

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису
УДК 597.825 (575.4)

ПИСАНЕЦЬ ЄВГЕН МАКСИМОВИЧ

РОПУХИ ПАЛЕАРКТИКИ

(МІНЛИВІСТЬ, СИСТЕМАТИКА ТА ЗНАЧЕННЯ ПОЛПЛОДІВ
ЕВОЛЮЦІЇ РОДУ BUFO).

03.00.0⁸ - зоологія

АВТОРЕФЕРАТ

дисертац. на здобуття вченого ступеня
доктора біологічних наук

Київ - 1995

Дисертацією є рукопис

Роботу виконано у відділі
музею
інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00761400 (1)

Офіційні опоненти:
Доктор біологічних наук
Доктор біологічних наук
Доктор біологічних наук

Пікулик М.М.
Хоменко Б.Г.
Шарпило В.П.

Провідна установа - Київський університет ім Т.Г.Шевченка

Захист дисертації відбудеться "12" ГРУДНЯ 1995 р.
о 10⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої Вченої Ради
Д 016.09.01 інституту зоології ім І.І.Шмальгаузена НАН України
за адресою: м.Київ, вул.Б.Хмельницького, 15

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотечі інституту зоології ім.І.І.Шмальгаузена НАН України

Відгуки на автореферат (у 2-х примірниках, завірені печаткою)
просимо надсилати за адресою: 253601, Київ-30, МСП,
вул.Б-Хмельницького, 15; вченому секретарю спецради.

Автореферат надіслано "14" ЖОВТНЯ 1995 р.
Вчений секретар
Спеціалізованої ради,
канд.біол.наук.

В.В.Золотов

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ.

Актуальність теми.

Сучасний стан уявлень про систематику та видоутворення характеризується тим, що в період панування біологічної концепції виду та синтетичної теорії еволюції почали з'являтися факти, які часто не відповідають певним поглядам цієї теорії. Особливу увагу висликає існування серед хребетних трьох явищ: поліплоїдії, гібридизації та одностатевого розмноження. Синтез такої інформації дозволив висловити точку зору, що крім дивергентного способу видоутворення можливий і інший шлях - сітчастий, або гібридогенний.

Одночасно з існуванням такої ситуації, дослідження повипре-них у Палеарктиці безхвостих амфібій показало, що в Середній Азії зустрічаються ропухи (*R. siro*) з тетраплоїдним набором хромосом (Мазик и др., 1976; Писанец, 1978). Разом з цим, якщо більшість відомих фактів поліплоїдії серед хребетних була пов'язана з партеногенетичним або гінтогенетичним способом розмноження та одностатевістю, то ці ропухи характеризувалися бісексуальністю. Враховуючи, що в наступні часи розповсюдження в Азії поліплоїде: ропух з 44-хромосомним набором було встановлено на надзвичайно великій території (крім Середньої Азії і Кавказу, також в західній Монголії та західному Китаї), а інші тетраплоїди з 40-хромосомним каріотипом були знайдені і на Африканському континенті, стає зрозумілим, що уявлення про обмеженість значення цього явища серед хребетних, скоріше за все не відповідають дійсності.

Таким чином, для суттєвого корегування сучасних уявлень про еволюцію особливу актуальність на найближчу перспективу будуть мати всебічні дослідження цих груп (включаючи визчен-

ня специфіки їх формування та систематики), в яких були відкриті явища поліплоїдії та гібридизації.

Крім загальнобіологічного характеру, актуальність роботи також зумовлена існуванням інших невирішених проблем, які пов'язані безпосередньо з родом *Bufo*. У цьому плані досить згадати, що існуючі дослідження фауни, систематики та розповсюдження палеарктичних ропох мають тільки регіональний характер. Незважаючи на видавня монографії, яка була присвячена усьому роду (Blair, 1972), сучасний систематичний список цих амфібій в Палеарктиці фактично не відомий, оскільки статус багатьох таксонів змінено і, крім того, описано цілий ряд нових видів та підвидів; знайдені нові цікаві палеонтологічні матеріали, які примушують переглянути уявлення про перших в палеарктичному регіоні представників цього роду; як згадувалось раніше, у групі відкрито явище поліплоїдії, тощо. Все це також, безумовно, свідчить про необхідність сучасного дослідження ропох Палеарктики.

Мета та завдання досліджень.

Мета роботи полягає в дослідженні специфіки вірогідних механізмів еволюції в Палеарктиці головних таксонів р. *Bufo* та його систематики.

Мета роботи зумовила такі завдання:

- з'ясувати особливості сучасного розповсюдження представників роду в межах палеарктичного регіону та визначити їх систематичні взаємовідношення;
- встановити вірогідні головні ознаки, мінливість яких супроводжувала зайняття різних екосистем представниками тих чи інших видів (або видових угруповань);
- визначити відносне значення в еволюції палеарктичних ро-

пух мінливості зовнішніх морфологічних ознак та хромосомних наборів;

- з'ясувати головні етапи в мінливості каріотипів, які супроводжували історію становлення роду в Палеарктиці та специфіку видоутворення більшості таксонів;

- з'ясувати спосіб походження азіатських тетраплоїдних ропах;

- дослідити прояви генетичної своєрідності різних видів і підвидів засобами гібридизації.

Наукова новизна.

У роботі вперше за останні двадцять років наведено повний систематичний список роду *Bufo* Палеарктики. Встановлено, що в її південно-західній частині переважають зелені ропухи (*Bufo viridis* complex), а в східній - сірі (*Bufo bufo* complex). Західна частина регіону являє собою територію, де зустрічаються спільно як перші, так і другі. Описано нові для науки один тетраплоїдний і один диплоїдний види, а також один диплоїдний підвид ропах.

Дослідження показали певну консервативність у будові каріотипів та значну обмеженість в унікальності зовнішніх морфологічних характеристик. Ці обставини, а також певна сумнівність щодо адаптивності діагностичних ознак, стало вагомою причиною припущення, що їх мінливість не була провідним фактором поділу палеарктичних ропах на видові комплекси. Додаткове залучення до аналізу даних екології дало можливість обгрунтувати оригінальну гіпотезу, що основою для початку зайняття кожним з видових комплексів притаманних для нього екосистем була "мінливість у часі" особливостей реалізації перших етапів індивідуального розвитку (специфіка розмноження).

Вперше обгрунтовано існування трьох послідовних етапів у

мінливості будови каріотипів, які пов'язані з еволюцією цієї групи: перший етап характеризується наявністю 22-хромосомного диплоїдного набору, який був властивий усім без винятку ропухам; специфікою другого етапу є кількісна мінливість каріотипів, що привела до появи 20-хромосомного набору у ропух, розповсюджених на цей час на південних межах палеарктичного регіону в Африці; третій етап також характеризується змінами в кількості хромосом, але його наслідком стала поява поліплоїдних видів з 40- (Африка) та 44-хромосомними поліплоїдними каріотипами (Азія).

Всебічні каріологічні дослідження, а також залучення матеріалів електрофоретичного вивчення білків, показало, що найбільш переконливі на сьогодні докази щодо способу виникнення поліплоїдного виду на Азіатському континенті існують на користь гібридогенного шляху. Доведено, що одним із батьківських таксонів були зелені диплоїдні ропухи з супутничними хромосомами на обох гомологах шостої пари, а інший батьківський таксон таких супутників не мав. Також показано, що визначення систематичної причетності (та часу існування?) другого батьківського таксону, - справа майбутніх досліджень.

Широкі застосування в роботі схрещувань ропух різних таксонів дозволило виявити наявність між ними гібридної нежиттєздатності і гібридної стерильності та встановити, що перша, як правило, існує між представниками різних видових комплексів, друга - між ропухами, що входять до одного комплексу. Крім цього також зареєстрована наявність гетерозисних явищ, вивчення яких, найімовірніше в найближчі часи буде являти окремий напрямок в розвитку еволюційних досліджень.

Головні положення, що виносяться на захист.

1. В еволюції певних груп хребетних (Amphibia: Bufonidae: Bufo) значну роль відігравала поліплоїдія.

2. Під Bufo в Палеарктиці представлений двома головними таксономічними угрупованнями: *B. viridis complex* і *B. bufo complex*; початок їх формування був зумовлений мінливістю у ропах частини генотипу, яка контролює реалізацію у часі перших етапів онтогенезу.

