

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 74

ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЙ СБОРНИК

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЛЕНИНГРАД

1977

КАРИОТИПЫ НЕКОТОРЫХ БУРЫХ ЛЯГУШЕК ЕВРАЗИИ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КАРИОТИПОВ ВСЕЙ ГРУППЫ

В. Ф. Орлова, В. А. Бахарев и Л. Я. Боркин

Зоологический музей Московского государственного университета,
Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра АН СССР
(Владивосток) и Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

На сегодняшний день в роде настоящих лягушек *Rana* семейства Ranidae насчитывается 267 видов (Corham, 1974). Число это, несомненно, приблизительное и при дальнейших таксономических исследованиях будет скорее всего увеличено. Этот обширный род делится на подроды, которые, в свою очередь, распадаются на группы видов. В подроде *Rana*, в основном, для Евразии ряд видов выделяется в группу так называемых «бурых», или «лесных», или «травяных» лягушек, которая традиционно противопоставляется группе «зеленых», или «водных» лягушек (Boulenger, 1898). В Северной Америке также есть виды, принадлежащие к группе бурых лягушек. Выделение бурых лягушек в качестве особой группы видов отражает не только их морфологические или экологические особенности, но и подтверждается в последнее время другими данными, например, по иммуноэлектрофорезу альбуминов сыворотки крови (Wallace et al., 1973). Существенные различия между бурыми и зелеными лягушками обнаружены также при изучении степени гомологии их ДНК (Медников и др., 1976).

Несмотря на длительную историю изучения бурых лягушек (первый вид их, *Rana temporaria*, был описан К. Линнеем еще в 1758 году), систематика их разработана пока недостаточно четко, причем таксономия бурых лягушек Дальнего Востока считается одной из наиболее запутанных проблем современной герпетологии (Терентьев, 1963). Исследования, проведенные на Дальнем Востоке (Kawamura, 1962; Коротков, 1972; Боркин, 1975а), позволили по-новому подойти к таксономии бурых лягушек этого региона.

Задачей предлагаемой работы является: 1) описание ранее не известных кариотипов бурых лягушек (*R. latastei* Blgr.); 2) описание кариотипов форм запутанного таксономического положения (*R. amurensis* Blgr. и *R. chensinensis* David) и 3) анализ известных кариотипов всей группы бурых лягушек в целях их таксономического использования.

Для лягушек Сибири и Дальнего Востока используется номенклатура, предложенная Л. Я. Боркиным (1975а, б).

Мы хотели бы выразить нашу сердечную благодарность В. М. Гудкову (Москва), В. К. Еремченко (Фрунзе), М. Ю. Маймину (Ленинград) и А. Поцци (Alberto Pozzi, Como, Italia) за любезное предоставление нам живого материала, И. А. Цауне (Рига) за неопубликованные данные по кариотипам лягушек и А. И. Козловскому (Москва) за критическое прочтение рукописи статьи.

Материал и методика

Исследовано 37 экземпляров 4 форм бурых лягушек:

1). Итальянская лягушка, *Rana latastei* Boulenger, 1879 — 3 самки, северная Италия, лес «Боско делла Фонтана» около города Мантуя («Bosco della Fontana, near Mantova»), колл. А. Поцци, 15 октября 1976 г.

2). Дальневосточная лягушка, *Rana chensinensis* David, 1875 (= *R. semiplicata* Nikolsky, 1918) — 8 экземпляров: 2 самки из Спутинского заповедника Приморского края, колл. В. М. Гудков, октябрь 1969 г.; 2 самца и 2 самки из окрестностей станции Санаторная близ Владивостока, колл. В. А. Бахарев, 20 апреля 1974 г.; 2 экземпляра (самец и самка) из окрестностей станции Известковое, Облучинский район Еврейской автономной области, Хабаровский край, колл. М. Ю. Маймин, сентябрь 1975 г.

3). Сибирская лягушка, *Rana amurensis* Boulenger, 1886 (= *R. cruenta*, Pallas, part., в понимании разных авторов) — 16 экземпляров: 6 самцов и 3 самки из окрестностей станции Сад-город, курортная зона города Владивосток, колл. В. А. Бахарев, 28 апреля 1974 г.; 2 самки из окрестностей станции Посыет Хасанского района Приморского края, колл. В. М. Гудков, октябрь 1969 г.; 5 особей (1 самец и 4 самки) из окрестностей города Хабаровск, колл. М. Ю. Маймин, сентябрь 1975 г.

4). Центральноазиатская лягушка, *Rana amurensis asiatica* Bedriaga, 1898, comb. nov. — 10 экземпляров (6 самок и 4 самца) из окрестностей поселка Токмак, Токмакский район, Киргизия, колл. В. К. Еремченко, октябрь 1974 г.

Препараты хромосом бурых лягушек, кроме сборов В. А. Бахарева, хранятся в отделе герпетологии Зоологического музея Московского университета.

Препараты хромосом приготовлены из костного мозга предварительно колхицинированных животных (из расчета 6 гамм на 1 г веса); колхицин вводили внутривенно за 12 часов. В дальнейшем использовалась методика, опубликованная В. Ф. Орловой и В. Н. Орловым (1969) и апробированная на ящерицах. Фотографии получены с помощью микроскопов МБИ-11 и NU-2 (×1000).

Следует отметить, что получить препараты с большим количеством делящихся клеток из костного мозга амфибий труднее, по сравнению с ящерицами. Так, в период размножения у только что пойманных самок не удавалось получить хороших препаратов. В то же время животные, пойманные после окончания размножения и прожившие некоторое время в неволе, вполне пригодны для исследования кариотипов. Хорошие результаты получаются при использовании лягушек, пойманных осенью.

Результаты

1). Итальянская лягушка, *Rana latastei* Boulenger.

Кариотип итальянской лягушки (рис. XIV, А, вклейка) характеризуется диплоидным числом ($2n$), равным 26, и числом плеч (N. F.), равным 52. Хромосомы этого вида по размерам можно разделить на две группы: крупные и более мелкие. Крупных хромосом насчитывается 5 пар, среди которых 1-я пара — самая крупная, по форме четкий метацентрик, остальные 4 пары сходны по величине и распределяются по форме следующим образом: 2-я, 3-я и 4-я пары промежуточные между субмета- и метацентриками, а 5-я пара — метацентрик. Группа более мелких хромосом содержит 8 пар, по размерам почти в два раза уступающих хромосомам первой группы. Хромосомы 6—10 пар сходны по величине, отличаясь по форме: 6-я и 7-я пара — метацентрические хромосомы, 8-я и 9-я пары — субтелоцентрические, 10-я пара — метацентрическая. 11—13-е пары немного меньше предыдущих пар второй группы и, по-видимому, состоят из метацентрических хромосом. Особенностью кариотипа является наличие двойной вторичной перетяжки в 7-й паре хромосом, выше и ниже центромеры, которая, однако, обнаружена нами лишь на отдельных метафазных пластинках.

2). Дальневосточная лягушка, *Rana chensinensis* David (= *R. semiplicata* Nikolsky).

Кариотип дальневосточной лягушки (рис. XIV, Б, вклейка) имеет диплоидное число $2n=24$ и число плеч N. F.=48. В кариотипе по раз-

мерам выделяются две группы хромосом: крупные и более мелкие. Группа крупных хромосом включает 6 пар, среди которых 1-я пара метацентриков превосходит по величине остальные, 2-я, 3-я и 4-я пары промежуточные между субмета- и метацентрическими хромосомами, 5-я пара метацентрическая, а 6-я субметацентрическая. Группа более мелких хромосом содержит также 6 пар, сходных по величине, но отличающихся по форме. 7-я и 9-я пары — метацентрические хромосомы, в 9-й паре при этом имеется вторичная перетяжка на более длинном плече, 8-я и 12-я пары состоят из субметацентрических, а 10-я и 11-я пары — из субтелоцентрических хромосом.

3). Сибирская лягушка, *Rana amurensis* Boulenger (= *R. cruenta* Pallas, part.).

В диплоидном наборе сибирской лягушки (рис. XV, А, вклейка) — 26 хромосом, число плеч (N. F.) равно 52. В кариотипе, как и у описанной выше *R. latastei*, выделяются две группы хромосом: 5 пар крупных и 8 пар более мелких. Крупные хромосомы по форме примерно такие же, как и у *R. latastei*. Группа мелких хромосом представлена 4 парами метацентрических, 1 парой субметацентрических и 3 парами субтелоцентрических хромосом, мало отличающихся по размерам друг от друга. На длинном плече 10-й пары имеется вторичная перетяжка, которая, однако, выражена на метафазных пластинках не у всех особей. Так, на препаратах хромосом сибирской лягушки из окрестностей Посьета и Хабаровска вторичные перетяжки не обнаружены, но они заметны у особей из окрестностей Владивостока.

4). Центральноазиатская лягушка, *Rana amurensis asiatica* Bedriaga, comb. nov.

В кариотипе центральноазиатской лягушки (рис. XV, Б, вклейка), как и у типичной сибирской лягушки, диплоидное число хромосом равно 26, а число плеч N. F. = 52. Размеры и морфология хромосом совпадают с описанными выше для сибирской лягушки. Вторичная перетяжка в 10-й паре хромосом на наших препаратах отсутствует.

Половые хромосомы.

У всех изученных нами форм бурых лягушек половые хромосомы (гетерохромосомы) не обнаружены.

Обсуждение

1. Кариотип итальянской лягушки, *Rana latastei* Boulenger.

Хромосомный набор итальянской лягушки ранее не был известен и описывается нами впервые. *R. latastei* является одним из трех средиземноморских видов-эндемиков (кроме нее, еще *R. graeca* и *R. iberica*) и обитает в долинных лесах южной Швейцарии и северной и центральной Италии. Как и у большинства бурых лягушек, в том числе у *R. graeca* (кариотип *R. iberica* пока не описан), диплоидное число хромосом у *R. latastei* $2n = 26$. Исключительно интересной чертой кариотипа этого вида является наличие вторичной перетяжки на обоих плечах 7-й пары хромосом. Ранее подобный случай был отмечен для североамериканской *R. sylvatica* (Hennen, 1964) и считался уникальным среди бесхвостых амфибий вообще.

2. Кариотипы бурых лягушек Дальнего Востока.

Как уже упоминалось во введении, систематика бурых лягушек Дальнего Востока является чрезвычайно запутанной и только сейчас благодаря усилиям многих исследователей начинает понемногу проясняться. Не касаясь здесь истории вопроса, кратко изложенной в других работах (Терентьев, 1963; Боркин и Пахомов, 1976), отметим лишь, что в общем-то длительная таксономическая дискуссия велась вокруг двух проблем: 1) существует ли на Дальнем Востоке европейский вид *R. temporaria* и 2) количество собственно дальневосточных видов. Долгое время восточноазиатские формы бурых лягушек рассматривались в качестве особых подвидов *R. temporaria* (см., например, Okada, 1966) или даже относились к номинативному подвиду *R. t. temporaria* (например, бурые лягушки Хоккайдо, см. табл. 1). Лишь в 1962 году японским бурым лягушкам был придан видовой ранг (Kawamura, 1962). П. В. Терентьев (1963) справедливо подверг сомнению наличие *R. temporaria* на Дальнем Востоке СССР, но ошибочно отнес бурых лягушек этого региона только к одному виду, для которого предложил использовать таксономически сомнительное название *R. cruenta* Pallas, 1814, что было для Сахалина поддержано К. И. Копеиным (1973) и, к сожалению, попало в каталог мировой фауны амфибий (Gorham, 1974). Ревизия, проведенная Ю. М. Коротковым (1972) и Л. Я. Боркиным (1975а), показала наличие на Дальнем Востоке СССР двух самостоятельных видов бурых лягушек, хорошо различающихся по ряду морфологических и экологических признаков, что было подтверждено и электрофоретическим исследованием водорастворимых мышечных белков (Боркин и Пахомов, 1976).

Проведенное нами изучение кариотипов этих видов указывает на справедливость этой ревизии. В самом деле, сибирская, *R. amurensis*, и дальневосточная, *R. chensinensis*, лягушки четко различаются по диплоидному числу хромосом ($2n = 26$ и 24), числу плеч ($N.F. = 52$ и 48), формуле кариотипа (у сибирской 6 пар крупных и 6 пар мелких хромосом, у дальневосточной лягушки — 5 и 8 пар соответственно) и форме отдельных хромосом. Наше описание с таксономической точки зрения интересно еще и тем, что часть препаратов была получена от особей *R. amurensis* из окрестностей города Хабаровска, примерно в 60 км восточнее поселка Казакевичево — terra typica этого вида. Кроме того, особи обоих видов были собраны из нескольких мест, в районе их симпатрии. Все это, позволяет нам говорить, что мы имеем дело с хорошими видами, очерченными кариологически.

