власов А.А., Власова О.П. Класс Земноводные – Amphibia // Красная книга Курской обл. Т. 1. Редкие и исчезающие виды животных. Тула, 2001. С. 43-50.
40. **Лада Г.А.**, Малин А.В., Матвеева О.Н. Влияние некоторых тяжелых металлов на эмбриональное развитие остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) в экспериментальных условиях // Флора и фауна Черноземья: Сб. науч. статей. Тамбов, 2001. Вып. 5. С. 66-80.
41. *Соколов А.С., **Лада Г.А.** К фауне позвоночных Серповского лесхоза (Тамбовская область, Моршанский район) // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2001. Т. 6. Вып. 4. С. 472-474.
42. **Лада Г.А.**, Соколов А.С., Кириченко Л.М., Ганжа Е.А. О состоянии кадастровых исследований животного мира Тамбовской области // Вопр. регион. экологии: Мат. докл. 5-й регион. науч.-техн. конф. Тамбов, 2002. С. 65-67.
43. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., **Лада Г.А.**, Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гибридогенный комплекс *Rana esculen-*

- ta*: существует ли волжский парадокс? // 3-я конф. герпетологов Поволжья: Мат. регион. конф. Тольятти, 2003. С. 7-12.
44. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Халтурин М.Д., **Лада Г.А.**, Борисовский А.Г., Мильто К.Д., Файзулин А.И. Распространение двух криптических форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на территории Волжского бассейна // 3-я конф. герпетологов Поволжья: Мат. регион. конф. Тольятти, 2003. С. 3-6.
45. *Соколов А.С., **Лада Г.А.** К фауне наземных позвоночных северо-восточной части Иловай-Воронежского лесного массива // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2003. Т. 8. Вып. 1. С. 62.
46. *Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Khalturin M.D., **Lada G.A.**, Borrisovsky A.G., Faizulin A.I., Kotserzhinskaya I.M., Novitsky R.V., Ruchin A.V. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Russ. J. Herpetol. 2003. V. 10. № 2. P. 111-118.
47. **Lada G.A.**, Borkin L.J., Litvinchuk S.N. Morphological variation in two cryptic types of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol.: Progr. a. Abstr. S.-Pb., 2003. P. 95.
48. ***Лада Г.А.**, Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Ручин А.Б. Второе межрегиональное совещание по изучению амфибий Волжского бассейна // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 11. С. 1407-1408.
49. *Borkin L.J., Korshunov A.V., **Lada G.A.**, Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Shabanov D.A., Zinenko A.I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russ. J. Herpetol. 2004. V. 11. № 3. P. 203-222.
50. Боркин Л.Я., Зиненко А.И., Коршунов А.В., **Лада Г.А.**, Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Шабанов Д.А. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Мат. I конф. укр. герпетол. товариства. Київ, 2005. С. 23-26.
51. ***Лада Г.А.**, Соколов А.С., Ушаков М.В. Памяти Сергея Михайловича Климова (1953 – 2004) // Современ. герпетол. Саратов, 2005. Т. 3/4. С. 124-128.
52. *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 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 3-11.
53. *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 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 2. С. 3-10.
54. Соколов А.С., **Лада Г.А.** К фауне позвоночных бассейна среднего и нижнего течения р. Хмелина // Растения и животные Тамбов. обл.: экология, кадастр, мониторинг, охрана: сб. науч. тр. Мичуринск, 2005. Вып. 3. С. 195-204.

55. *Боркин Л.Я., **Лада Г.А.**, Ручин А.Б. Третье межрегиональное совещание по изучению амфибий Волжского бассейна // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 12. С. 1528-1529.
56. **Lada G.A.**, Borkin L.J., Litvinchuk S.N. Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana. Proc. of 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. Russ. J. Herpetol. V. 12 (Suppl.). S.-Pb. – M., 2005. P. 53-56.