3. Виникнення серед палеарктичних ропах більшості таксонів відбувалося двома способами: поступовим та миттєвим; перший спосіб переважав під час формування 22-хромосомних видів та підвидів.

4. Миттєвий спосіб видоутворення ропах зумовлений мінливістю будови хромосомного апарату і був пов'язаний з хромосомними мутаціями і поліплоїдією.

5. Рівень систематичних відмінностей ропах, як правило, відбивається у двох головних показниках генетичної сумісності: гібридної нежиттєздатності і гібридної стерильності нащадків першого покоління.

6. Систематичний список ропах Палеарктики складається з 43 видів та підвидів; серед цих таксонів тетраплоїдні азіатські ропухи заслуговують виділення в новий для науки вид *B. danatensis*, диплоїдні ропухи з південного заходу Таджикистану - в інший новий окремий вид *B. shaartusiensis*, 22-хромосомні ропухи гірської частини Середньої Азії та Казахстану - в новий окремий підвид зеленої ропухи *B. viridis asiomontanus*.

7. Виникнення нового поліплоїдного виду *B. danatensis* пов'язано з явищем гібридизації.

Теоретичне та практичне значення.

Завдяки здійсненому дослідженню встановлено, що як поступовий, так і миттєвий засоби видоутворення можуть мати місце в еволюції однієї групи. Перший характеризує виникнення більшості відомих на сьогодні систематичних одиниць роду *Bufo* і пов'язаний з алопатричним утворенням нових таксонів, другий - являє приклад симпатричного видоутворення і властивий незначній кількості палеарктичних видів (на сьогодні відомі один 40-хромосомний африканський вид і один 44-хромосомний азійський вид).

Матеріали роботи також довели, що наявність широкої морфологічної мінливості може супроводжуватися значною каріологічною консервативністю. Порівняння зовнішньої морфології і хромосомних наборів не показало істотної специфіки у їх адаптивності в кожному з двох головних комплексів роду, незважаючи на те, що ропухи кожного угруповання чітко відрізняються між собою за особливостями екології. Додаткові дослідження дозволили з'ясувати, що початковим етапам онтогенезу властиві найбільш вузькі рамки прояву дії генотипу (- жорсткий контроль з боку природного добору).

Здобуття таких фактів дало змогу обґрунтувати теоретичне положення, згідно з яким початок адаптаційних перетворень можливий за рахунок мінливості генних систем, які залишають мало мінливими головні морфологічні (фізіологічні?) характеристики кожної генерації, але контролюють за яких умов навколишнього середовища буде відбуватися реалізація початкових етапів онтогенезу. Аналіз польових матеріалів, лабораторних експериментів та літературних джерел показав реальність цього положення.

Наслідки дослідження дозволили скласти сучасний систематичний список ропух Палеарктики, який налічує 43 види і підвиди (проти 21 таксона, який визнавав для палеарктичної Азії на 1972 рік R. Inger), окреслити їх ареали та зробити опис кожної систематичної одиниці. Завдяки широкому використанню методу гібридації, польових спостережень, вивченню будови каріотипів та електрофоретичної мінливості білків стало також можливим виявлення нового виду ропух, розповсюджених на південному заході Таджикистану.

Матеріал та методи.

В роботі використані матеріали дослідження мінливості зовнішніх морфологічних ознак більш ніж 2600 представників роду *Bufo* з 100 місць Палеарктики (дорослі та пуголовки), дані 153 схрещувань між євразійськими ропухами різних таксонів і наслідки каріологічного аналізу цих амфібій з 24 місць Європи, Середньої Азії, Казахстану та Далекого Сходу. Більшість ропух здобуті автором особисто під час експедицій на території колишнього СРСР (1955-1994 рр.) і зберігаються в Зоологічному музеї Інституту зоології НАН України та в колекціях Герпетологічної лабораторії Мелітопольського педагогічного інституту; інша частина матеріалу була надана у тимчасове користування відділом герпетології та орнітології Зоологічного інституту Російської АН, відділом іхтіології та герпетології Королівського музею, Онтаріо, Канада; Смітсонівським інститутом, Вашингтон, США; Чикавським музеєм польових досліджень природничої історії, США; Американським музеєм природничої історії, США; Каліфорнійською Академією Наук, Сан-Франциско, США; Базельським музеєм природничої історії, Швейцарія; Музеєм природничої історії, Женева, Швейцарія; Дрезденським зоо-

логічним музеєм, Німеччина; Амстердамським зоологічним музеєм, Голандія; Зоологічним музеєм, Флоренція, Італія; Віденським музеєм природничої історії, Австрія; Шведським музеєм природничої історії, Стокгольм, Швеція. Всі експериментальні скрещування та хромосомні дослідження в лабораторії і в польових умовах виконані також самостійно.

При підготовці дослідження розроблено оригінальну методичку гібридизації безхвостих амфібій, яку описано у відповідному розділі. Ознаки для вивчення мінливості зовнішніх морфологічних характеристик визначені з урахуваннями робіт П.В.Терентьєва (Терентьев, 1936, 1959, 1960, 1961), О.О.Любищева (Любищев, 1968, 1972, 1973, 1975), Л.А.Животовського (Животовский, 1991), А.А.Токаря (Токарь, 1994). Виготовлення та аналіз хромосомних препаратів здійснено за методикою, описаною Г.Макгрегором та Дж.Варлі (Макгрегор, Варли, 1986). Статистичну обробку матеріалів проводили на персональному комп'ютері IBM PC/AT з використанням статистичного пакету CSS/PC Release 3.0 C, 1991, фірми Stat.Soft.Inc. (USA).

Апробація роботи.

Основні положення та наслідки дослідження доповідалися на 4-й, 5-й, 6-й та 7-й Загальносоюзних герпетологічних конференціях (Ленінград, 1977; Ашгабад, 1981; Ташкент, 1985; Київ, 1989), на Регіональній нараді "Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании" (Ставрополь, 1979), на III-й Загальносоюзній конференції зоологів педагогічних інститутів (Вітебськ, 1984), на IV Загальносоюзній нараді з фенетики природничих популяцій (Борок, 1990), на 3-й та 6-й нарадах Європейського Герпетологічного товариства (Прага, 1985; Будапешт, 1991), на I Світовій конференції з

вивчення азіатської герпетофауни (Китай, 1992), на 2-му Світовому Герпетологічному Конгресі (Аделаїда, 1994), на спільному засіданні відділів герпетології та орнітології Зоологічного Інституту РАН (Петербург, 1978), на розширеному засіданні відділу систематики та зоомузея Інституту зоології НАН України (Київ, 1995), на спільному засіданні Азово-Чорноморської орнітологічної станції, Герпетологічної лабораторії та кафедри загальної біології Мелітопольського педінституту (Мелітополь, 1995), на Вченій Раді Мелітопольського педінституту (Мелітополь, 1988) та Вченій Раді Інституту зоології НАН України (Київ, 1988, 1989).

Публікації.

За темою дисертації опубліковано 29 наукових робіт (1 науково-популярна книга) та 5 прийнято до друку в різних виданнях.

Обсяг та структура роботи.

Дисертацію виклаче. на 299 сторінках машинопису і вона складається із вступу, 9 розділів, заключення, висновків і додатку (260 стор.). Список цитованої літератури включає 330 найменувань. Роботу ілюстровано 89 рисунками та 112 таблицями.

З М І С Т Р О Б О Т И.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ ЗА ГОЛОВНИМИ НАПРЯМКАМИ ДОСЛІДЖЕННЯ.

В розділі наведено ретельний огляд таких напрямків досліджень: а) загальні уявлення про таксономічний склад палеарктичних ропох на початку 80-х років ХХ сторіччя; в) палеонтологічні матеріали та висвітлення перших етапів еволюції ропох; с) дослідження географічної мінливості ропох; е) роботи

з систематики ропух окремих фізико-географічних регіонів; f) дослідження явищ гібридизації та поліплоїдії серед ропух; g) висвітлення питань еволюції ропух Палеарктики.