Наше описание кариотипа дальневосточной лягушки, *R. chensinensis* David, является первым для основной — материковой — части ее ареала. Ранее, еще в 30-х годах, он был описан для периферической изолированной популяции этого вида с острова Хоккайдо. Однако полученные тогда данные были довольно противоречивы. Согласно С. Макино (Makino, 1932), диплоидное число хромосом лягушки Хоккайдо (возможно, южной части Сахалина) равно 26, среди них 5 пар крупных и 8 пар более мелких хромосом. В качестве особенности кариотипа этот автор отмечал наличие одной пары «палочковидных» хромосом, рядом с которыми расположены, по его мнению, две «точечные» хромосомы. Эти результаты, казалось бы, были вполне удовлетворительны, т. к., согласно тогдашней систематике, бурых лягушек Хоккайдо относили к европейскому виду и подвиду *R. t. temporaria*, для которого диплоидное число, $2n = 26$, было к тому времени уже точно установлено (Witschi, 1922а, б, 1924; Прокофьева, 1934, 1935а, б; Wickbom, 1945). Однако переисследование хоккайдской лягушки показало, что диплоидное число хромосом у нее равно $2n = 24$ (Kawamura, 1943; Witschi et al., 1958; Kobayashi, 1962; Seto, 1965). Ошибочные дан-

ные С. Макино были обусловлены несовершенством применявшейся им методики, а отмеченные им «палочковидные» и «точечные» хромосомы, на самом деле, представляют собой только одну пару хромосом со вторичной перетяжкой (Seto, 1965). Лишь несовершенство таксономии группы не позволило оценить важность этих работ, и несоответствие диплоидных чисел европейского и дальневосточного «подвидов *R. temporaria*» смущало многих специалистов по кариологии амфибий вплоть до недавнего времени (Morescalchi, 1967) и ошибочно упоминалось как один из трех случаев внутривидового географического полиморфизма по кариотипу у бесхвостых амфибий (Veloso et al., 1973). Экспериментальная гибридизация бурой лягушки Хоккайдо с европейской *R. temporaria* (Kawamura a. Kobayashi, 1960) показала репродуктивную изоляцию этих форм, что позволило рассматривать лягушку Хоккайдо в качестве самостоятельного вида *R. chensinensis* (Kawamura, 1962).

Сравнение наших данных по кариотипу *R. chensinensis* с материковой части Дальнего Востока с результатами, полученными для этого вида с Хоккайдо, показывает, что они принципиально совпадают. Однако имеются и некоторые различия. Так, согласно японским авторам (Kobayashi, 1962; Seto, 1965), в кариотипе этого вида выделяется 5 пар крупных и 7 пар более мелких хромосом, тогда как у нас — 6 и 6, соответственно. Хотя различия между группами крупных и мелких хромосом в кариотипах с $2n = 24$ менее четкие, чем с $2n = 26$, все же, на наш взгляд, 6-ю пару лучше относить к первой группе, как это принято, например, для кариотипа остромордой лягушки *R. arvalis* (Morescalchi, 1967; Ullerich, 1967). Далее, согласно М. Кобаяси (Kobayashi, 1962), крупные хромосомы 3-й пары являются субтелоцентрическими. Однако по приведенным им промерам можно легко подсчитать, что соотношение плеч этих хромосом меньше 3, и, следовательно, их можно отнести к субметацентрическим (по классификации Levan et al., 1964), что совпадает с данными Т. Сето (Seto, 1965) и нашими данными.

В группе мелких хромосом Т. Сето (Seto, 1965) выделяет субметацентрические и субтелоцентрические хромосомы, тогда как мы дополнительно выделяем еще и пару метацентриков. На наш взгляд, подобные различия могут объясняться разной степенью спирализации и потому не принципиальны. Вторичная перетяжка японскими авторами отмечается для 11-й пары, мы находим ее в 9-й, но 9—11-ые пары мелких хромосом близки по размерам, поэтому эти расхождения также не существенны. Таким образом, различия в описании морфологии хромосом объясняются скорее методическими соображениями, нежели реальными различиями в кариотипах материковых и островной популяций данного вида.

Исследования японских авторов и наши данные четко говорят об отсутствии *R. temporaria* на Дальнем Востоке, подтверждая, таким образом, мнение систематиков, основанное на анализе морфологических признаков. 24-хромосомный кариотип *R. chensinensis*, которую долго смешивали с европейской травяной лягушкой, скорее напоминает кариотип *R. arvalis* с диплоидным числом, также равным 24 (Witschi et al., 1958). Более успешное развитие гибридов от лабораторного скрещивания *R. chensinensis* и *R. arvalis*, по сравнению с *R. temporaria* (Kawamura a. Kobayashi, 1962), также говорит в пользу этого предположения. Не обнаружено сходство между *R. chensinensis* и *R. temporaria* и при электрофоретическом исследовании водорастворимых мышечных белков (Боркин и Пахомов, 1976).

Детальное описание кариотипа сибирской лягушки *R. amurensis* Blgr. также приводится нами впервые. В литературе (Kawamura

а. Nishioka, 1973) (рис. 4) имеется лишь указание на диплоидное число хромосом ($2n = 26$) у южнокорейской бурой лягушки, относимой, вслед за Ф. А. Шенноном (Shannon, 1956), к подвиду *R. amurensis coreana*. Таксономический статус этой формы, на наш взгляд, пока еще недостаточно обоснован. Как видно, диплоидные числа хромосом южнокорейской и нашей сибирской лягушки совпадают.

Кариотип и таксономическое положение так называемой сибирской лягушки Киргизии и Казахстана обсуждаются далее.

3. Кариотип центральноазиатской лягушки, *Rana amurensis asiatica* Bedriaga, comb. nov.

Для территории северной части Центральной Азии¹ было описано 4 формы бурых лягушек: *R. temporaria asiatica* Bedriaga, 1898 из Джунгарии (северо-западный Китай), *R. bachtuana* Kastschenko, 1909 из окрестностей поселка Бахты на южном склоне хребта Тарбагатай на границе Казахстана и Китая, *R. asiatica balchaschensis* Terentjev, 1923 с острова Тас-Арал в западной части озера Балхаш, Казахстан и *R. asiatica issikkulensis* Kaschkarov, 1923 из окрестностей поселка Рыбачье в северо-западной части озера Иссык-Куль, Киргизия. Изучение типовых экземпляров, а также больших серий, собранных в поле (Киргизия) или хранящихся в коллекциях (Институт зоологии АН Каз. ССР, Алма-Ата и Зоологический институт АН СССР, Ленинград), показало, что все эти предложенные названия относятся фактически к одной форме бурых лягушек (Боркин, неопубликованные данные). В советской герпетологической литературе принято рассматривать казахстанских и киргизских бурых лягушек в качестве особого подвида сибирской лягушки, географически изолированного от основной части ареала. В связи с этим ее в последнее время называют *R. chensinensis balchaschensis* Terentjev (Терентьев и Чернов, 1949; Искакова, 1959) или же *R. cruenta balchaschensis* (Банников и др., 1971, стр. 288)². Действительно, по ряду признаков (например, отсутствие голосовых резонаторов, наличие светлой полосы на спине и т. д.) эта форма напоминает сибирскую лягушку. В то же время по некоторым другим признакам (более крупный метатарзальный бугорок и т. д.) она отличается от этого вида. Аллопатрическое положение центральноазиатской формы затрудняет анализ ее таксономического статуса, который более подробно будет рассмотрен в специальной статье. Пока же, в данной работе, мы будем традиционно считать ее особым подвидом сибирской лягушки. Если учесть, что название *R. temporaria asiatica* Bedriaga, 1898 имеет явный приоритет перед остальными тремя, а сибирскую лягушку лучше называть *R. amurensis* Blgr., но никак не *R. chensinensis* (Боркин, 1975а), то номенклатурно правильным подвидовым названием этой формы должно быть *Rana amurensis asiatica* comb. nov., а используемые ранее следует считать синонимами этого.

Мы также предлагаем новое русское название для этой лягушки: «центральноазиатская лягушка», которое хорошо отражает ее географическое распространение и созвучно названиям других форм (например, «дальневосточная лягушка» и т. д.). Название «лягушка-краснобрюшка», использованное А. Т. Токтосуновым и В. И. Портнягиной (1972), на наш взгляд, мало удачно.

В ходе подготовки нашей статьи была опубликована работа Е. Ю. Мазик и др. (1976) с описанием кариотипа этой формы. Исследо-

¹ Рассмотрение таксономического положения ряда форм, описанных из Тибета, не входит в рамки данной статьи.

² В работах П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949, карта 1) и К. И. Искаковой (1959, рис. 24) ареал этой формы показан не полностью, а в книге А. Г. Банникова и др. (1971, карта 16) он вообще не отмечен.

ванные этими авторами особи были отловлены в Чуйской долине, в окрестностях города Фрунзе, высота 650 м над уровнем моря (из Чуйской долины происходит и наш материал) и Иссык-Кульской котловине, в окрестностях поселка Долинка, высота 1610 м. Результаты Е. Ю. Мазик и др. (1976) и наши данные (рис. XV, Б, *вклейка*) практически совпадают, за исключением непринципиальных различий в оценке морфологии некоторых хромосом. Следует, однако, отметить, что проведенное этими авторами сравнение «сибирской лягушки *R. chensinensis*» с японской *R. chensinensis* неправомерно, т. к. последняя не является особым подвидом сибирской лягушки, а относится к тому же виду, что и наша дальневосточная лягушка (см. стр. 84 и далее).

Кариотипы центральноазиатской и «типичной» сибирской лягушки весьма сходны, что впрочем характерно почти для всех 26-хромосомных видов. Отсутствие у центральноазиатской лягушки вторичной перетяжки в 10-й паре хромосом, которая имеется у сибирской, возможно, яодчеркивает таксономическое своеобразие этой формы.

4. Таксономический анализ кариотипов группы бурых лягушек.

К группе бурых лягушек можно отнести около 20 видов. Ареал группы имеет голарктический характер и охватывает всю Европу, Кавказ, Переднюю, Центральную и Восточную Азию, Сибирь (кроме самого северо-востока и Камчатки), северную часть и тихоокеанское побережье Северной Америки. На юге бурые лягушки доходят до острова Тайвань, на севере известны за Полярным кругом. Наиболее ранние палеонтологические находки, известные сейчас, датируются ранним плиоценом в Казахстане (Искакова, 1969) и США (La Rivers, 1953) и плейстоценом в Европе (Dely, 1955).

В настоящий момент к группе бурых лягушек четко относятся следующие современные виды (перечень дается с запада на восток):

Европа —

1. *R. iberica* Boulenger, 1879 — Пиренейский полуостров.
2. *R. latastei* Boulenger, 1891 — Аппенинский полуостров.
3. *R. graeca* Boulenger, 1891 — Аппенинский и Балканский полуостров.
4. *R. dalmatina* Bonaparte, 1840 — Центральная и Южная Европа.
5. *R. temporaria* Linnaeus, 1758 — вся Европа, кроме ее самых южных частей.
6. *R. arvalis* Nilsson, 1842 (= *R. terrestris* Andrzejowski, 1832) — Центральная и Северная Европа, северный Казахстан, Сибирь до Якутии.

Азия — помимо упомянутой *R. arvalis*,

7. *R. macrocnemis* Boulenger, 1885 (= *R. camerani* Boulenger, 1886?) — Передняя Азия, Кавказ
8. *R. amurensis* Boulenger, 1886 (= *R. cruenta* Pallas, 1814, part). — Сибирь, Дальний Восток СССР, Северо-Восточный Китай, Корея, Центральная Азия?
9. *R. chensinensis* David, 1875 (= *R. semiplicata* Nikolsky, 1918) — Дальний Восток СССР, Хоккайдо, Северо-Восточный и Центральный Китай.
10. *R. japonica* Günther, 1858 (= *R. martensi* Boulenger, 1886) — Южный Китай, Япония.
11. *R. longicrus* Stejneger, 1898 — остров Тайвань и провинция Фуцзянь континентального Китая.
12. *R. okinavana* Boettger, 1895 — острова Рюкю, Япония.
13. *R. tsushimensis* Stejneger, 1907 — остров Цусима, Япония.
14. *R. ornativentris* Werner, 1903 — острова Хонсю, Сикоку, Кюсю и др., Япония.
15. *R. tagoi* Okada, 1928 — острова Хонсю, Сикоку, Кюсю, Япония.