57. ***Лада Г.А.** Географическая изменчивость серой жабы, *Bufo bufo bufo* (Linnaeus, 1758) на территории Русской равнины // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2006. Т. 11. Вып. 2. С. 139-148.
58. *Соколов А.С., **Лада Г.А.** К фауне наземных позвоночных государственного природного заповедника «Воронинский» // Вестник Тамбов. ун-та. Серю: Естеств. и техн. науки. 2006. Т. 11. Вып. 2. С. 149-155.
59. *Borkin L.J., **Lada G.A.**, Litvinchuk S.N., Melnikov D.A., Rosanov J.M. The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov oblast') // Russ. J. Herpetol. 2006. V. 13. № 1. P. 77-82.
60. **Лада Г.А.**, Соколов А.С. Введение // Позвоночные Тамбовской области: Кадастр. Тамбов, 2007. С. 5-8.
61. **Лада Г.А.**, Соколов А.С. Класс Земноводные Amphibia // Позвоночные Тамбовской области: Кадастр. Тамбов, 2007. С. 33-39.
62. **Лада Г.А.** Географическая изменчивость прудовой лягушки, *Rana lessonae* Camerano, 1882, на территории Русской равнины // Фауна и флора Черноземья: Сб. науч. статей. Тамбов, 2007. С. 105-126.
63. Соколов А.С., **Лада Г.А.** К фауне наземных позвоночных бассейна среднего течения реки Керша // Фауна и флора Черноземья: Сб. науч. статей. Тамбов, 2007. С. 141-153.
64. **Лада Г.А.** Географическая изменчивость съедобной лягушки *Rana esculenta* на территории Русской равнины // Вопр. герпетол.: Мат. III съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. С.-Пб., 2008. С. 234-241.
65. Боркин Л.Я., Безман-Мосейко О.С., Мазепа Г.А., Зиненко А.И., Коршунов А.В., **Лада Г.А.**, Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии // Праці укр. герпетол. Товариства. 2008. № 1. С. 5-10.
66. **Лада Г.А.**, Соколов А.С. Редкие виды амфибий и рептилий Центрального Черноземья // Проблемы ведения регион. Красных книг: Мат. регион. совещ. Липецк, 2008. С. 44-50.
67. Резванцева М.В., **Лада Г.А.**, Чихляев И.В., Кулакова Е.Ю. Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) на востоке Центрального Черноземья // Экол.-фаун. исслед. в Центр. Черноземье и сопред. территориях: Мат. 3-й регион. конф. Липецк, 2008. С. 114-119.
68. Кулакова Е.Ю., **Лада Г.А.**, Резванцева М.В. Материалы по питанию зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Хоперском заповеднике // Биоразнообразии: проблемы и перспективы сохранения: Мат. между-

- нар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Ч. 2. Пенза, 2008. С. 207-209.
69. **Лада Г.А.** Амфибии и рептилии Русской равнины на страницах региональных Красных книг России // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Мат. междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Ч. 2. Пенза, 2008. С. 264-265, 267.
70. ***Лада Г.А.**, Моднов А.С., Резванцева М.В., Кулакова Е.Ю., Гончаров А.Г., Аксенов Д.С. Альбинизм у прудовой лягушки (*Rana lessonae* Camerano, 1882) в Хоперском заповеднике (Новохоперский район Воронежской области) // Современ. герпетол. 2008. Т. 8. № 1. С. 58-61.
71. **Лада Г.А.**, Соколов А.С. К истории изучения герпетофауны Тамбовской области // Сб. науч. тр. Ин-та естествознания. Вып. 1. Тамбов, 2008. С. 114-124.
72. *Кулакова Е.Ю., **Лада Г.А.**, Резванцева М.В. Таксономический состав пищевых компонентов в рационе зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Хоперского государственного заповедника (Новохоперский район Воронежской области) // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. Тамбов, 2009. Т. 14. Вып. 3. С. 549-554.