Особлива увага звертається на одне спеціальне дослідження, присвячене еволюції всього роду. Так, ряд авторів (Tihen, 1972; Martin, 1972; Cel, 1972; Inger, 1972; Bogart, 1972 та ін.), провели дослідження палеонтологічних залишків ропух, їх остеологію, каріологію, білки крові, визначили списки видів і видових груп та інш. В.Блейр (Blair, 1972), узагальнив усю цю інформацію і виклав свої погляди на походження роду, головні етапи його еволюції, міграційні шляхи та ін. Незважаючи на неабияку цікавість, ряд об'єктивних факторів зменшують значення цієї роботи. Серед них звертається увага на таке:

- на час друкування цієї монографії не було відомо про відкриття у ропух такого цікавого явища як поліплоїдія;
- описання нового тетраплоїдного виду та матеріали по розповсюдженню поліплоїдних ропух також стали відомі пізніше (Писанец, 1978; Писанец, Щербак, 1979; Боркин и др., 1986; Орлова, Утешев, 1986; Wu, Shaj, 1987 та ін.).
- вже після виходу цієї монографії стало відомо, що в межах Палеарктики розповсюджено ще декілька нових видів ропух (Hoogmoed, 1972; Писанец, 1978; Andren, Nilson, 1979), а систематичне положення багатьох підвидів переглянуто (Eiselt, Schmidtler, 1973; Kawamura e.a., 1980; Matsui, 1986; Орлова, Туниев, 1989 та ін.).

Таким чином, матеріали першого розділу дають всебічну характеристику стану дослідженості групи в Палеарктиці та свідчать про те, що на початку виконання роботи специфіка вірогідних механізмів еволюції головних таксонів р.*Bufo* і його систематика в межах палеарктичного регіону не були відомі.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ.

Головні положення цього розділу викладені в авторефераті раніше.

РОЗДІЛ 3. АНАЛІЗ ТЕОРЕТИЧНИХ ТА ПРАКТИЧНИХ ПІДХОДІВ ДО ПОВБУДОВАННЯ СИСТЕМАТИКИ ПАЛЕАРКТИЧНИХ РОПУХ.

В розділі проаналізовано сучасні напрямки, які існують в біологічній систематиці (еволюційна таксономія та філогенетична систематика), врахування теоретичних основ яких є необхідною умовою досягнення мети та завдань дослідження. Показано, що теоретичні основи сучасної систематики пов'язані з формальною логікою Аристотеля (існування типу) та принципом ієрархічності; останній у філософському розумінні розглядається як принцип структурної організації складних багаторівневих систем. Окремо розглянуто дві концепції, які мають місце в еволюційній систематиці: концепція адаптивної зони та концепція градусів.

При аналізі спелж а використання зовнішньоморфологічних ознак, найбільша увага приділена теоретичним та практичним принципам їх добору (Терентьев, 1936, 1959, 1960, 1961; Matsui, 1986 та інші). Показано, що їх застосування для розробки систематики групи у більшості випадків пов'язано з типологічною концепцією виду.

Теоретичною основою визначення таксономічної ваги каріологічних ознак, як правило, є біологічна концепція виду, в якій наявність репродуктивної ізоляції є одним з показників видової самостійності представників, що порівнюються. При цьому мається на увазі, що така ізоляція може виникати внаслідок неспроможності гібридів F_1 утворювати нормальні статеві клі-

тини. Причина останнього досить часто пов'язана з відмінностями в хромосомних наборах.

Існуючі сучасні спроби використання даних гібридизації, пов'язані з визначенням серед палеарктичних ропок видових груп (Blair, 1972), або із з'ясуванням рангу систематичних відмінностей між окремими представниками таких груп (Кашатига е.а., 1980).

Головні підходи до застосування матеріалів схрещувань у вирішенні таксономічних проблем характеризуються тенденцією до надання найбільшого значення ознакам, які пов'язані із здатністю утворювати життєздатних нащадків у зворотніх схрещуваннях (бекроссах). Це дозволяє стверджувати, що теоретичною основою для використання даних гібридизації у з'ясуванні питань систематики ропок, також є біологічна концепція виду. Обґрунтування таксономічної ваги інших ознак, які характеризують наслідки схрещувань, як правило, не запроваджується.

Окремо розглянуто специфіку визначення і використання трьох блоків первинної інформації (зовнішньоморфологічні ознаки, дані каріології, матеріали гібридизації) і зроблена спроба визначення таксономічної ваги ознак в кожному з цих блоків. Звертається увага на те, що систематика групи передбачає специфічне розташування її представників (види\підвиди) в багатомірному просторі, побудованому за ознаками, які їх характеризують. У випадку, якщо таксони розташовані в одному і тому ж просторі, то це дає уявлення, по-перше, про їх розташування відносно перемінних, які утворюють цей простір (перемінні вимірюються в одиницях станів ознак), і, по-друге, про розташування одної групи відносно іншої.

Специфіка матеріалів гібридизації полягає в тому, що їх використання може бути застосовано тільки за певних умов. Це

пов'язано з тим, що сама можливість виникнення таких даних потребує існування представників як мінімум двох таксонів. Іншою їх рисою є те, що дистанція між ними буде вимірюватися в таких одиницях, які пов'язані з майбутніми станами онтогенезу чи з наступними генераціями, тобто з життєдатністю представників таксону. Прикладами одиниць вимірювання таких ознак у ропух можуть бути відносна заплідненість ікри та вихід пуголовків, відносна кількість нащадків, яка пройшла метаморфоз, відносна кількість фертильних гібридів, тощо (всі вимірюються у %).

Таким чином, це дозволяє говорити про можливість встановлення відносної ваги окремо для зовнішньоморфологічних і каріологічних ознак та окремо для даних гібридизації. Розташування таксонів, таким чином, за першим і за другим буде відбуватися в двох різних багатомірних просторах.

Підводячи підсумки сучасних теоретичних особливостей побудовання систематики тієї чи іншої групи та порівнюючи різні підходи до визначення таксономічної ваги ознак ропух для розробки їх систематики з'являється таке:

- таких спроб небагато і вони зумовлені тим, якої з концепцій виду дотримується автор;

- визначення таксономічної ваги (-інформативності) ознак відбувається на підставі порівняння їх мінливості в межах різних таксонів (Терентьев, 1961; Inger, 1972), чи без урахування таких (Matsui, 1986);

- сучасний період характеризується відсутністю будь-якої концепції щодо розуміння зв'язку між найбільш інформативними та діагностичними ознаками;

- використання ознак для встановлення систематичних (-родинних) відношень відбувається в більшості випадків у вільній

формі;

- серед дослідників, які вивчали можливості встановлення таксономічної ваги ознак ропах існує збіг поглядів щодо найбільшого таксономічного значення таких ознак: розвиток складки на передплосні, гребенів на голові, зчленівних горбочків на задніх кінцівках, розмірів задніх кінцівок, розмірів барабанної перетинки (Терентьев, 1961; Inger, 1972; Matsui, 1986).

РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ ТЕОРЕТИЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ РОПУХ ПАЛЕАРКТИКИ.

Головна увага в розділі приділена аналізу дослідження філогенетичних стосунків ропах в обсязі всієї світової фауни, яке було здійснено ще у 1972 році (Blair, 1972).

При аналізі цих матеріалів відмічено, що згідно з сучасними даними уявлення про те, що нижньоміоценові викопні залишки ропах Нового світу є найбільш стародавніми (Tihen, 1972), є сумнівними. Останнім часом встановлена наявність міоценових ропах (ранній - середній - верхній) на території Євразії декількома дослідниками (Range, 1989; Ballon e.a., 1990; Gutieva, 1991 та ін.). Вілья того, виявляється, що ропухи схожі на сучасних африканських *B.regularis*, відомі також з міоцену Марокко (Kurten, 1969; наводиться за Tandy e.a., 1972). Крім цих матеріалів, з'являється додаткова інформація, здобута іншими засобами досліджень. Так, Л.Максон (Maxson, 1981), зробивши порівняльний біохімічний аналіз п'яти видових груп стверджує, що дивергенція групи почалася вже в еоцені.