Северная Америка —

16. *R. sylvatica* Le Conte, 1825 — север Северной Америки от Аляски до Лабрадора.
17. *R. aurora* Baird et Girard, 1852 — тихоокеанское побережье США.
18. *R. cascadae* Slater, 1939 — тихоокеанское побережье США.
19. *R. pretiosa* Baird et Girard, 1853 — тихоокеанское побережье США.

Таким образом, наибольшее разнообразие форм бурых лягушек наблюдается в Азии (10), особенно в Восточной (8), затем в Европе (6) и Северной Америке (4).

Конечно, этот список является ориентировочным. Наиболее сложно выделение представителей бурых лягушек среди североамериканских видов. Так, например, иногда *R. pretiosa* и *R. cascadae* экологически противопоставляются в качестве «прудовых» настоящим «лесным» лягушкам *R. sylvatica* и *R. aurora* (Dumas, 1966), хотя эти виды довольно сложно диагностировать по внешней морфологии и долгое время *R. cascadae* рассматривалась как подвид *R. aurora*. Другие авторы (Zweifel, 1955) считают *R. pretiosa* и *R. cascadae* «лесными» лягушками; в пользу этого говорят также остеологические признаки (Chantell, 1970).

По мнению Р. Цвейфеля (Zweifel, 1954, 1955), к группе бурых лягушек примыкает группа мексиканских видов, объединяемых вокруг *R. palmipes* (*R. palmipes*, *R. sierramadrensis*, *R. macroglossa* и *R. sinaloae*), на что, по мнению этого автора, указывает наличие темного височного пятна, окаймленного снизу светлой полосой вдоль верхней челюсти. В свою очередь, группа *R. palmipes* связывается через *R. moorei* с группой *R. boylii* (*R. boylii*, *R. muscosa*, *R. tarahumarae*, *R. pustulosa*, *R. pueblae* и *R. moorei*), которая распространена вдоль тихоокеанского побережья США (Орегон, Калифорния) и Мексики. Однако отсутствие височного пятна и спинно-боковых складок у ряда видов не позволяют ее сблизить непосредственно с бурыми лягушками. Особенностью всех рассмотренных видов является то, что они распространены вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки и, кроме того, остеологически отличаются от видовых групп атлантического побережья (Chantell, 1970).

Точное число видов, входящих в группу бурых лягушек, в данный момент указать нельзя еще и потому, что таксономическое положение некоторых из них является дискуссионным. Так, например, предлагается поднять до ранга самостоятельного вида подвид травяной лягушки *R. temporaria honnorati* H. Ron-Royer (Cahet et Knopffler, 1963; Tomasik, 1968). Недостаточно четко выяснены взаимоотношения между кавказскими видами *R. macrocnemis* Blgr. и *R. camerani* Blgr., которых неоднократно то сливали в один вид, то обособляли (Боркин, 1977). Недавно для южной Кореи и острова Цусимы был указан вид под названием *R. dybowskii* Günther, 1876 (Kawamura a. Nishioka, 1973), таксономическое отношение которого к нашей *R. chensinensis* пока не ясно. *R. longicrus* частью авторов относится к *R. japonica* (Pope, 1931; Лю Чжен-чжао и Ху Шу-чжин, 1961).

В настоящее время кариологически изучено свыше 50 видов лягушек рода *Rana*. Подавляющее большинство из них имеет диплоидное число хромосом $2n = 26$ (Morescalchi, 1973). Только среди бурых лягушек, наряду с этим основным кариотипом, известны также виды с $2n = 24$. Первые правильные определения хромосомных чисел бурых лягушек (*R. temporaria*) были сделаны Э. Вичи (Witschi, 1922a, б), а в нашей стране — А. А. Прокофьевой (1934, 1935a, б). Проведенное нами описание кариотипов 4 форм заполняет существовавший пробел в изучении бурых лягушек Советского Союза и всей группы в целом. В настоящее время известны кариотипы почти всех видов этой группы, кроме *R. iberica*, эндемика Пиренейского полуострова, и *R. tagoi* из Японии. Ниже приводится табл. 1 со всеми известными нам данными по кариотипам бурых лягушек Европы, Азии и Северной Америки. Таксономическое положение форм дано в согласии с современными представлениями.

Необходимо отметить, что подобные сводные таблицы появлялись и раньше (Wickbom, 1949; Makino, 1951; Morescalchi, 1973; Иванов и Мадянов, 1973). Однако после их опубликования появились новые материалы по ряду ранее кариологически не изученных видов. Кроме того, за последние годы произошли существенные изменения в таксономии бурых лягушек. Все это потребовало, на наш взгляд, критического пересмотра известных ранее работ.

Из данных, приведенных в табл. 1, видно, что в старых работах имелись расхождения по числу хромосом (например, у *R. temporaria*, *R. arvalis* или *R. chensinensis*), что объясняется несовершенством применявшейся тогда методики. Поэтому для сравнения кариотипов разных видов следует использовать, в основном, результаты, полученные после 50-х годов с помощью новых, более совершенных методик.

Среди бурых лягушек четко выделяются две группы видов с хромосомными наборами, различающимися по диплоидному числу ($2n$),

Хромосомные наборы бурых лягушек Европы, Азии и Северной Америки

Вид	Район	2n	N. F. ²	Вторичная перетяжка ³	Автор
1	2	3	4	5	6
Европа					
1. R. arvalis¹		24	48	нет	
<i>R. arvalis</i>	Польша?	22		—	Dürken, 1938
	Швеция	24		6к+	Wickbom, 1945
	ФРГ	26		—	Cei, 1946
	"	24		—	Witschi, 1933; Witschi et al., 1958; Kobayashi, 1962; Morescalchi, 1967
"	"	"		2к+	Ullerich, 1967
<i>R. terrestris</i>	Мордовская АССР	"	48	—	Иванов, Мадя- нов, 1973а, б
	Венгрия	"		—	Mészáros, 1973
<i>R. arvalis</i>	Латвия	"	48	—	Цауне (in litt.)
2. R. dalmatina		26	52	3к+	
<i>R. dalmatina</i>	ФРГ	26		—	Cei, 1946
<i>R. agilis</i>	Франция	"		—	Matthey, 1947
<i>R. dalmatina</i>	"	"		3к+	Guillemin, 1967
	Болгария	"		2к+	Белчева, Гено- ва, 1974
	"	"		3к+	Popov, 1972; Попов, 1974
3. R. graeca		26	52	нет	
<i>R. graeca</i>	Италия	26		—	Cei, 1946; Morescalchi, 1967
	Болгария	"		—	Белчева, Гено- ва, 1974; Попов, 1974
4. R. latastei	Италия	26	52	7к+, д+	наши данные
5. R. temporaria		26	52	10д+	
<i>R. fusca</i>	ФРГ	24			Rath, 1895
"	Франция	"			Bataillon, 1910
<i>R. temporaria</i>	ГДР	"			Levy, 1913
	Франция	"			Hovasse, 1920, 1922
	ФРГ	26		—	Witschi, 1922a, b, 1924, 1933; Witschi et al., 1958; Morescalchi, 1967
	Бельгия?	"			Dalcq, 1932
	Ленинградская область	"		—	Прокофьева, 1934, 1935а, б; Иванов, Мадянов, 1973а, б
<i>R. fusca</i>	Польша?	"		—	Dürken, 1938
<i>R. temporaria</i>	Швеция	"		2д+	Wickbom, 1945
	?	"		—	Duryee, 1950
	Франция	"		10д+	Guillemin, 1967
	ФРГ	"		"	Ullerich, 1967 ⁴

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>R. temporaria</i>	Московская область	26		10д+	Панкова, Сидорова 1972; Бадаев и др., 1974
	Болгария	"		"	Белчева, Генова, 1974; Попов, 1974
	Латвия	"	52	"	Цауне (in litt.)
Азия					
6а. <i>R. amurensis</i>	Приморский и Хабаровский края	26	52	10д+	наши данные
6б. <i>R. amurensis asiatica</i>		26	52	нет	
<i>R. chensinensis</i>	Киргизия	26	52	—	Мазик и др., 1976
<i>R. amurensis asiatica</i>	"	"	"	"	наши данные
6в. <i>R. amurensis coreana</i>	Южная Корея	26	?	?	Kawamura, Nishioka, 1973
7. <i>R. chensinensis</i>		24	48	9д+	
<i>R. temporaria temporaria</i>	о-в Хоккайдо, Япония	26		—	Makino, 1932, 1946, 1951
	"	24			Kawamura, 1943
	"	"			Witschi et al., 1958
	"	"		11д+	Kobayashi, 1962
	"	"		2, 3, 4к+; 7д+, 11д+	Seto, 1965 ⁵
<i>R. chensinensis</i>	Приморский и Хабаровский края	"	48	9д+	наши данные
8. <i>R. dybowski</i>	о-в Цусима, Япония	24	?	?	Kawamura, Nishioka, 1973
9. <i>R. japonica</i>		26	52	10д+	
<i>R. japonica</i>	о-в Хонсю, Япония	26		—	Kawamura, 1939, 1940; Kobayashi, 1946, 1962
	"	"		7д+	Seto, 1965
	о-в Кюсю?, Япония	"		9д+	Kuramoto et al., 1973
10. <i>R. longicrus</i>	о-в Тайвань, Китай	26	52	6д+	Kuramoto et al., 1973
11. <i>R. macrocnemis</i>		26	52	нет	
<i>R. macrocnemis</i>	Кабардино-Балкарская АССР и Кара-чаево-Черкесская АО	26	52	—	Иванов, Мадянов, 1973а, б
"	Грузия?	"		"	Бахтадзе, 1974
<i>R. camerani</i>	Грузия	"	"	"	Иванов, Мадянов, 1973а, б
12. <i>R. okinavana</i>		26	52	10д+	
<i>R. okinavana</i>	о-ва Рюкю, Япония	26		9д+	Kuramoto, 1972

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
13. <i>R. ornativentris</i>		24	48	9д+	
<i>R. temporaria</i>	о-в Хонсю,	24		110+	Kobayashi, 1962
<i>ornativentris</i>	Япония				
	"	"		2, 3, 4к+, 7д+, 110+	Seto, 1965 ³
14. <i>R. tsushimensis</i>	о-в Цусима,	26	?	?	Kawamura, Nishioka, 1973
	Япония				
Северная Америка					
15. <i>R. aurora</i>		26	52	нет	
<i>R. aurora</i>	США	26			Witschi et al., 1958
	Орегон, США	"		—	Haertel et al., 1974
16. <i>R. cascadae</i>	Орегон, США	26	52	нет	Haertel et al., 1974
17. <i>R. pretiosa</i>	Орегон, США	26	52	10д+	Haertel et al., 1974
18. <i>R. sylvatica</i>		26	52	7к+, д+	
<i>R. sylvatica</i>	?	26			Witschi et al., 1958
	Массачусетс, США	"		2, 4, 5, 6, 8к+, 7к+, 0+	Hennen, 1964 ⁵

Примечания: 1) полужирным шрифтом набраны принимаемые нами названия и кариотип вида. Курсивом даются названия вида, приводимые соответствующими авторами; 2) число плеч хромосом авторами обычно не указывается, но ввиду отсутствия у бурых лягушек акроцентриков (=телоцентриков) оно равно удвоенному диплоидному числу хромосом; 3) цифра указывает пару хромосом (если их расположить по размерам в убывающем порядке), «к» — короткое, «д» — длинное плечо хромосомы, «+» — наличие, «—» — отсутствие вторичной перетяжки, «?» — нет данных; 4) автором, помимо основного диплоидного набора хромосом, обнаружены также 1—4 так называемые добавочные, мелкие гетерохроматиновые хромосомы, число которых варьирует у разных особей и в разных тканях; 5) автор, помимо явной вторичной перетяжки (*курсив*), отмечает также «слабые», «трудно различимые», «случайные» вторичные перетяжки.

числу плеч (N. F.) и формуле кариотипа (количество пар крупных и более мелких хромосом):

1. Подавляющее большинство видов (*R. dalmatina*, *R. graeca*, *R. latastei*, *R. temporaria*, *R. macrocnemis*, *R. amurensis*, *R. japonica*, *R. longicrus*, *R. okinavana*, *R. tsushimensis*, *R. aurora*, *R. cascadae*, *R. pretiosa* и *R. sylvatica*) имеют кариотип — $2n = 26$, N. F. = 52 и 5 пар крупных + 8 пар более мелких хромосом.