73. **Лада Г.А.** Амфибии и рептилии в российских заповедниках Восточно-европейской равнины // Биоразнообразие и роль особо охраняемых природ. территорий в его сохранении: Мат. междунар. науч. конф., посвящ. 15-летию гос. природ. заповедника «Воронинский». Тамбов, 2009. С. 227-231.
74. ***Лада Г.А.** О паразите амфибий *Lucilia bufonivora* (Insecta, Diptera, Calliphoridae) в Тамбовской области // Современ. герпетол. 2009. Т. 9. Вып. ½. С. 62-64.
75. **Лада Г.А.**, Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Видовой состав зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) Днепропетровской области (восточная Украина) // Праці укр. герпетол. Товариства. 2009. № 2. С. 37-44.
76. **Лада Г.А.**, Соколов А.С. К истории изучения позвоночных Тамбовской области // Вестник Тамбов. ун-та. Кафедра биологии. 1994-2009. Приложение к журналу. Тамбов, 2009. С. 119-156.
77. *Ручин А.Б., **Лада Г.А.**, Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К., Замалетдинов Р.И. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволжский экол. журн. 2009. № 2. С. 137-147.
78. Шубина Ю.Э., **Лада Г.А.** История изучения земноводных Липецкой области // Позвоночные Липецкой обл. Кадастр. Воронеж, 2009. С. 58-61.
79. Артаев О.Н., Ганжа Е.А., Гудина А.Н., Емельянов А.В., Захаров Ю.В., Ишин Р.Н., Калинкина Е.В., **Лада Г.А.**, Медведев Д.А., Миронова Т.А., Околелов А.Ю., Ручин А.Б., Самохин Д.М., Соколов А.С., Соколова Л.А., Усов Д.Н. Перечень (список) объектов животного мира, включенных в Красную книгу Тамбовской области (по состоянию на 15 октября 2010 года). Тамбов, 2010. 60 с.

80. **Лада Г.А.**, Кулакова Е.Ю., Резванцева М.В., Аксенов Д.С., Гончаров А.Г., Моднов А.С., Зеленская М.П. К фауне земноводных и пресмыкающихся Хоперского государственного природного заповедника // Проблемы мониторинга природ. процессов на особо охраняемых природ. территориях: Мат. междунар. науч.-техн. конф., посвящ. 75-летию Хоперского гос. природ. заповедника. Воронеж, 2010. С. 59-63.
81. Резванцева М.В., **Лада Г.А.**, Аксенов Д.С., Шабанов Д.А., Коршунов А.В., Чихляев И.В., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области // Теоретич. и практ. проблемы паразитологии: Мат. междунар. науч. конф. М., 2010. С. 308–312.
82. *Резванцева М.В., **Лада Г.А.**, Кулакова Е.Ю. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2010. Т. 15. Вып. 2. С. 646-659.
83. Ручин А.Б., Боркин Л.Я., **Лада Г.А.**, Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. О фауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Чувашии // Науч. тр. Национ. парка «Чаваш Вармане». 2010. Т. 3. С. 102-110.
84. Кулакова Е.Ю., **Лада Г.А.**, Резванцева М.В. Питание зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в смешанной популяционной системе REL-типа в Хоперском заповеднике (Воронежская область) // Вопр. герпетол.: Мат. IV съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. СПб., 2011. С. 124-128.
85. **Лада Г.А.**, Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины // Вопр. герпетол.: Мат. IV съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. СПб., 2011. С. 142-148.
86. ***Лада Г.А.**, Соколов А.С. О ходе подготовки Красной книги Тамбовской области: животные (второе издание) // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2011. Т. 16. Вып. 2. С. 665-667.
87. Соколов А.С., **Лада Г.А.** Фауна и экология животных Тамбовской области: Учебное пособие. В 2 ч. Ч. 2. Тамбов: Издат. дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2011. 172 с.
88. *Rezvantseva M.V., **Lada G.A.**, Chikhlyayev I.V., Kulakova E.Y. Helminth faunas of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia // Russ. J. Herpetol. 2011. V. 18. № 1. P. 1-6.