Існують також певні сумніви щодо коректності використання сучасної різноманітності в Америці родини Leptodactylidae (предки ропах) як доказ виникнення на цьому континенті р.*Bufo*

(звернемо увагу на те, що останні зараз розглядаються в межах окремої родини: Gorham, 1974). По-перше, досить переконливо показано, що різноманітність сучасних таксонів рангу більш як видового пов'язана з екологічною різноманітністю середовища та історичними причинами (Маслов, 1988). По-друге, цікавою і важливою обставиною є те, що представники родини Leptodactylidae зустрічаються також і в Австралії, де ролухи саме відсутні (Gorham, 1974).

Особливо підкреслено існування певним чином парадоксальної ситуації, яка мала місце у дослідженні всього роду (Blair, 1972, 1973, 1976). Вона полягала в тому, що, з одного боку, була наявність великої бази даних в найрізноманітнішій інформації, набутої за допомогою різних засобів досліджень, а з іншого, як зазначено самим автором, неспроможність її застосування для формування чіткої концепції філогенії групи. Найбільш реальними причинами цього могли бути упущення в методологічному підході:

- помилки у доборі ознак, за допомогою яких автори намагалися зв'язувати особлив. ті еволюції групи;
- недоліки у підході до засобів використання цих ознак;
- принципова неможливість розв'язання проблеми за допомогою тих операційних одиниць (зовнішні та внутрішні морфологічні ознаки, каріологічні та біохімічні ознаки, дані гібридизації), якими користувалися дослідники, пояснюючи схему еволюції групи.

В розділі детально розглянуті кожна із можливих причин і показано, що якісний та кількісний склад застосованих ознак не міг бути причиною помилок в формуванні гіпотези виникнення та еволюції роду. Щодо недоліків у підході до засобів їх використання, то показано, що частково вони мали місце у дос-

лідженні В.Блейра: відсутність розмежувань у поняттях "схожість" та "спорідненість", одночасне застосування ознак принципово різного походження (наприклад морфологічних ознак і даних гібридизації) тощо.

Що стосується неможливості розв'язання проблеми еволюції без використання понятійного апарату з головних одиниць, що еволюціують, зазначається, що саме така ситуація була, скоріше за все, головною причиною труднощів, які виникали перед дослідниками. Звертається увага на те, що відповіді на питання щодо "історії еволюції та філогенетичних зв'язків", очікувалися при вивченні дивергенції систем органів (Blair, 1972, p.329).

Таким чином, матеріали розділу докладно з'ясовують стан досліджень еволюції групи і показують, що попередні дослідження особливостей будови різних систем органів сучасних ропух, яким властива певна автономність у їх мінливості, не дали змоги скласти цілісне уявлення про становлення роду в межах палеарктичного регіону.

РОЗДІЛ 5. ДОСЛІДЖЕННЯ МІНЛИВОСТІ ЗОВНІШНІХ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК РОПУХ.

У розділі наведені матеріали аналізу за кількісними і за якісними ознаками. Перший крок полягав у вивченні загальних особливостей прояву кількісних ознак: характеру розподілу, кореляційних зв'язків та зв'язків із статтю. Було встановлено, що більшості ознак властивий їх нормальний розподіл і вони, крім того, мають свою специфіку проявів серед самців і серед самок. Останнє зумовило проведення аналізу окремо за кожною статтю.

Після кореляційного аналізу були відібрані зовнішньоморфо-

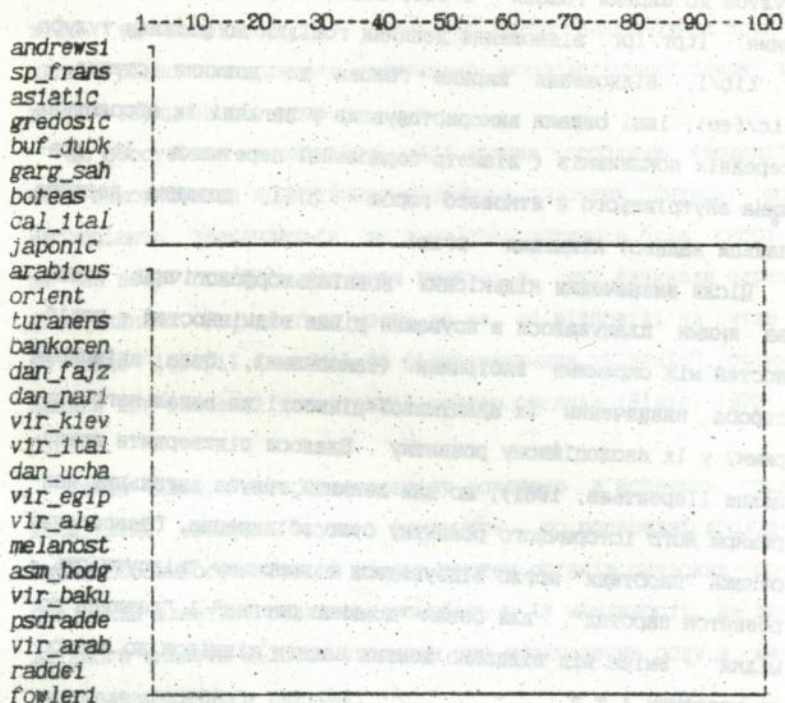
логічні ознаки для розрахунку індексів (відношення довжини тулуба до ширини голови - l/lc , відношення паротид до їх ширини - $ltpr/lpr$, відношення довжини гомілки до довжини тулуба - tib/l , відношення ширини голови до довжини стегна - ltc/fem); інші ознаки використовували у вигляді їх абсолютних середніх показників (діаметр барабанної перетинки - lt , довжина внутрішнього п'яtkового горба - $hill$, довжина першого пальця задньої кінцівки - $prim$).

Після визначення кількісних зовнішньоморфологічних ознак, за якими планувалося в'ясування рівня відмінностей - подібностей між окремими вибірками (таксонами), була здійснена спроба визначення їх адаптивної цінності та загального напрямку у їх еволюційному розвитку. Вдалося підтвердити припущення (Герентьев, 1961), що для довжини тулуба загальним напрямком його історичного розвитку було збільшення. Становлення ознаки "паротиди" могло відбуватися в напрямку "відсутність - розвиток паротид", для ознак "довжина стегна" і "довжина гомілки" - зміна від відносно довгих задніх кінцівок до відносно коротких і т.д.

Аналіз таксономічних відносин здійснено кластерним аналізом та методом головних компонент (Любищев, 1972; Животовский, 1991 та інші).

Дані кластерного аналізу (рис. 1, 2) підтверджують емпіричне припущення, що особливості організації зовнішніх морфологічних ознак самців, на відміну від самок, більш чітко відображають картину таксономічних відношень. В обох випадках виявляється об'єднання одних таксонів у групу сірих ропух, інших - у групу зелених ропух. Іншою особливістю є факт великої подібності у позиціях (росташування в кластерах) багатьох видів, незважаючи на їх стать. Так, на дендрограмах, які відбивають

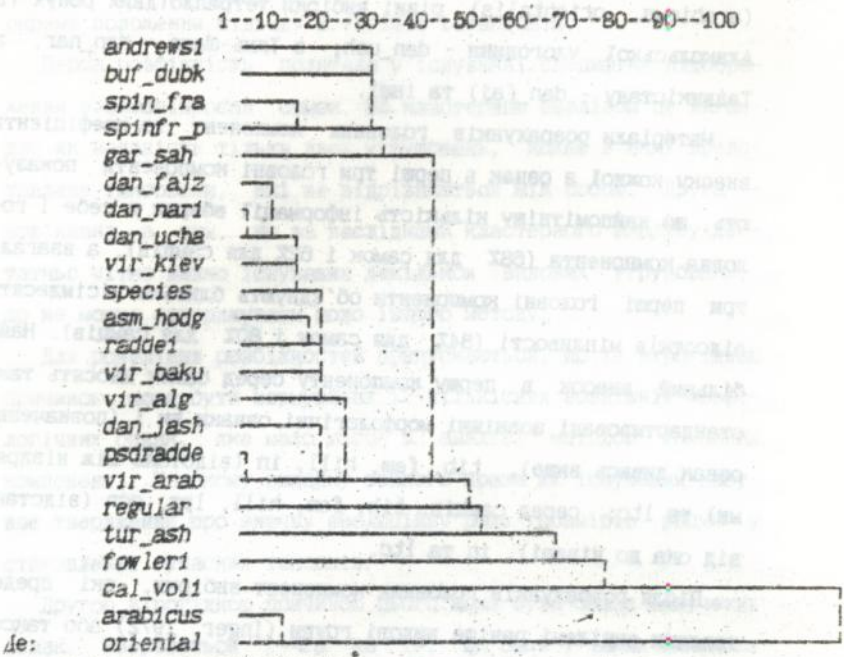
Рис.1 Дендрограма подібностей - відмінностей різних таксонів палеарктичних ропух, побудова за наслідками кластерного аналізу самок.