2. Четыре вида (*R. arvalis*, *R. chensinensis*, *R. ornativentris* и *R. dybowskii*) характеризуются кариотипом — $2n = 24$, N. F. = 48 и 6 парами крупных + 6 парами более мелких хромосом.

Наиболее вероятно, что кариотип $2n = 24$ является производным от 26-хромосомного набора, первичность которого подтверждается еще и тем, что он, помимо бурых лягушек, встречается у подавляющего большинства других кариологически изученных видов рода *Rana* (Morescalchi, 1973), в том числе у видов группы *R. boylei* и у зеленых лягушек. Поэтому наиболее правдоподобно, что эволюция кариотипа у бурых лягушек происходила путем перестройки двух пар более мелких хромосом в акроцентрические с последующим слиянием и образо-

ванием одной пары крупных метацентрических элементов (по-видимому, 6-й пары крупных метацентрических хромосом в 24-хромосомном кариотипе). Кариотип *R. muscosa* из группы *R. boyllii*, имеющий $2n = 26$, $N. F. = 46$ и 3 пары мелких акроцентрических (= телоцентрических) хромосом (Houser a. Sutton, 1969; Haertel et al., 1974). по-видимому, как раз и иллюстрирует возможность такого преобразования кариотипа. Предполагается, что оно происходило за счет перестройки тех или иных пар мелких хромосом (Ullerich, 1967; Иванов и Мадянов, 1973; Mészáros, 1973; Morescalchi, 1973). Однако достоверность гомологизации может быть доказана лишь с помощью методов дифференциальной окраски хромосом.

Помимо перехода 26 в 24-хромосомный кариотип, теоретически возможна и дальнейшая редукция числа хромосом. Примером такого рода может служить эндемичный вид островов Рюкю, Япония, *R. namiyei* Stejneger (не из группы бурых лягушек), диплоидное число хромосом которого равно 22 (все хромосомы метацентрические, по классификации Levan et al., 1964) а число плеч равно 44 (Kuramoto, 1972). Хотя распределение хромосом у этого вида по размерам довольно плавное, все же по приведенным фотографиям и промерам видно, что к группе крупных хромосом можно отнести 7 пар. Кариотип $2n=22$ является уникальным для Ranidae и, как известно, характерен для жаб рода *Bufo*.

Интересно отметить, что распространение 24-хромосомных форм приурочено к Северной и Восточной Азии. Ареал *R. arvalis*, правда, охватывает также Восточную и Центральную Европу. Однако это проникновение в Европу, возможно, является вторичным и произошло в геологически недавнее время. К сожалению, в настоящий момент нельзя определенно высказаться о месте возникновения данного вида. Остальные три таксона являются сугубо восточноазиатскими. 26-хромосомные виды распространены по всему ареалу группы бурых лягушек.

Одновременное существование видов с разным типом хромосомных наборов вовсе не означает, что современный 26-хромосомный вид *R. temporaria* дал начало 24-хромосомному виду *R. arvalis*, как ошибочно полагают В. Г. Иванов и Н. Н. Мадянов (1973). Широкая зона симпатрии этих двух видов, на наш взгляд, в противоположность мнению этих авторов, также говорит против непосредственного происхождения остромордной лягушки от травяной.

Помимо диплоидного числа хромосом, которое у многих родов бесхвостых амфибий характеризуется удивительным постоянством, в целях гомологизации хромосом и цитотаксономии особое внимание обращается на следующие три морфологические особенности: 1) относительная длина хромосом, 2) положение центромеры и 3) наличие вторичной перетяжки.

Относительную длину хромосом, т. е. отношение длины хромосомы к общей длине гаплоидного набора, обычно наглядно выражают в виде идиограммы. На рис. 1 представлена такая идиограмма для 5 видов бурых лягушек и *R. muscosa*, *R. boyllii* и *R. pipiens* (Haertel et al., 1974). Как видно, некоторые хромосомы у разных видов различаются по этому показателю (например, 1-я хромосома *R. aurora* — *R. pretiosa* и т. д.), другие — нет, но в общем относительные длины хромосом разных видов сходны, особенно если учесть их изменчивость. Из 13 пар хромосом *R. longicrus* и *R. japonica* 10 не различаются по этому показателю (Kuramoto et al., 1973). По-видимому, примерно такая же степень различий между хромосомами этих двух видов и *R. okinavana* (Kuramoto, 1972). Имеются также некоторые различия между хромосомами *R. temporaria*, *R. dalmatina* и *R. graeca* (Guillemin, 1967; Белчева и Генова, 1974), однако, согласно П. Т. Попову (1974),

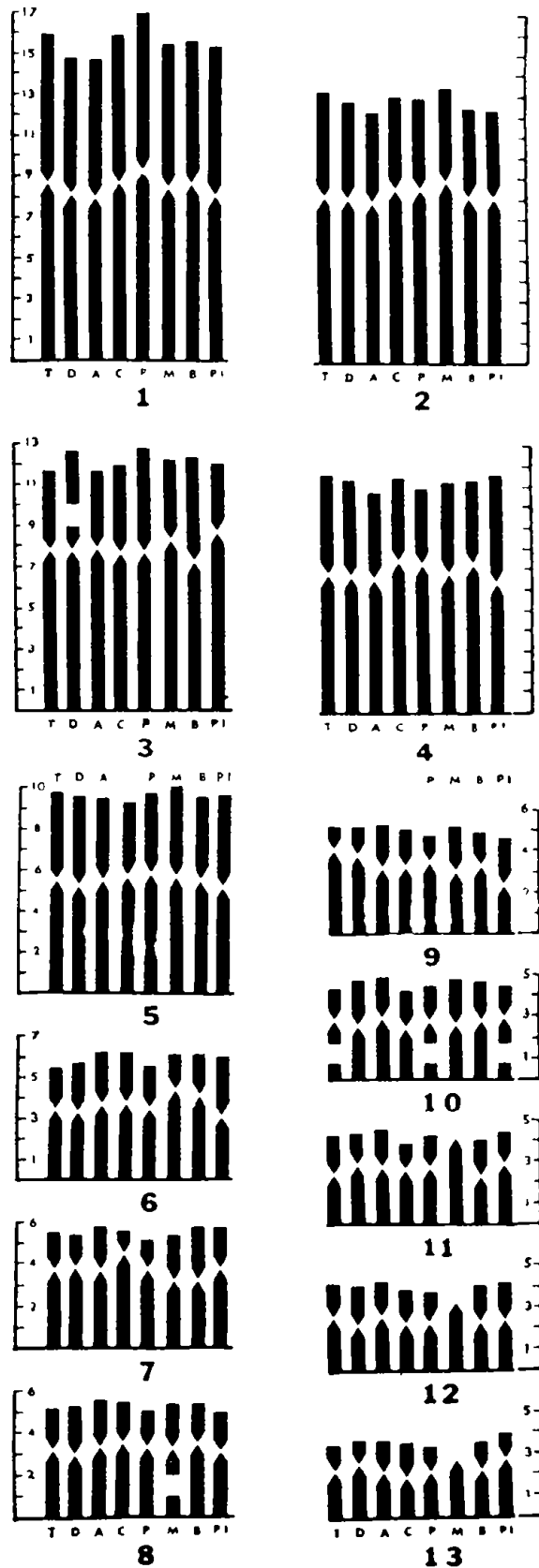


Рис. 1. Идиограмма хромосом 8 видов рода *Rana* (с изменениями, по Haertel et al. 1974):

бурые лягушки: *T* — *R. temporaria*, *D* — *R. dalmatina* (обе по Guillemin, 1967), *A* — *R. aurora*, *C* — *R. cascadae*, *P* — *R. pretiosa* и, кроме того, *M* — *R. muscosa*, *B* — *R. boylei* (все по Haertel et al., 1974), *Pl* — *R. pipiens* (по Di Bernardino, 1962): 1—13 — пары хромосом. Относительная длина хромосом дана в процентах от длины гаплоидного набора.

хромосомы этих видов по абсолютным размерам не различаются. По нашим видам подобного материала нет, т. к. морфометрией хромосом мы не занимались.

Положение центромеры, или форму хромосомы отражает соотношение плеч. Хотя морфология одних и тех же пар хромосом даже у одного вида может оцениваться по-разному (например, *R. graeca* — Белчева и Генова, 1974 и Попов, 1974), все же удается наметить и некоторую гомологизацию хромосом по их форме. Например, среди группы крупных хромосом почти у всех бурых лягушек (и у зеленых также) 1-я и 5-я пары — метацентрики, а 2-я, 3-я и 4-я — метацентрики или субметацентрики. Более сложная ситуация в группе мелких хромосом, т. к. соотношение хромосом разных типов (мета-, субмета- и субтелоцентрических) довольно сильно колеблется у разных видов и в работах разных авторов. Локализация вторичной перетяжки может служить хорошим маркером хромосом

Наличие вторичной перетяжки в той или иной паре хромосом в последнее время широко используется в кариосистематике бесхвостых амфибий, поскольку виды одного рода с одинаковым числом и формой хромосом могут хорошо различаться по этому признаку. Так, например, среди европейских жаб *Bufo bufo* и *B. viridis* имеют вторичную перетяжку в 6-й паре хромосом, а *B. calamita* — в 11-й (Ullerich, 1967). Интересные результаты получены также при изучении видов рода *Leptodactylus* (Bogart, 1974), *Xenopus* (Tymowska a. Fischberg, 1973), семейства Microhylidae (Bogart a. Nelson, 1976) и т. д.

Среди бурых лягушек по локализации вторичной перетяжки можно выделить следующие группы видов:

I. Вторичная перетяжка имеется и расположена:

1. в 3-й паре хромосом (группа крупных хромосом) — *R. dalmatina*.
2. в 6-й паре (группа мелких хромосом) — *R. longicrus*.
3. в 10-й паре 26-хромосомного набора (*R. temporaria*, *R. amurensis*, *R. japonica*,¹ *R. okinavana*¹ и *R. pretiosa*) или в 9-й паре 24-хромосомного набора (*R. chensinensis* и *R. ornativentris*)¹.
4. двойная вторичная перетяжка расположена в 7-й паре (группа мелких хромосом) выше и ниже центромеры — *R. latastei* и *R. sylvatica*.

II. Вторичная перетяжка отсутствует — *R. arvalis*, *R. graeca*, *R. macrocnemis*, *R. amurensis asiatica*, *R. aurora* и *R. cascadae*².

Как видно, использование вторичной перетяжки позволило вычленивать среди многочисленных форм бурых лягушек как отдельные виды, так и их группы, что позволяет высоко оценивать ее с таксономической точки зрения. Необходимо, однако, оценить и ее изменчивость.

Вторичную перетяжку в хромосомах амфибий обычно идентифицируют с так называемым ядрышковым организатором. Соответствие между числом вторичных перетяжек в кариотипе и числом ядрышек было четко продемонстрировано на примере *Ambystoma mexicanum* (Dearing, 1934; Callan, 1966) и шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. У последней в нормальном диплоидном хромосомном наборе имеется одна пара вторичных перетяжек и 2 ядрышка соответственно. В то же время у особей, гомозиготных по так называемой безядрышковой мутации, обе вторичные перетяжки отсутствуют, нет и ядрышек, а у гетеро-

¹ Хотя сами авторы (Kuramoto 1972; Kuramoto et al, 1973) отмечают вторичную перетяжку в 9-й паре хромосом, однако 9-я и 10-я пары статистически достоверно не отличаются по размерам друг от друга. Это же относится и к *R. chensinensis* и *R. ornativentris*, в кариотипах которых японские авторы (Kobayashi 1962; Seto 1965) локализуют вторичную перетяжку в 11-й паре хромосом.

² В тексте авторы (Haertel et al., 1974) упоминают вторичную перетяжку в 13-й паре хромосом, но на приведенных ими фотографии и идиограмме (см. наш рис. 1) ее нет.

зигот — 1 перетяжка и 1 ядрышко (Elsdale et al., 1958). С помощью целого ряда методик, в том числе рибосомальной РНК — ДНК гибридизации было показано, что ядрышковый организатор содержит многократно повторяющиеся участки ДНК, кодирующие синтез рибосомальной РНК (Wallace a. Birnstiel, 1966; Knowland a. Miller, 1970; Miller a. Knowland, 1970).