Де:

- | | | | |
|-----------|---|-----------|----------------------------|
| andrewsi- | B. andrewsi, Китай | bankoren- | B. bankorensis, Тайвань |
| sp_frans- | B. bufo spinosus, Франція | vir_kiev- | B. viridis viridis, Київ |
| asiatic- | B. asiaticus, Китай | vir_ital- | B. viridis viridis, Італія |
| gredosic- | B. bufo gredosicola, Іспанія | vir_egip- | B. viridis, Єгипет |
| buf_dubk- | B. bufo, Україна | vir_alg- | B. viridis ssp., Алжир |
| garg_sah- | B. gargarizans, Сахалін | melanost- | B. melanostictus, Китай |
| boreas- | B. boreas, Північна Америка | vir_baku- | B. viridis, Баку |
| cal_ital- | B. calamita, Італія | raddei- | B. raddei, Забайкалля |
| japonic- | B. japonicus, Японія | fowleri- | B. fowleri, Канада |
| arabicus- | B. arabicus, Єменська Арабська Республіка | | |
| orient- | B. orientalis, Єменська Арабська Республіка | | |
| turanens- | B. viridis turanensis, Південна Туркменія | | |
| dan_fajz- | B. danatensis, Центральний Таджикистан | | |
| dan_nari- | B. danatensis, Тянь-Шань, р. Нарим | | |
| dan_ucha- | B. danatensis, Алакольська улоговина | | |
| asm_hodg- | B. viridis asiomontanus, Зах. Узбекистан | | |
| psdradde- | B. viridis pseudoraddei, Узбекистан, Курамінський хр. | | |
| vir_arab- | B. viridis arabicus, Іран | | |

Рис.2 Дендрограма подібностей - відмінностей різних таксонів палеарктичних ропух, побудова за наслідками кластерного аналізу самців.



- andrewsi- *B.andrewsi*, Китай
- sp_frans- *B.bufo spinosus*, Франція
- vir_kiev- *B.viridis viridis*, Київ
- buf_dubk- *B.bufo*, Україна
- garg_sah- *B.gargarizans*, Сахалін
- vir_baku- *B.viridis*, Баку
- vir_arab- *B.viridis arabicus*, Іран
- raddei - *B.raddei*, Забайкалля
- arabicus- *B.arabicus*, Єменська Арабська Республіка
- orient - *B.orientalis* Єменська Арабська Республіка
- tur_ash - *B.viridis turanensis*, Південна Туркменія
- dan_fajz- *B.danatensis*, Центральний Таджикистан
- dan_nari- *B.danatensis*, Тянь-Шань, р.Нарин
- dan_ucha- *B.danatensis*, Алакольська улоговина
- fowleri - *B.fowleri*, Канада
- asm_hodg- *B.viridis asiomontanus*, Зах.Узбекистан
- psdradde- *B.viridis pseudoraddei*, Узбекистан, Кураміняський хр.
- spinfr_p- *B.bufo spinosus*, Франція-Португалія
- species - *B.species*, південний Таджикистан
- vir_alg - *B.viridis ssp.*, Аджар
- regularis- півд. Єгипет
- cal_voli- *B.calamita*, Україна
- dan_jash- *B.danatensis*, Памір

схему взаємовідношень таксонів, представлених як самцями так і самками, поруч розташовані *B. orientalis* та *B. arabicus* (*arabicus*, *orientalis*), різні вибірки тетраплоїдних ропух (з Алакольської улоговини - *dan_uch*, з Тянь-Шаня - *dan_nag*, з Таджикистану - *dan_faj*) та інші.

Матеріали розрахунків головних компонент та коефіцієнти внеску кожної з ознак в перші три головні компоненти показують, що найпомітнішу кількість інформації вбирає в себе I головна компонента (68% для самок і 62% для самців), а взагалі три перші головні компоненти об'єднують близько вісімдесяти відсотків мінливості (84% для самок і 80% для самців). Найбільший внесок в першу компоненту серед самок вносять такі стандартизовані зовнішні морфологічні ознаки як *l* (позначення ознак дивись вище), *tib*, *fem*, *hill*, *in* (відстань між ніздрями) та *ltc*; серед самців: *tib*, *fem*, *hill*, *lpr*, *osp* (відстань від ока до ніздрі), *in* та *ltc*.

Після розрахунків головних компонент вибірки, які представляли виділені раніше видові групи (Inger, 1972) або таксоми з сумнівним систематичним статусом (наприклад ропухи з півдня Таджикистану), були розташовані у просторі трьох головних компонент.

Порівнюючи наслідки кластерного аналізу та аналізу методом головних компонент відмічаються як подібності в графічних відбиттях схеми взаємовідношень ропух кожним з цих методів, так і розбіжності.

Подібності показують, що схеми міжтаксонних взаємовідношень, побудованих як за однією, так і за протилежною статтю, незважаючи на метод, що використовується, демонструють існування певної схожості у положенні деяких таксонів. Наприклад, звертає на себе увагу постійність відокремлення пари

B. arabicus - *B. orientalis* (особливо підкреслимо чітку відмінність між собою *B. arabicus* та *B. viridis arabicus*), а також окреме положення підвиду *B. viridis turalensis*.

Перша розбіжність полягала у існуванні специфіки відображення взаємовідносин самок. За кластерним аналізом це виглядає як наявність тільки двох угруповань, кожне з яких представлено таксонами, які не відрізняються між собою. Друга пов'язана з тим, що за наслідками кластерного аналізу достатньо чітко видно існування декількох видових угруповань, що не можна стверджувати щодо іншого методу.

Для розуміння розбіжностей припускається, що їх вірогідною причиною може бути нормування 12 кількісних зовнішніх морфологічних ознак, яке мало місце в аналізі методом головних компонент. У такому випадку певного права на існування набуває твердження про значну еволюційну роль розмірів ропух у старовленні сучасних таксонів.

Другою вірогідною причиною цього може бути склад залучених ознак. Звертається увага на те, що саме у таких випадках А. Любишев рекомендував збільшувати кількість ознак, "чтобы дальнейшее вовлечение признаков в дискриминантную функцию почти не влияло на полученное расстояние" між досліджуваними таксонами (Любишев, 1972, с. 64).

У зв'язку з цим, далі проведено детальний аналіз особливостей прояву у палеарктичних ропух якісних ознак. Їх розташування та черговість розгляду здійснювалась залежно від того, якою уявляється їх таксономічна вага. Визначення останньої встановлювалося залежно від її мінливості: ознака вважалася більш таксономічно вагомою, якщо у неї порівняно з іншими було менше різних станів (табл. 1).

Була зроблена спроба визначення адаптивної цінності якіс-

Табл. 1. Кількість станів якісних ознак у ропах, залучених до аналізу.

Якісні ознаки	: Кількість станів ознак
Нааявність барабанної перетинки*	2
Нааявність паротид**	2
Кісткові гребені**	3
Складка на передплосні**	3
Малюнок на череві**	3
Горбкуватість тіла**	5
Світла смуга на верхній частині тіла**	5
Малюнок на передплеччі**	5
Малюнок на гоміліці**	5
Форма паротид**	9
Малюнок на спині**	12
Зчленівні горбки**	13

* - мінливість цієї ознаки в межах "відсутня" та "е"; в останньому випадку мінливість вимірюється цифровими показниками;

** - мінливість цієї ознаки в межах "відсутня" та "е"; в останньому випадку виділено кілька станів

*** - мінливість цієї ознаки в межах "відсутня" та "е"; в останньому випадку мінливість вимірюється цифровими показниками або розглядається як окрема ознака "форма паротид".

них ознак. Показано, що у більшості випадків зробити будь-який певний висновок в цьому відношенні на даному рівні знань не є можливим.

Аналіз мінливості зовнішніх якісних морфологічних ознак

показав, що серед них практично не знайдено ні жодної унікальної, тобто такої, яка була б характерною тільки для одного якогось палеарктичного виду. Особливо підкреслено той факт, що більшість проаналізованих ознак є діагностичними. Судячи з наявного матеріалу кожен вид відрізняється від інших, як правило, специфічною комбінацією ознак, які для більшості палеарктичних ропох являють собою один і той же набір ("ефект калейдоскопа").

Таким чином, матеріали цієї частини дослідження дозволили з'ясувати характер мінливості зовнішньоморфологічних ознак ропох, розповсюджених у межах палеарктичного регіону і показати, що ці амфібії є неоднорідною групою, в якій певні види стоять ближче один до одного за сукупністю зовнішніх характеристик, ніж інші. Така специфіка проявів ознак лежить в основі особливостей формування таксономічних взаємовідносин у межах самого роду і вказує на реальність існування серед ропох Палеарктики двох головних видових комплексів, межі яких в основному збігаються з використовуваними в практичній роботі систематиками *Bufo vi vis complex* та *Bufo bufo complex* (Inger, 1972; Писанец, Щербак, 1979; Matsui, 1986 та ін.)

РОЗДІЛ 6. ДОСЛІДЖЕННЯ МІНЛИВОСТІ КАРІОТИПІВ.

У розділі показано, що морфологічні засоби досліджень, даючи цілком можливість побудувати певну систему таксономічних відношень, у ряді випадків залишають відкритими ряд питань систематики та еволюції групи. У зв'язку з цим для їх розв'язання були залучені каріологічні методи.

На підставі аналізу власних матеріалів з хромосомних наборів палеарктичних ропох і даних інших дослідників, у мінливості каріотипів визначаються дві головні риси: а) переважання

22-хромосомної формули; б) постійність двох за розмірами хромосомних груп (шість пар великих гомологів та п'ять малих). Показано, що ці риси хромосомних наборів є первинними. Останнє також підтверджується дослідженнями будови каріотипів тетраплоїдів, хромосомний набір яких поділяється (залежно від розмірів), також на дві групи: 6 четвірок великих гомологів та 5 малих. Фактично це також відповідає уявленням деяких авторів (Wu Min, Zhao Yajiang, 1987), які 44-хромосомний набір західнокитайських зелених ропух уявляють у вигляді 12 пар великих і 10 пар малих гомологів.

В розділі обґрунтовується, що для хромосомних наборів ропух досліджуваного регіону властиві два напрямки мінливості: кількісний та якісний. Перший пов'язаний з проявом різної кількості хромосом в каріотипах, а другий з відмінностями в розмірах/морфології хромосом та в наявності і розташуванні вторинної перетяжки. Наводиться порівняльна характеристика кожного з типів мінливості каріотипів.

Особливу увагу приділено використанню сучасних матеріалів з будови хромосомних наборів для вирішення проблеми походження авіатських поліплоїдних ропух. Ця спроба базувалась на дослідженні рівня ідентичності гомологічних хромосом (Писанец, 1991). Морфометрія хромосом та статистична обробка даних показала, що в групах гомологів дійсно існують деякі відмінності щодо відносної довжини та плечевого індексу, що може бути наслідком алополіплоїдного походження тетраплоїдів, але існуючі відмінності недостовірні (за винятком першої та четвертої хромосоми серед гомологів дев'ятої групи; $t=2.40$, $p>0.05$).

Здійснено докладне дослідження особливостей мінливості кількості та розташування вторинних перетяжок у ди- та тет-

рапаллоїдних середньоазіатських зелених ропух. Показано, що зелені 22-хромосомні ропухи з цього регіону мають вторинні перетяжки на обох гомологах шостої пари хромосом, а 44-хромосомні ропухи - тільки на двох з чотирьох хромосом шостої групи гомологів. Враховуючи ці факти, а також матеріали вивчення мейозу тетраплоїдів, які показали утворення в основному бівалентів, зроблено висновок про гібридне походження поліплоїдних ропух. Одним з батьківських видів, який брав участь у походженні тетраплоїдних ропух, була форма зеленої ропухи з Середньої Азії, яка характеризувалася наявністю вторинної перетяжки на обох гомологах шостої пари хромосом, а інший батьківський вид мав каріотип без таких перетяжок. Висновки щодо алополіплоїдного походження 44-хромосомних азіатських ропух також базуються на електрофоретичному дослідженні цих амфібій (Межжерин, Писанец, 1990).

Таким чином, матеріали розділу демонструють, що всім каріотипам ропух Палеарктики властива деяка мінливість морфології хромосом, але це не впливає на їх загальний тип, який складається тільки з мета- та субметацентриків. Встановлені морфологічні відмінності між хромосомними наборами не пов'язані з відмінностями таксономічними. Поперечне-смугасте забарвлення хромосом, даючи специфічне розташування С-смуг, в цілому має слабку таксономічну цінність.

Схожість типу будови каріотипу більшості палеарктичних ропух (переважність 22-хромосомного набору, наявність двох за розмірами груп хромосом, тільки мета- або субметацентрична морфологія хромосом, тощо) може свідчити про єдине походження цієї групи та вказує на те, що морфологічна мінливість хромосом, скоріше за все, безпосередньо не відбиває адаптивну еволюцію цих безхвостих амфібій.

РОЗДІЛ 7. АНАЛІЗ НАСЛІДКІВ ГІБРИДИЗАЦІЇ ПАЛЕАРКТИЧНИХ РОПУХ

Розділ починається з вказівки на існування проблеми, яка полягає в тому, що, з одного боку, мінливість зовнішньоморфологічних ознак ропух досить чітко відбивається в існуванні різних рівнів таксономічних відмінностей (підвид - вид - видова група) і, з іншого, - мінливість морфології хромосом не пов'язана з існуванням таких таксономічних градацій. Спроба розв'язання цієї проблеми здійснено за допомогою штучного поєднання різних геномів (скрещування), на кожному з цих трьох таксономічних рівнів.

Запліднення ікри та вихід пуголовків, на відміну від інших характеристик наслідків скрещувань, є одним з найбільш вагомих показників, який відбиває рівень генетичної спорідненості представників порівнюваних таксонів, так як він менше за все залежить від факторів навколишнього середовища. Разом з цим в'ясовано, що контрольним скрещуванням ропух різних таксонів властива широка мінливість, а прояву цієї ознаки характеризується деяким відхиленням від нормального розподілу і зміщенням у бік своїх максимальних значень. Причинами мінливості цього показника, скоріше за все, може бути ібридна депресія і індивідуальні особливості (не виключено існування інших факторів).

Особливу увагу звертається на те, що для ряду характеристик водного етапу онтогенезу в гібридних скрещуваннях властиві два протилежні явища: збільшення (гетерозис) або зменшення показників відносно контролю. У різних теоретичних розробках, включаючи формування біологічної концепції виду, використовували, як правило, тільки останній аспект сукупного функціо-

вання двох батьківських генотипів (головне значення надавалось повній неможливості роботи об'єднаного геному нащадків). Разом з цим, не виключено, що певне значення в еволюції ропух мали також і гетерозисні ефекти.

Показано, що серед палеарктичних ропух існує різний рівень генетичної сумісності між таксонами і це відбивається у наявності гібридної стерильності і гібридної нежиттєздатності нащадків першого покоління. Останнє у більшості випадків говорить про систематичну причетність до різних видових комплексів. Разом з тим, враховуючи той факт, що деякі дослідники одержували незначну кількість нащадків у схрещуваннях сірих та зелених ропух (Кавашіга е.а., 1980), визнається, що прояв обох ступенів певною мірою залежить від статі тварин, що схрещуються та їх географічного походження. Підкреслено, що у випадку підтвердження гібридної стерильності нащадків першого покоління в схрещуванні представників номінативного підвиду *B. viridis* з ропухами підвиду *B. viridis turanensis*, таксономічний ранг останніх відповідно до біологічної концепції виду необхідно підвищити.