Как показывают факты, наличие вторичной перетяжки подвержено определенной изменчивости, и ее не всегда удается обнаружить. Так, вторичная перетяжка отмечена только в 70.4 и 73.4% метафазных пластинок *R. muscosa* и *R. pretiosa* соответственно (Haertel et al., 1974), в 70% для 1-й пары и 50% — для 2-й пары хромосом *R. pipiens* (Kiley a. Wohnus, 1968). Нам не удалось выявить ее на препаратах от особей сибирской лягушки *R. amurensis* из окрестностей Хабаровска и поселка Посыет Приморского края, хотя она заметна в кариотипах особей из окрестностей Владивостока. Возможно, этим объясняются расхождения разных авторов по поводу наличия вторичной перетяжки у одного и того же вида, особенно в случае небольших выборок (см. табл. 1).

В кариотипах эмбрионов мышей (*Mus musculus*), новорожденных змей (*Bothrops alternatus*) и головастиков тетраплоидного вида *Odontophrynus americana* было отмечено большее количество вторичных перетяжек, по сравнению со взрослыми особями. Предполагается, что на ранних стадиях развития, когда необходима более высокая скорость синтеза, имеется и большее число активных цистронов рибосомальной ДНК, что морфологически выражается в большем количестве вторичных перетяжек (Veřak a. Veřak, 1973). Это также может сказываться на результатах, получаемых при сравнении кариотипов животных, находящихся на разных стадиях развития. Однако эти интересные факты следует для оценки степени онтогенетического варьирования подтвердить на большем количестве разных видов амфибий. Так, например, различия между кариотипами головастиков (Di Bernardino, 1962) и взрослых особей *R. pipiens* (Kiley a. Wohnus, 1968) объясняются скорее методическими причинами, чем возрастными, т. к. первые данные были подтверждены впоследствии и на взрослых лягушках («Chromosome atlas...», 1971). Не отмечаются различия в кариотипах головастиков и взрослых особей у *R. dalmatina* (Guillemin, 1967) и *R. temporaria* (Ullerich, 1967), у *Limnodynastes peroni* из семейства Leptodactylidae (Robinson a. Stephenson, 1967).

Любопытно, что величина вторичной перетяжки также изменчива. Так, у жаб *Bufo marinus* разные хромосомы в пределах одной пары могут заметно различаться по длине вторичной перетяжки (Volpe a. Gebhardt, 1968; Miller a. Brown, 1969). Изменчивость от особи к особи у этого вида достигает 2-кратной величины (Miller a. Brown, 1969), что связывают с различным числом цистронов рибосомальной ДНК у разных особей. Различия в числе рибосомальных копий может достигать 2.5—15 крат в разных популяциях безлегочной саламандры *Plethodon cinereus* (Macgregor et al., 1977). Вторичная перетяжка в 10-й паре хромосом у *Rana pipiens* на стадии ранней гастролы достоверно длиннее, чем на стадии постнейролы (Di Bernardino, 1962).

Естественно, что изменчивость по наличию вторичной перетяжки, обусловленная методическими причинами¹ или спецификой самих хромосом, накладывает определенные ограничения на таксономическую ценность этого признака. Биологическая изменчивость, однако, имеет свои пределы, т. к., например, особи *Xenopus laevis*, хромосомы которых лишены обеих вторичных перетяжек, доживают лишь до стадии вылупления личинок из икры. Летальная безъядрышковая мутация подавляет рост и дифференциацию клеток, нарушает циркуляцию крови, что в конечном итоге приводит к отклонениям в эмбриональном развитии и гибели организма (Elsdale et al., 1958; Wallace, 1960, 1962). Собственно говоря, наиболее затруднительная ситуация возникает с видами, в кариотипах которых вторичная перетяжка не обнаружена, особенно в случае изучения немногочисленных особей и метафазных пластинок, т. к. не исключена возможность того, что при большем материале ее удастся найти. Все же для таких многократно

¹ Например, при содержании аксолотлей в холодной воде (+2.5 °C, 3 дня) количество вторичных перетяжек резко возрастает (Callan, 1966).

изучавшихся видов с разных точек ареала, как, например, *R. arvalis*, можно с достаточной долей уверенности утверждать отсутствие вторичных перетяжек, например, в 9—10 паре хромосом и оценивать это с таксономической точки зрения. При достаточно большом материале и хорошей изученности локализация вторичной перетяжки в той или иной паре хромосом может служить важным таксономическим признаком вида на уровне кариотипа.

Вторичные перетяжки, помимо бурых лягушек, описаны и у видов других групп рода *Rana*. Особенно интересным представляется наличие вторичной перетяжки в длинном плече 10-й пары хромосом у зеленых лягушек Европы (*R. ridibunda* и *R. lessonae* — Morescalchi, 1967; Günther, 1970; Иванов и Мадянов, 1973; Александровская, 1976¹) и Японии (*R. nigromaculata* и *R. brevipedata* — Nishioka, 1972¹), у североамериканских *R. clamitans* («Chromosome atlas», 1971), *R. pipiens* (Di Berardino, 1962) и ряда своеобразных японских видов (Kuramoto, 1972; Kuramoto et al., 1973)¹, что позволяет гомологизировать эту пару хромосом в разных видовых группах рода. Утверждение В. Г. Иванова и Н. Н. Мадянова (1973, стр. 925) о том, что «основное видимое отличие кариотипов зеленых лягушек от бурых заключается в том, что у первых среди мелких хромосом имеется одна пара со вторичной перетяжкой, а у вторых ее нет», лишено поэтому всяких оснований.

Использование всех морфологических особенностей кариотипа (диплоидное число, длина хромосом, положение центромеры, наличие вторичной перетяжки) дает возможность наметить гомологию отдельных хромосом и диагностировать большинство видов бурых лягушек.

5. Сравнение кариотипов симпатрических и аллопатрических видов.

Сравнительное изучение аллопатрических и симпатрических видов является важным аспектом проблемы вида и видообразования. Симпатрические виды, как правило, отличаются друг от друга сильнее, чем аллопатрические, что обычно расценивают как одно из косвенных доказательств аллопатрического видообразования (Майр, 1968). Поскольку для группы бурых лягушек известно два разных типа хромосомных наборов (см. стр. 91), то представляет интерес проанализировать их «размещение по видам» с данной точки зрения.

При сопоставлении ареалов отдельных видов и их кариотипов выяснилось, что симпатрические виды Кореи и Японии, в отличие от аллопатрических, имеют разное число хромосом (Kawamura a. Nishioka, 1973, рис. 1 — см. наш рис. 2). Наши данные прекрасно дополняют эту схему.

Согласно японским авторам, в Японии на самом крупном острове Хонсю симпатричны виды *R. japonica* ($2n = 26$) и *R. ornativentris* ($2n = 24$). В южной Корее совместно обитают *R. amurensis coreana* ($2n = 26$) и *R. dybowskii* ($2n = 24$), а на острове Цусима — *R. dybowskii* и *R. tsushimensis* ($2n = 26$). На территории советского Дальнего Востока, по нашим данным, симпатрические виды *R. amurensis* и *R. chensinensis* имеют $2n = 26$ и 24 соответственно. В Северо-Восточном Китае также проходит зона симпатрии этих видов. Возможно, что в Центральном Китае *R. chensinensis* симпатрична с *R. japonica*, у которой, по аналогии с японскими популяциями, можно предполагать $2n = 26$. В Восточной и Западной Сибири также различаются широко симпатрические *R. amurensis* ($2n = 26$) и *R. arvalis* ($2n = 24$). В Восточной и Центральной Европе 24-хромосомная *R. arvalis* симпатрична с *R. temporaria* ($2n = 26$).

¹ Сами авторы относят эти хромосомы к 9-й или 10-й парам. Смотри, однако, сноску 1 на стр. 94.

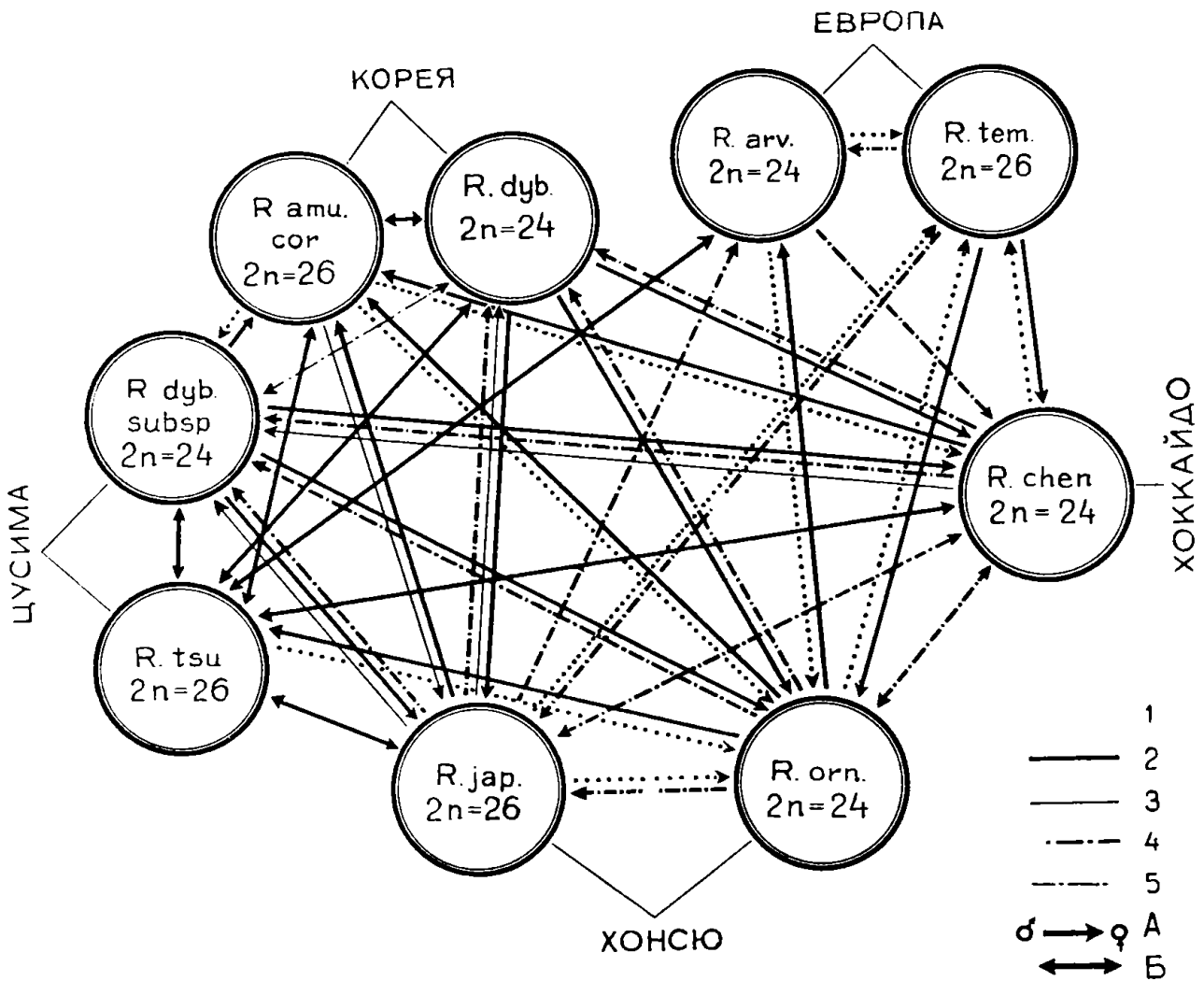


Рис. 2. Репродуктивная изоляция некоторых видов бурых лягушек Европы и Дальнего Востока (по результатам лабораторной гибридизации, из Kawamura a. Nishioka, 1973):

1 — гаметная изоляция (полная), 2 — нежизнеспособность гибридов (полная), 3 — нежизнеспособность гибридов (почти полная), 4 — стерильные гибридные самцы и отсутствие самок, 5 — взрослые особи фертильные: А — направление скрещивания, Б — скрещивание в обоих направлениях с одинаковым результатом (полные латинские названия видов см. табл. 1).

Таким образом, чередование 26- и 24-хромосомных симпатрических видов прослеживается на гигантской территории от Японии до Центральной Европы и не является случайным.

Кроме таких симпатрических пар, имеются также отдельные виды бурых лягушек, географически изолированные от других видов, например, *R. longicrus*, *R. okinavana*, *R. macrocnemis*. Существуют, однако, и зоны симпатрии видов с одинаковым числом хромосом. Это — *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *R. graeca* или *R. latastei* в Европе, *R. sylvatica* и *R. pretiosa* с небольшим перекрытием в Северной Америке и, по-видимому, *R. tagoi* (кариотип не изучен) и *R. japonica* в Японии. У всех этих видов $2n = 26$. Интересно, что зоны симпатрии 24-хромосомных форм пока не известны. Показательным примером является распространение в Японии видов *R. chensinensis* и *R. ornativentris*, кариотипы которых очень сходны (Seto, 1965). Ареал *R. ornativentris* доходит до самого севера острова Хонсю, но этот вид не встречается на соседнем острове Хоккайдо, где его замещает *R. chensinensis*. Ареалы последнего вида и *R. arvalis* сильно удалены друг от друга.