Розглянуто використання даних схрещувань для розв'язання деяких суперечливих питань систематики і, зокрема, ситуація навколо кавказьких сірих ропух (Орлова, Туниев, 1989; Прялкина, 1989). Відмічається, що гібриди першого покоління між європейськими та кавказькими сірими ропухами зберігають нормальну життєздатність у віці 2.5 - 3 роки. Самець (гібрид першого покоління в схрещуванні сірих ропух Європи з сірими ропухами Кавказу), досяг за зовнішніми ознаками статевозрілості у віці 2.5 років. Разом з цим, виявлені факти гібридної стерильності нащадків цього схрещування у бекроссах, з позиції біологічної концепції виду свідчать про видовий рівень

відмінностей ропух з цих регіонів. Одночасно звертається увага на те, що встановлена серед хребетних позитивна кореляція гетерозису з філогенетичною спорідненістю (Никитина, 1973; Мейер, 1986), проявляється не у всіх групах ропух. Наявність такого явища в скрещуваннях трьох окремих таксонів сірих ропух в Європи, Кавказу та Далекого Сходу (*bufo*, *verrucosissimus* та *gargarizans*) може свідчити про певний рівень схожості в їх геномах, незважаючи на їх видову самостійність.

Окремо розглянуто особливості прояву гібридних генотипів на початкових етапах онтогенезу. Показано, що для генних систем, що контролюють певні стадії пуголовків, властиві досить вузькі рамки реалізації. Морфологічно це виявляється в наявності тільки одного типу ротового апарату (роговий дзьоб, повний та переривчастий ряд губних зубців зверху дзьоба, три таких повних ряди знизу).

Зовнішні морфологічні ознаки пуголовків, які відносяться до різних видів та видових груп, мало відрізняються один від одного (включаючи пуголовків ропух двох вибірок Західного Паміру). На протилежність цьому існує чітка відмінність (за двома з трьох ознак) пуголовків зелених ропух різних гібридних комбінацій від своїх контрольних скрещувань. Нашадки скрещування сірих європейських та сірих кавказьких ропух відрізняються за 2 з 3 проаналізованих ознак. Відмінності гібридних пуголовків з реципрокних комбінацій не достовірні.

Таким чином, матеріали розділу показують, що особливості сумісного прояву генотипів представників різних таксонів ропух при їх штучному об'єднанні шляхом гібридизації, в головному відповідають біологічній концепції виду і збігаються з ієрархічним принципом систематики. Специфіка реалізації гено-

мів нападків з різним рівнем гібридності показує, що вона у більшості випадків збігається з таксономічними взаємовідносинами ропок, побудованими саме на підставі мінливості їх зовнішньої морфології. Разом з цим, у існуванні такої ситуації є винятки: у деяких випадках зовнішня морфологія може не відбивати суттєвий рівень відмінностей між ропами різних регіонів. Останній виявляється в наслідках схрещувань південно-таджицьких диплоїдних зелених ропок з представниками цього комплексу з інших регіонів і свідчить про видовий ранг відмінностей перших.

РОЗДІЛ 8. ІМОВІРНІ ШЛЯХИ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ЗНАЧЕННЯ ГІБРИДИЗАЦІЇ І ПОЛІПЛОЇДІЇ В ФІЛОГЕНІЇ ПАЛЕАРКТИЧНИХ РОПУХ.

У розділі показано, що формування більшості таксонів палеарктичних ропок скоріше за все мало поступовий характер. Не виключено, що цей процес був пов'язаний з аддитивною (підсумовуючою) та комбінативною дією генів. З часом почали мати місце і раптові способи видоутворення, в основі яких були зміни в будові каріотипів. Частина таких змін була пов'язана з суто цитологічними механізмами (злиття окремих пар хромосом), інші - з явищем гібридації, що привело до виникнення поліплоїдів. Розглянуті різні аспекти переваг, які можуть супроводжувати два способи виникнення поліплоїдних видів (авто- чи алополіплоїдія). Доведено, що теоретично гібридний спосіб виникнення тетраплоїдних ропок є за своїми суттєвими особливостями більш "вигідним" для еволюції. Наведені факти, які підтверджують, що явище гібридації мало місце не тільки на минулих етапах становлення таксонів ропок, але також власне і сучасному періоду існування групи (Weiss, Ziemann, 1958-1959; Flindt, Nemmer, 1967; Писанец, 1978; Nemmer,

Вогте, 1974; Stromberg, Schlyter, 1988; Писанец, 1991; Межжерин, Писанец, 1991; та ін.).

Наслідки роботи показали, що час виникнення гібридогенного способу утворення деяких сучасних таксонів став можливим на останніх етапах історичного розвитку цих амфібій і таким шлях еволюції відбувався (відбувається?) у межах сформованих раніше видових угруповань (видових комплексів).

Особливу увагу звернено на такі важливі обставини.

а) діагностика більшості видів ропух, незважаючи на явну еволюційну генеральну стратегію пристосування, базується на ознаках, адаптивний характер яких досить сумнівний (Ванников и др., 1977; Писанец, 1978; Писанец, Шербак, 1979; Орлова и др., 1989 та ін.).

б) в таких ознаках існує явна паралельна мінливість (Mertens, 1971; Inger, 1972; Ванников и др., 1977 та ін.).

Виходячи з цього обгрунтовується припущення, що становлення в процесі еволюції видових та підвидових форм не було визначено формуванням саме діагностичних ознак. Тобто, проблема пов'язується із з'ясуванням таких провідних характеристик, які не тільки відбивали б специфіку виду, але також мали б адаптаційний характер.

У розділі показано, що існує досить чітка закономірність у значно більшій смертності на початку онтогенезу (Kodel, 1975; Smith, 1980; Кузьмин, 1988; Сурова, Северцов, 1988 та ін.). Ці дані говорять про те, що ознаки, які формуються на самому початку онтогенезу, мають найбільш важливе значення "...так как их изменения ведут к слишком серьезным последствиям..." (Нейфак, 1986, с.9). В зв'язку з цим докладно проаналізовано ту частину генотипу ропух, яка першою зумовлює особливості "потрапляння" нової генерації в свої навколишні умови існу-

вання: розглянута дія генів, які у ропух контролюють особливості нересту (час року, як довго продовжується період парування, яка частина популяції бере участь у розмноженні тощо).

З'ясовано, що залежно від тривалості часу відкладення ікри ропухи формують дві групи (рис. 3), які збігаються з видовими комплексами, виділеними на підставі вивчення зовнішньоморфологічних ознак. Для представників *B. bufo* complex властивий короткий період розмноження (приблизно 7 - 15 днів), для *B. viridis* complex властивий довгий період нересту - біля 30 - 50 днів.

Наводиться характеристика експериментів спрямованих на вивчення інших особливостей нересту цих амфібій. При в'ясуванні значення впливу факторів зовнішнього середовища на нерест ропух було встановлено, що одні з них стимулюють відкладення ікри (введення гіпофізарної суспензії або хоріогоніну), а інші - гальмують (видобуття з водойм та утримання в полотняних мішках при низкій температурі тощо). Матеріали дослідження показали, що відносно факторів стимулювання нересту усі ропухи складають більш - менш однорідну групу. З іншого боку, специфіка реагування на фактори, що гальмують відкладення ікри також підтвердила існування групи сірих ропух та групи зелених ропух.

Наявність раніше наведених матеріалів дозволила сформувати загальну картину еволюції деяких груп цих амфібій в межах Палеарктики.

Так, враховуючи, що останні дані щодо найстаріших палеарктичних ропух, як уже вказувалося, припадають на міоценовий період, припускається, що з того часу, коли першими ропухами було заселено палеарктичний регіон, їх існування відбувалося в умовах помірного клімату, загальний напрямок якого характе-

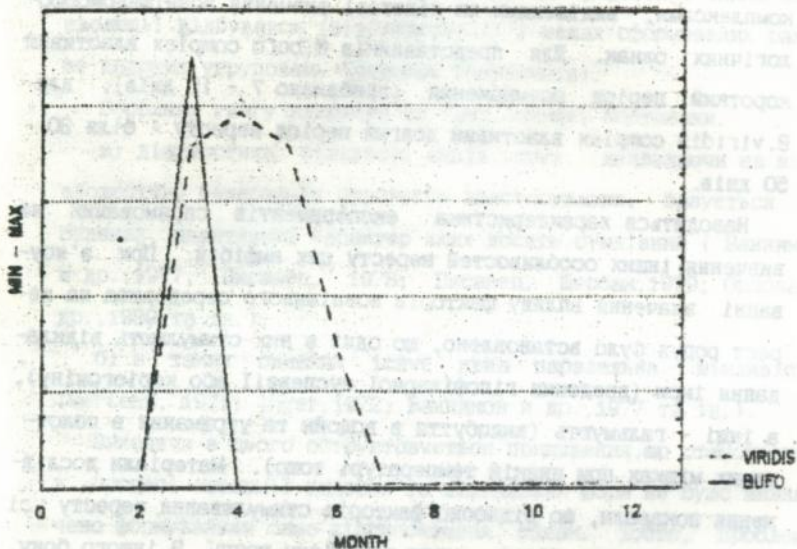


Рис.3 Наявність на місяцях нересту представників Bufo viridis complex (VIRIDIS) та Bufo bufo complex (BUFO) у різні місяці (MONTH) року.