Если, помимо диплоидного числа хромосом, учитывать также и локализацию вторичной перетяжки, то почти все симпатрические виды хорошо различаются между собой, что можно видеть из следующего «хромосомного ключа»:

- I. Диплоидное число хромосом $2n=26$ и:
 - а) вторичная перетяжка в 3-й паре — *R. dalmatina*
 - б) вторичная перетяжка в 6-й паре — *R. longicrus*
 - в) вторичная перетяжка в 10-й паре — *R. temporaria*, *R. amurensis*, *R. japonica*, *R. okinavana* и *R. pretiosa*
 - г) двойная вторичная перетяжка в 7-й паре — *R. latastei* и *R. sylvatica*
 - д) вторичная перетяжка отсутствует — *R. graeca*, *R. macrocnemis*, *R. amurensis asiatica*, *R. aurora* и *R. cascadae*
- II. Диплоидное число хромосом $2n=24$ и:
 - а) вторичная перетяжка в 9-й паре — *R. chensinensis* и *R. ornativentris*
 - б) вторичная перетяжка отсутствует — *R. arvalis*.

Как видно, в группы Iв, Iг, Iд и IIа попали аллопатрические виды. Североамериканские *R. aurora* и *R. cascadae* имеют практически аллопатрические (комплементарные) ареалы с небольшим перекрыванием (не зря их долгое время считали подвидами одного вида).

Таким образом, все выше сказанное позволяет нам сделать вывод, что симпатрические виды бурых лягушек различаются кариотипически сильнее, чем аллопатрические. Эти данные, на наш взгляд, можно расценивать как косвенное доказательство аллопатрического видообразования в этой группе животных. Различия между симпатрическими видами позволяют также предположить, что несходство хромосомных наборов, в частности, разное диплоидное число хромосом ($2n = 26$ или 24) может служить одним из посткопулятивных механизмов репродуктивной изоляции. Конечно, кроме этого, несомненно, действуют и другие механизмы, (например, различия в строении половых клеток — рис. 3), в том числе прекопулятивные (несовпадение сроков размножения, пространственная изоляция в период размножения, видоспецифические брачные крики самцов и т. д.) Так, симпатрические виды могут различаться по наличию-отсутствию внутренних голосовых резонаторов у самцов, которые хорошо распознаются по наличию пары внутренних округлых голосовых отверстий, находящихся по краям ротовой полости. Например, в случае симпатрии *R. temporaria*

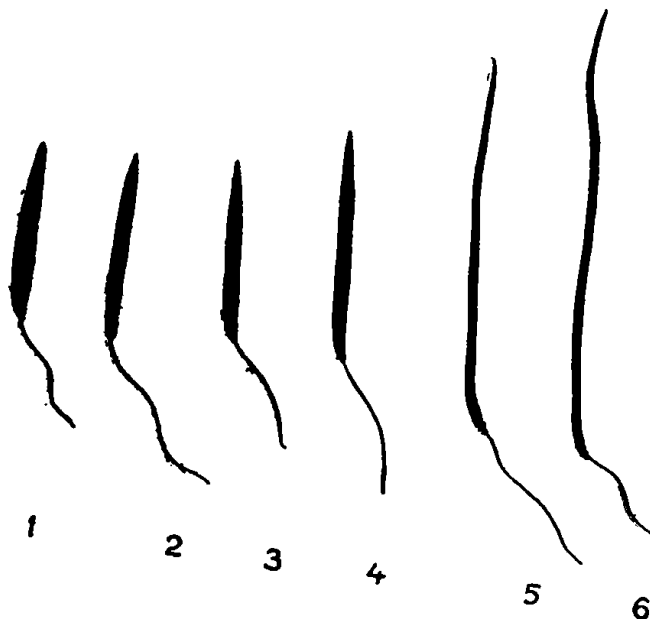


Рис. 3. Соотношение размеров сперматозоидов у разных европейских видов лягушек (по Сеі, 1946):

1 — прудовая лягушка *R. esculenta* и бурые лягушки: 2 — *R. graeca*, 3 — *R. latastei*, 4 — *R. arvalis*, 5 — *R. temporaria* и 6 — *R. dalmatina*.

и *R. dalmatina* у самцов первого вида они есть, а у второго нет. Такие же различия найдены между *R. chensinensis* (внутренние резонаторы есть) и *R. amurensis* (нет), последним видом и *R. arvalis* (есть) и т. д. (Боркин, 1975а). Биоакустический анализ подтверждает различия в брачных криках самцов у некоторых таких симпатрических видов, например, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Geisselmann и. а., 1971), причем даже для тех пар видов, где у самцов обоих видов резонаторы имеются, например, *R. temporaria* и *R. arvalis* (Günther, 1969; Левенко, 1972). Последняя пара видов различается к тому же и по числу хромосом.

Анализ 84 комбинаций лабораторных скрещиваний в обоих направлениях 16 видов бурых лягушек Европы, Дальнего Востока (часть на рис. 2) и Северной Америки (Born, 1886; Dürken, 1935, 1938; Kawamura, 1950; Kawamura а. Kobayashi, 1959, 1960; Kawamura а. Nishioka, 1973; Moore, 1951; Porter, 1961; Dumas, 1966; Haertel а. Storm, 1970; Geisselmann и. а., 1971; Kuramoto, 1974) четко демонстрирует полную генетическую замкнутость этих видов, т. к. даже в тех случаях, когда гибриды первого поколения доживали до стадии половозрелости, они были представлены лишь стерильными самцами при отсутствии самок. Достоверные гибридные особи в природе не известны. Совершенно иная ситуация существует в группе зеленых лягушек, которые могут давать фертильных гибридов как в лабораторных скрещиваниях (Бергер, 1976; Günther, 1973; Kawamura а. Nishioka, 1975), так и в природе (гибридогенная форма *R. esculenta*).

Выводы

Впервые описывается кариотип итальянской лягушки *Rana latastei* Blgr. ($2n=26$), сходный с кариотипом североамериканской *R. sylvatica*. Два дальневосточных вида, сибирская лягушка *R. amurensis* Blgr. и дальневосточная лягушка *R. chensinensis* David, хорошо различаются по диплоидному числу хромосом ($2n=26$ и 24 соответственно). В кариотипе центральноазиатской лягушки *R. amurensis asiatica* comb. nov., в отличие от типичной формы, нет вторичной перетяжки в 10-й паре хромосом. Приводится сводная таблица кариотипов почти всех бурых лягушек Европы, Азии и Северной Америки. Обсуждается значение хромосомных данных для таксономии видов. Отмечается, что кариотипы у симпатрических видов различаются сильнее, чем у аллопатрических. В Евразии наблюдается чередование ареалов 26- и 24-хромосомных симпатрических видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александровская Т. О. 1976. К систематике зеленых лягушек Московской области. — Зоол. ж., т. 55, вып. 9: 1362—1367.
- Бадаев Н. С., Борисов Ю. М., Зеленин А. В., Иорданский А. Б. и Панкова Н. В. 1974. Структурный гетерохроматин у травяной лягушки. — Цитология, т. 16, № 8: 1030—1032.
- Банников А. Г., Даревский И. С. и Рустамов А. К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. В серии «Справочники-определители географа и путешественника». М., изд. «Мысль» 1—304.
- Бахтадзе Г. И. 1974. Сравнительное цитофотометрическое исследование количества ДНК двух видов амфибий — *Rana ridibunda* и *Rana macroscelis*. — Сообщ. АН Груз. ССР, т. 73, № 3: 729—732.
- Белчева Р. Г. и Генова Г. К. 1974. Кариотипы греческой (*Rana graeca*), травяной (*R. temporaria*) и прыткой (*R. dalmatina*) лягушек. — Зоол. ж., т. 53, вып. 10: 1518—1523.
- Бергер Л. 1976. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом. — Экология, № 2: 37—43.
- Боркин Л. Я. 1975а. Систематика бурых лягушек Сибири и Дальнего Востока. — Отчетн. научн. сессия. Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1974 г. Тез. докл., Л., изд. «Наука» 6—7.

- Боркин Л. Я. 1975б. Правильное название остромордой лягушки — *Rana arvalis* Nilsson, 1842. — Зоол. ж., т. 54, вып. 9 : 1410—1411.
- Боркин Л. Я. 1977. О новой находке и таксономическом положении бурых лягушек Копет-Дага, Туркмения — см. данный сборник : 24—31.
- Боркин Л. Я. и Пахомов А. Н. 1976. Сравнение водорастворимых мышечных белков дальневосточных бурых лягушек и европейской *Rana temporaria*. — Зоол. ж., т. 55, вып. 1 : 148—152.
- Иванов В. Г. и Мадянов Н. Н. 1973а. Сравнительно-кариологическая характеристика бурых и зеленых лягушек фауны СССР. — В сб.: «Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф.», Л., изд. «Наука» 86—88.
- Иванов В. Г. и Мадянов Н. Н. 1973б. Сравнительная кариология лягушек рода *Rana*. — Цитология, т. 15, № 7 : 920—927.
- Искакова К. И. 1959. Земноводные Казахстана. Алма-Ата, изд. АН Каз. ССР, 1—92.
- Искакова К. И. 1969. Ископаемые земноводные Прииртышья. — Изв. АН Каз. ССР, сер. биол., № 1 : 48—52.
- Копейн К. И. 1973. О размножении амфибий на юге Сахалина. — В сб.: «Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф.», Л., изд. «Наука» : 100—102.
- Коротков Ю. М. 1972. О систематике двух видов бурых лягушек (Ranidae) Дальнего Востока. — Зоол. ж., т. 51, вып. 1 : 149—152.
- Левенко Б. А. 1972. Видовые различия брачных сигналов некоторых Anura. — Зоол. ж., т. 51, вып. 11 : 1743—1747.
- Лю Чжен-чжао и Ху Шу-чжин. 1961. Бесхвостые амфибии Китая Пекин : I—XVI + 1—364 (на китайск. языке).
- Мазик Е. Ю., Кадырова Б. К. и Токтосунов А. Т. 1976. Кариотип сибирской лягушки из Киргизии. — Цитология, т. 18, № 7 : 899—901.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., изд. «Мир» : 1—597.
- Медников Б. М., Шубина Е. А. и Филиппович С. Ю. 1976. Дивергенция геномов амфибий и их систематический статус. — Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, № 9 (153) : 21—26.
- Орлова В. Ф. и Орлов В. Н. 1969. Хромосомные наборы и некоторые вопросы систематики ящериц рода *Lacerta*. — Зоол. ж., т. 48, вып. 7 : 1056—1060.
- Панкова Н. В. и Сидорова Н. В. 1972. Исследование кариотипа в первичной культуре клеток почки лягушки (*Rana temporaria*). — Цитология и генетика, Киев, т. 6, № 1 : 29—33.
- Попов П. Т. 1974. Сравнительно изучаване кариотипите на представителите на род *Rana* живеещи в България. Автореф. канд. дисс., Пловдивск. ун-т : 1—50.
- Прокофьева А. А. 1934. Исследование морфологии хромозом некоторых рыб и амфибий. — Докл. АН СССР, нов. сер., т. 1, № 2 : 80—84.
- Прокофьева А. А. 1935а. Морфология хромозом некоторых рыб и амфибий. — Труды Ин-та генетики АН СССР, № 10 : 153—178.
- (Прокофьева А. А.) — Prokofieva A. 1935б. On the chromosome morphology of certain Amphibia. — Cytologia, Tokyo, vol. 6, n. 2—3 : 148—164.
- Терентьев П. В. 1963. Какая «травяная» лягушка живет на Дальнем Востоке? — Вестник Ленинградск. гос. ун-та, № 9, сер. биол., вып. 2 : 164—168.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. Изд. 3, М., изд. «Сов. наука» : 1—340.
- Токтосунов А. Т. и Портнягина В. И. 1972. Материалы к экологии амфибий Киргизии. — Труды Киргизск. гос. ун-та, Фрунзе, сер. биол. наук, вып. 12 : 134—136.
- Bataillon E. 1910. Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. — Archiv. Zool. Expér. Génér., ser. 5, t. 6, fasc. 2 : 101—135.
- Beçak M. L. a. Beçak W. 1973. Chromosome secondary constrictions in different stages of development. — Experientia, vol. 29, fasc. 3 : 359—361.
- Bogart J. P. 1974. A karyosystematic study of frogs in the genus *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae). — Copeia, n. 3 : 728—737.
- Bogart J. P. a. Nelson C. E. 1976. Evolutionary implications from karyotypic analysis of frogs of the families Microhylidae and Rhinophrynidae. — Herpetologica, vol. 32, n. 2 : 199—208.
- Born G. 1886. Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. — Archiv f. Mikroskop. Anat., Bd. 27 : 192—271.
- Boulenger G. A. 1898. The tailless batrachians of Europe. Part II. L., Printed for the Ray Soc. : 211—376.
- Cahet P. et Knopffler L. Ph. 1963. *Rana temporaria temporaria* dans la Sierra de Gredos (Espagne). — Vie et Milieu, t. 14, fasc. 4 : 879—881.

- Callan H. G. 1966. Chromosomes and nucleoli of the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. — J. Cell Science, vol. 1, n. 1: 85—108.
- Cei G. 1946. Note citologiche sulle cellule germinali maschili di "*Rana graeca* Blgr.", di "*Rana arvalis* Nils." e di "*Rana dalmatina* Bonap." — Monit. Zool. Ital., t. 55, n. 1—6: 10—17.
- Chantell Ch. J. 1970. Upper Pliocene frogs from Idaho. — Copeia, n. 4: 654—664.
- Chromosom atlas: fishes, amphibians, reptiles and birds. Volume 1. 1971, Berlin — Heidelberg—N.Y., Springer Verlag: I—IX+52 fol.
- Dalcq, A. 1932. Contribution à l'analyse des fonctions nucléaires dans l'ontogénèse de la grenouille. IV. Modifications de la formule chromosomiale. — Archiv. Biol., t. 43, fasc. 3: 343—366.
- Dearing W. H. 1934. The material continuity and individuality of the somatic chromosomes of *Ambystoma tigrinum*, with special reference to the nucleolus as a chromosomal component. — J. Morphol., vol. 56, n. 1: 157—179.
- Dely O. G. 1955. The problem of the origin of *Rana méhelyi* Bolkay. — Ann. Hist.-Natur. Mus. Natn. Hungar. (ser. nov.), t. 6, 1955: 73—81.
- Di Bernardino M. A. 1962. The karyotype of *Rana pipiens* and investigation of its stability during embryonic differentiation. — Develop. Biology, vol. 5, n. 1: 101—126.
- Dumas Ph. C. 1966. Studies of the *Rana* species in the Pacific Northwest. — Copeia, n. 1: 60—74.
- Dürken B. 1935. Über Artbastarde *Rana arvalis* Nils. ♀ x *Rana fusca* Rös. ♂. — Z. ind. Abstam.-u. Vererbungslehre, Bd. 68: 486—516.
- Dürken B. 1938. Über die Keimdrüsen und die Chromosomen der Artbastarde *Rana arvalis* Nils. ♀ x *Rana fusca* Rös. ♂. — Z. ind. Abstam.-u. Vererbungslehre, Bd. 74, Hf. 3: 331—353.
- Duryee W. R. 1950. Chromosomal physiology in relation to nuclear structure. — Ann. New York Acad. Sci., vol. 50, art. 8 ("Structure in relation to cellular function"): 920—953.
- Elsdale T. R., Fischberg M. a. Smith S. 1958. A mutation that reduces nucleolar number in *Xenopus laevis*. — Exper. Cell Research, vol. 14, n. 3: 642—643.
- Geisselmann B., Flindt R. u. Hemmer H. 1971. Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte. — Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. u. Geogr. Tiere, Bd. 98, Hf. 4: 521—568.
- Gorham S. W. 1974. Checklist of world amphibians up to January 1, 1970. Saint John, The New Brunswick Museum, Lingley Printing Co: 1—172.
- Guillemin C. 1967. Caryotypes de *Rana temporaria* (L.) et de *Rana dalmatina* (Bonaparte). — Chromosoma, Berlin, Bd. 21, Hf. 2: 189—197.
- Günther R. 1969. Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). — Forma et functio, vol. 1: 263—284.
- Günther R. 1970. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia). — Biol. Zbl., Bd. 89, Hf. 3: 327—342.
- Günther R. 1973. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünenfröschen und dem Bastardcharacter von *Rana esculenta* L. (Anura). — Zool. Anzeiger, Bd. 190, Hf. 3/4: 250—285.
- Haertel J. D., Owczarzak A. a. Storm R. M. 1974. A comparative study of the chromosomes from five species of the genus *Rana* (Amphibia: Salientia). — Copeia, n. 1: 109—114.
- Haertel J. D. a. Storm R. M. 1970. Experimental hybridization between *Rana pretiosa* and *Rana cascadae*. — Herpetologica, vol. 28, n. 4: 436—446.
- Hennen S. 1964. The karyotype of *Rana sylvatica* and its comparison with the karyotype of *Rana pipiens*. — J. Heredity, vol. 55, n. 3: 124—128.
- Houser H. L. a. Sutton D. A. 1969. Morphologic and karyotypic differentiations of the California frogs *Rana muscosa* and *R. boylei*. — Copeia, n. 1: 184—188.
- Hovasse R. 1920. Le nombre des chromosomes chez les têtards parthénogénétiques des grenouilles. — C. R. Acad. Sci., Paris, t. 170, n. 20: 1211—1214.
- Hovasse R. 1922. La regulation du nombre des chromosomes chez les embryons parthénogénétiques de grenouille rousse. Son mécanisme. — C. R. Acad. Sci., Paris, t. 174, n. 1: 72—74.
- Kawamura T. 1940. Artificial parthenogenesis in the frog. III. The development of the gonads in triploid frogs and tadpoles. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), vol. 8, art. 1—2: 117—164.
- Kawamura T. 1950. Studies on hybridization in amphibians. II. Interspecific hybrids in red-colored frogs. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), vol. 11, art. 8: 61—70.
- Kawamura T. 1962. On the names of some Japanese frogs. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), vol. 20, art. 6—8: 181—193.
- Kawamura T. a. Kobayashi M. 1959. Studies on hybridization in amphibians. VI. Reciprocal hybrids between *Rana temporaria temporaria* L. and *Rana tem-*

- poraria ornativentris* Werner. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), vol. 18, art. 1—10: 1—15.
- Kawamura T. a. Kobayashi M. 1960. Studies on hybridization in amphibians. VII. Hybrids between Japanese and European brown frogs. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), vol. 18, art. 16: 221—238.
- Kawamura T. a. Nishioka M. 1973. Superiority of anuran amphibians as experimental materials. — Exper. Animals, vol. 22, Suppl. «Proc. ICLA Asian Pacific Meeting Lab. Animals. Sept. 20—25, 1971, Tokyo and Inuyama»: 115—126.
- Kawamura T. a. Nishioka M. 1975. On the pond frogs in the Palearctic region, with special reference to the isolating mechanisms between different species. — Proc. Japan. Soc. Syst. Zool., n. 11: 61—78.
- Kiley Sh. a. Wohnus J. F. 1968. Chromosomal analysis of *Rana pipiens*, *Bufo americanus* and their hybrid. — Cytogenetics, vol. 7, n. 1: 78—90.
- Knowland J. a. Miller L. 1970. Reduction of ribosomal RNA synthesis and ribosomal RNA genes in a mutant of *Xenopus laevis* which organizes only a partial nucleolus. I. Ribosomal RNA synthesis in embryos of different nucleolar types. — J. Molec. Biol., vol. 53, n. 3: 321—328.
- Kobayashi M. 1962. Studies on reproductive isolation mechanisms in brown frogs. II. Hybrid sterility. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), vol. 20, art. 6—8: 157—180.
- Kuramoto M. 1972. Karyotypes on the six species of frogs (genus *Rana*) endemic to the Ryukyu Islands. — Caryologia, vol. 25, n. 4: 547—559.
- Kuramoto M. 1974. Experimental hybridization between the brown frogs of Taiwan, the Ryukyu Islands and Japan. — Copeia, n. 4: 815—822.
- Kuramoto M., Furuya E., Takegami M. a. Yano K. 1973. Karyotypes of several species of frogs from Japan and Taiwan. — Bull. Fukuoka Univ. Education, vol. 23, pt. 3: 67—78.
- La Rivers I. 1953. A lower Pliocene frog from western Nevada. — J. Paleont., vol. 27, n. 1: 77—81.
- Levan A., Fredga K. a. Sandberg A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — Hereditas, Bd. 52, Hf. 2: 201—220.
- Levy F. 1913. Über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien. — Archiv f. Mikroskop. Anat., Bd. 82, Abt. 2, Hf. 2: 65—79.
- Macgregor H. C., Vlad M. a. Barnett L. 1977. An investigation of some problems concerning nucleolus organizers in salamanders. — Chromosoma, Berlin, vol. 59, n. 4: 283—299.
- Makino S. 1932. Notes on the chromosomes *Rana temporaria* L. and *Bufo sachalinensis* (Nikolski). — Proc. Imp. Acad., Tokyo, vol. 8, n. 1: 23—26.
- Makino S. 1951. An atlas of the chromosome numbers in animals. 2 ed., Ames, Iowa State College Press: I—XXVIII+1—290.
- Matthey R. 1947. Quelques formules chromosomales. — Scientia Genetica, Torino, vol. 3, fasc. 1: 23—32.
- Mészáros B. 1973. Critical studies on karyotypes of eight anuran species from Hungary and some problems concerning the evolution of the order. — Acta Biol. Debrec., t. 10—11, 1972—1973: 151—161.
- Miller L. a. Brown D. D. 1969. Variation in the activity of nucleolar organizers and their ribosomal gene content. — Chromosoma, Berlin, vol. 28, n. 4: 430—444.
- Miller L. a. Knowland J. 1970. Reduction of ribosomal RNA synthesis and ribosomal RNA genes in a mutant of *Xenopus laevis* which organizes only a partial nucleolus. II. The number of ribosomal RNA genes in animals of different nucleolar types. — J. Molec. Biol., vol. 53, n. 3: 329—338.
- Moore J. A. 1951. Hybridization and embryonic temperature adaptation studies of *Rana temporaria* and *Rana sylvatica*. — Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A., vol. 37, n. 12: 862—866.
- Morescalchi A. 1967. Le relazioni tra il cariotipo di anuri diplasioceli. I. Il corredo cromosomico di alcuni Ranidae. — Caryologia, vol. 20, n. 1: 65—85.
- Morescalchi A. 1973. Amphibia. — In: "Cytotaxonomy and vertebrate evolution", ed. A. B. Chiarelli a. E. Capanna, L.-N. Y., Acad. Press: 233—348.
- Nishioka M. 1972. The karyotypes of the two sibling species of Japanese pond frogs, with special reference to those of the diploid and triploid hybrids. — Sci. Report Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ., vol. 1, art. 8: 319—337.
- Okada Y. 1966. Fauna Japonica. Anura (Amphibia). Tokyo, Tokyo Electrical Engineering College Press: I—XII+1—234.
- Pope C. H. 1931. Notes on amphibians from Fukien, Hainan and other parts of China. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 61, art. 8: 397—612.
- Popov P. T. 1972. Investigation of the karyotype of Amphibia' Anura in Bulgaria. I. Karyotype of *Rana dalmatina* Bonaparte. — Natura, Plovdiv, t. 5, n. 1: 109—114.
- Porter K. R. 1961. Experimental crosses between *Rana aurora* Baird and Girard and *Rana cascadae* Slater. — Herpetologica, vol. 17, n. 3: 156—165.
- Rath O. vom. 1895. Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. — Archiv f. Mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 46: 168—238.

- Robinson E. S. a. Stephenson E. M. 1967. A karyological study of cultured cells of *Limnodynastes peroni* (Anura: Leptodactylidae). — *Cytologia*, Tokyo, vol. 32, n. 2: 200—207.
- Seto T. 1965. Cytogenetic studies in lower vertebrates. II. Karyological studies of several species of frogs (Ranidae). — *Cytologia*, Tokyo, vol. 30, n. 4: 437—446.
- Shannon F. A. 1956. The reptiles and amphibians of Korea. — *Herpetologica*, vol. 12, pt. 1: 22—49.
- Tomasik L. 1968. *Rana honorati* Heron-Royer, 1881 redidiva! — *Przeegl. Zool.*, Wroclaw. t. 12, zesz. 3: 297—298.
- Tymowska J. a. Fischberg M. 1973. Chromosome complements of the genus *Xenopus*. — *Chromosoma*, Berlin, vol. 44, n. 3: 335—342.
- Ullerich F.-H. 1967. Weitere Untersuchungen über Chromosomenverhältnisse und DNS-Gehalt bei Anuren (Amphibia). — *Chromosoma*, Berlin, Bd. 21, Hf. 4: 345—368.
- Veloso, A., Galleguillos R. a. Diaz N. 1973. Karyotypic analysis of allopatric populations of *Pleurodema thaul* (Lesson), Amphibia, Leptodactylidae. — *Caryologia*, vol. 26, n. 1: 69—76.
- Volpe E. P. a. Gebhardt B. M. 1968. Somatic chromosomes of the marine toad, *Bufo marinus* (Linné). — *Copeia*, n. 3: 570—576.
- Wallace D. G., King M.-C. a. Wilson A. C. 1973. Albumin differences among ranid frogs: taxonomic and phylogenetic implications. — *Syst. Zool.*, vol. 22, n. 1: 1—13.
- Wallace H. 1960. The development of anucleolate embryos of *Xenopus laevis*. — *J. Embryol. Exper. Morphol.*, vol. 8, pt. 4: 405—413.
- Wallace H. 1962. Tail grafts involving anucleolate *Xenopus* embryos. — *Develop. Biology*, vol. 5, n. 2: 252—263.
- Wallace H. a. Birnstiel M. L. 1966. Ribosomal cistrons and the nucleolar organizer. — *Biochim. Biophys. Acta*, vol. 114, n. 2: 296—310.
- Wickbom T. 1945. Cytological studies on Dipnoi, Urodela, Anura and *Emys*. — *Hereditas*, Bd. 31, Hf. 3—4: 241—346.
- Wickbom T. 1949. A new list of chromosome numbers in Anura. — *Hereditas*, Bd. 35, Hf. 2: 242—245.
- Witschi E. 1922a. Chromosomen und Geschlecht bei *Rana temporaria*. — *Z. ind. Abstam.-u. Vererbungslehre*, Bd. 27, Hf. 3/4: 253—255.
- Witschi E. 1922b. Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. — *Z. ind. Abstam.-u. Vererbungslehre*, Bd. 29: 31—68.
- Witschi E. 1924. Die Entwicklung der Keimzellen der *Rana temporaria* L. Erster Teil: Urkeimzellen und Spermatogenese. — *Z. wissenschaft. Biol.*, Abt. B: Z. f. Zellen- u. Gewebelehre, Bd. 1, Hf. 4: 523—561.
- Witschi E. 1933. Studies in anuran chromosomes. — *Amer. Naturalist*, vol. 67, n. 708: 63.
- Witschi E., Kodani M. a. Mikamo K. 1958. Comparative study of the chromosomes of European, American and Japanese frogs (Abstract). — *Anat. Record*, vol. 131, n. 3: 610.
- Zweifel R. G. 1954. A new frog of the genus *Rana* from western Mexico with a key to the Mexican species of genus. — *Bull. South California Acad. Sci.*, vol. 53, pt. 3: 131—141.
- Zweifel R. G. 1955. Ecology, distribution and systematics of frogs of the *Rana boylei* group. — *Univ. California Publ. Zool.*, vol. 54, n. 4: 207—292.

KARYOTYPES OF SOME BROWN FROGS OF EURASIA AND A TAXONOMIC ANALYSIS OF KARYOTYPES OF THE GROUP

V. F. Orlova, V. A. Bakharev and L. J. Borkin

Zoological Museum, Moscow State University and Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Scientific Center, Academy of Sciences (Vladivostok) and Zoological Institute, Academy of Sciences (Leningrad)

Karyotype of the Italian frog, *Rana latastei* Blgr., is described ($2n=26$, N. F.=52, 5 pairs of large and 8 pairs of smaller chromosomes, 7th pair of metacentric chromosomes with double secondary constriction higher and lower than the centromere). It is similar to karyotype of North American *R. sylvatica*. Two species from the Far East of U.S.S.R., the Siberian frog, *R. amurensis* Blgr., and the Far Eastern frog, *R. chensinensis* David, are distinguished by the diploid number of chromosomes ($2n=26$ and 24, respectively). Karyotype of the Central Asian frog, *R. amurensis asiatica* comb. nov., is unlike the typical form because it lacks a secondary constriction in the 10th pair of chromosomes. Karyotypes of almost all the brown frogs of Europe, Asia and North America is summarized. The importance of chromosome data for species taxonomy is discussed. Karyotypes of sympatric species are more different than those of allopatric species. Alternation of 26- and 24-chromosome sympatric species is observed in Eurasia.

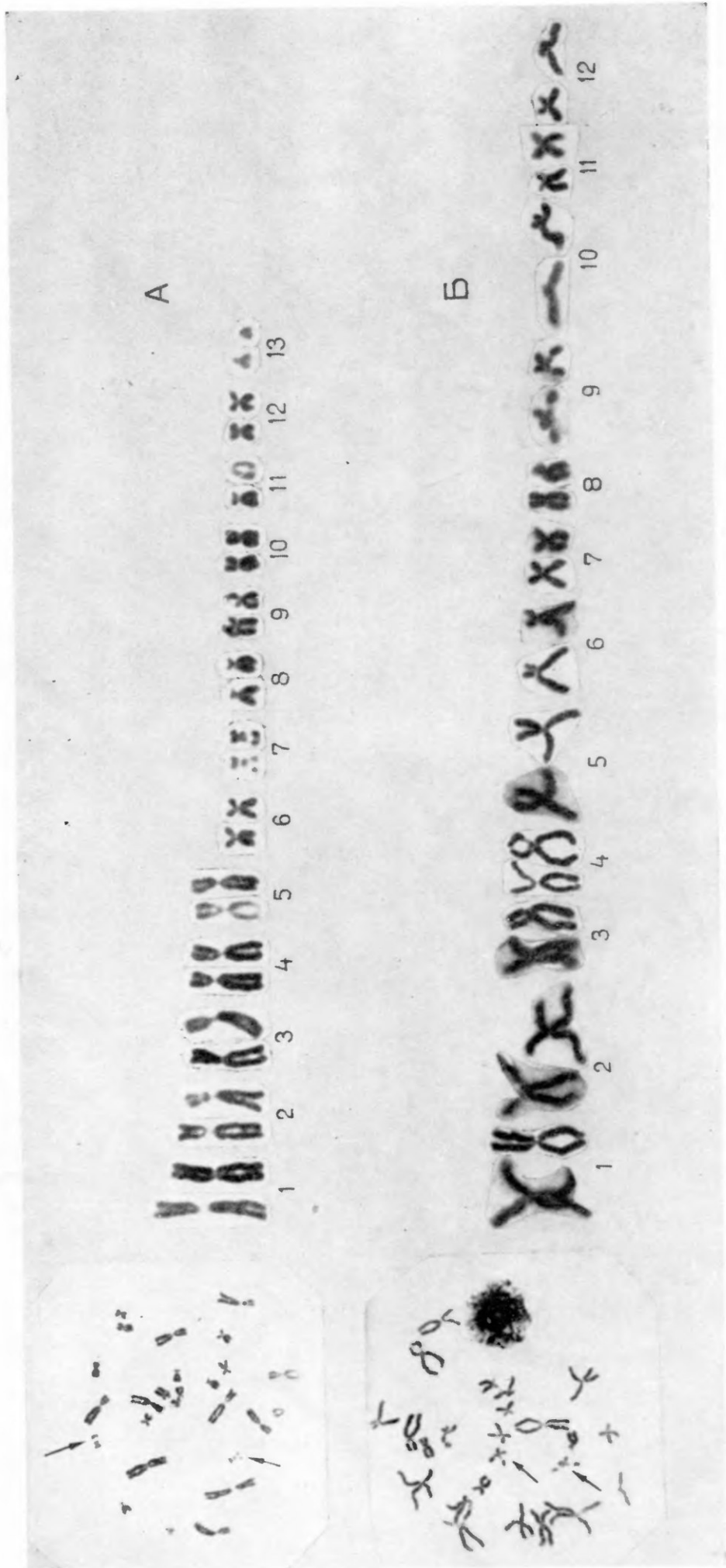


Рис. XIV (к статье В. Ф. Орловой, В. А. Бахарева и Л. Я. Боркина) — Картиотпы бурых лягушек Европы и Дальнего Востока: А — *Rana latastei* Blgg., Б — *Rana cheimensis* David. Стрелками указаны хромосомы со вторичной перетяжкой.

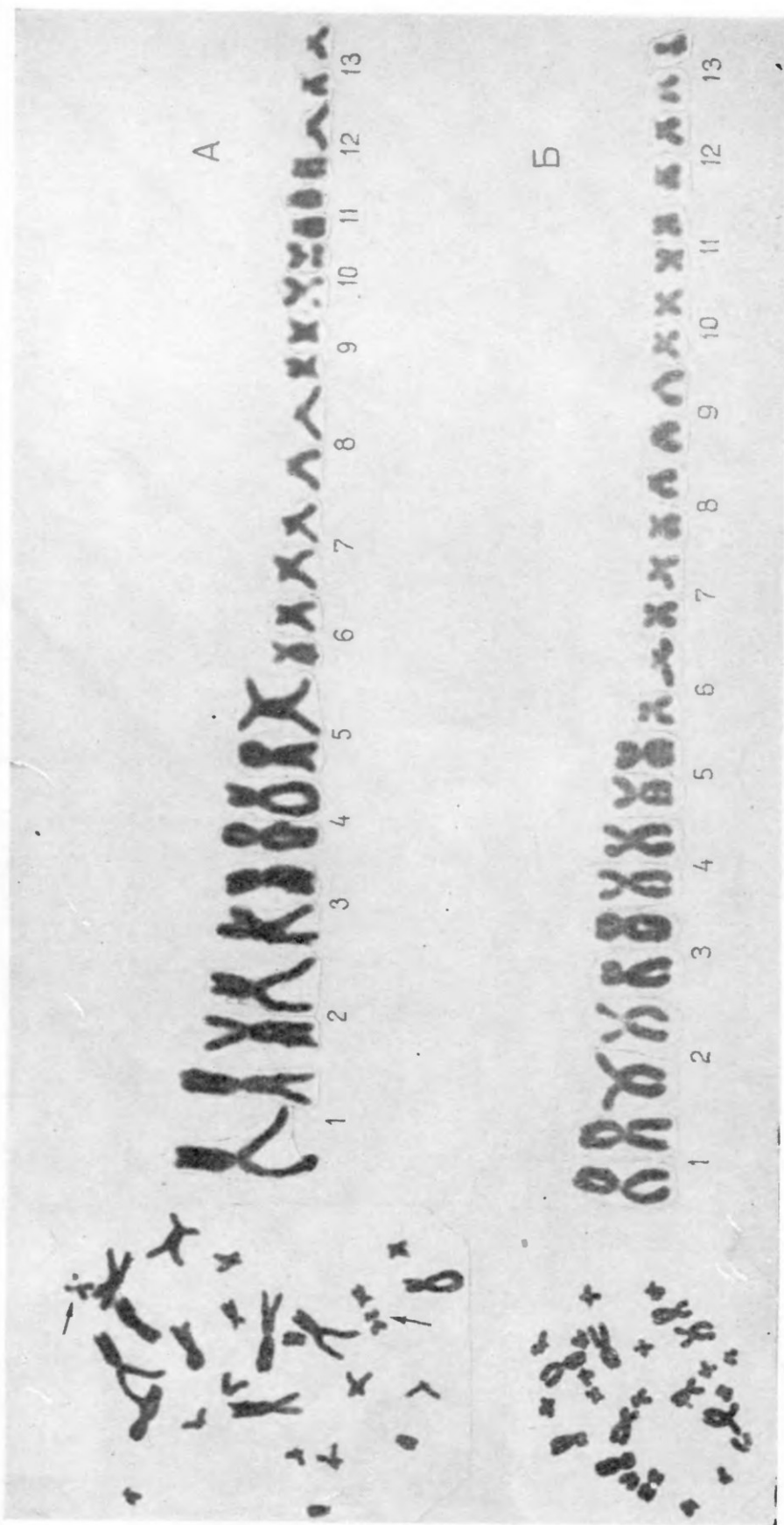


Рис. XV (к статье В. Ф. Орловой, В. А. Бахарева и Л. Я. Боркина) — Картиотипы бурых лягушек Азии: А — *Rana amurensis* Bigt., Б — *Rana amurensis asiatica* Bedagiya, сомб. пов. Стрелками указаны хромосомы со вторичной перетяжкой.