ризувався зниженням температури, посиленням континентальності та аридності (Немков и др., 1986). За таких умов дія будь-якого екстремального фактора в сезон розмноження (наприклад висихання водойм тощо), винищувала одночасно всю нову генерацію. І якщо навіть пізніше з'являлися відповідні умови для нересту, то в тих популяціях, для яких був властивий короткий період нересту, вже не було самок, здатних у цьому сезоні до відкладання ікри.

Звертається увага на те, що будь-який етап онтогенезу базується і спрямовується наслідками взаємодії з попередньою частиною генотипу (Шішкин, 1987). Можливо, що мінливість генів, від якої залежало скорочення часу метаморфозу вже визначалася функціонуванням локусів, які контролювали останні етапи формування ооцитів і можливо також тих, які зумовлювали нерест.

Таким чином, перевагу почали мати ті популяції/види, генотип яких дозволяв їм розтягувати тривалість розмноження та зменшувати час метаморфозу. Це зберігало нову генерацію навіть після того, коли гинула ікра чи пуголовки на початку/середині часу розмноження, оскільки в цих популяціях існував "запас" таких особин, які на час загибелі ікри/пуголовок ще не починали розмноження. У цьому напрямку пішло зайняття певних біотопів гідкою групи зелених ропух. Не виключено, що це супроводжувалося процесами, які остаточно визначили поетапне (в межах популяції) закінчення формування яйцеклітин (нерест). Значна кількість таких генів збільшила комбінативну мінливість, що відбилася на високому рівні гетерозиготності цих популяцій.

По іншому напрямку пішло (продовжувалося ?) зайняття інших

біотопів групами, що вретті-решт привело до формування сучасних ареалів сірих ропух. Міндивість їх генотипів була пов'язана із збільшенням здатності до швидкого нересту усієї популяції - за даною ознакою збільшувався рівень гомозиготності. Цьому могла сприяти незначна (одина?) кількість регуляторних генів, яка визначала закінчення формування ікри (нерест). Наслідком цього було надання можливості молодим особинам підготуватися до зимівки в умовах короткого сезону активності.

Припускаючи такі перші кроки розповсюдження у відповідних біотопах представників двох головних гілок палеарктичних ропух підкреслено, що формування сучасних ареалів відбувалося пізніше і в цьому було задіяно багато різних факторів, серед яких головними були, скоріше за все, процеси гороутворення та дія льодовика. Сучасні ареали більшості видів палеарктичних ропух (у першу чергу помірної зони), були сформовані після закінчення дії останнього з них.

Разом з цим зазначається, що запропонована схема, яка побудована на адаптації до фізико-географічних умов навколишнього середовища за допомогою рівної тривалості нересту, потребує деяких коментарів. Це пов'язано з випадками сучасного симпатричного (у географічному розумінні) розповсюдження окремих представників сірих і зелених ропух (наприклад в деяких місцях Західної Європи та Північної Африки). У розділі детально розглянуто всі такі випадки під кутом зору гіпотези, яка пропонується.

РОЗДІЛ 9. СИСТЕМАТИЧНИЙ СПИСОК ПАЛЕАРКТИЧНИХ РОПУХ.

У розділі обґрунтовується видова самостійність ропух, розповсюджених на південному заході Таджикистану

(*B. shaartusiensis* sp. nov.). Підкреслюється, що певна умовність південних кордонів Палеарктики, а також обмеженість інформації про розповсюдження тут деяких таксонів, може бути причиною того, що майбутні спеціальні дослідження ареалів ропух внесуть деякі корективи до цього списку. У цьому розділі дається повидовий опис ропух Палеарктики та наводиться їх систематичний список.

Bufo viridis complex

- B. arabicus* Heiden, 1827
- B. orientalis* Werner, 1895
- B. dodsoni* Boulenger, 1895
- B. dhufarensis* Parker, 1931

- B. viridis viridis* Laurenti, 1768
- B. viridis turanensis* Hemmer, Schmidtler, Bohme, 1978
- B. viridis asiomontanus* Pisanetz, Scherbak, 1989
- B. viridis kermanensis* Eiselt, Schmidtler, 1971
- B. viridis oblongus* Nikolski, 1895
- B. viridis pseudoraddei* Mertens, 1971
- B. viridis arabicus* (not Heyden, 1827), sensu Flindt, Hemmer, 1968
- B. viridis nouetti* Mocquard, 1910
- B. viridis zugmayeri* Eiselt, Schmidler, 1973
- B. viridis* ssp. (північний схід Африки)
- B. shaartusiensis* sp. nov.
- B. kevirnensis* Andren, Nilson, 1979
- B. latastei* Boulenger, 1882
- B. surdus surdus* Boulenger, 1891
- B. surdus annulatus* Schmidtler, Schmidtler, 1969
- B. surdus luristanicus* Schmidt, 1952

B. bronngersmai Hoogmoud, 1972

B. mauritanicus Schlegel, 1841

B. calamita Laurenti, 1768

B. danatensis Pisanetz, 1978

B. raddei Strauch, 1876*

Bufo bufo complex

B. bufo bufo (Linne, 1758)

B. bufo spinosus Daudin, 1803

B. bufo gredosicola Muller, Hellmich, 1935

B. verrucosissimus verrucosissimus (Pallas, 1811)**

B. verrucosissimus circassicus Orlova, Tuniev, 1989

B. verrucosissimus turowi Krasovsky, 1932

B. japonicus japonicus Schlegel, 1838

B. japonicus torrenticola Matsui, 1976

B. japonicus miyaonis Okada, 1931

B. japonicus jakushimensis Okada, 1927

B. smithi Stejneger, 1907

B. bankorensis Barbour, 1908

B. minshanicus Stejneger, 1926

B. gargarizans gargarizans Cantor, 1842

B. gargarizans popei Matsui, 1986

B. adrewsi Schmidt, 1925

B. stejnegeri Schmidt, 1931**

B. tibetanus Zarevsky, 1926**

B. tuberculatus Zarevsky, 1926**

"*Bufo mixed complex*" ****

B. stomaticus Lutken, 1863

B. olivaceus Blanford, 1874

B. melanostictus Schneider, 1799

B. regularis Reuss, 1834

B. vittatus Boulenger, 1905

* - причетність до комплексу потребує уточнення

** - валідність та таксономічний статус потребує уточнення

*** - політиповість потребує уточнення

**** - умовне об'єднання, таксони входять до непалеарктичних
видових комплексів

ЗАКЛЮЧЕННЯ.

У цьому розділі сформовані уявлення про головні риси становлення р. *Bufo* Палеарктики. Показано, що обмеження значної частини матеріалу тільки Палеарктичним регіоном, не дозволяє з повною відповідальністю говорити про конкретні шляхи потрапляння до нього ропух, але можна вказати, що тут було два головних центри формування: східний, який дав головних представників *Bufo bufo complex* і південно-західний, який дав *Bufo viridis complex*. Також не виключено, що в західному напрямі (Західна Європа - Північна Африка), існував ще один (другорядний ?) центр, виникнення якого скоріше за все відбувалося відносно двох перших пізніше, а його своєрідність полягає в сучасному співіснуванні тут як сірих, так і зелених ропух.

Певна схожість ознак у ропух не- і палеарктичного регіонів (включаючи особливості екології розмноження) дозволяє говорити про те, що виникнення цих ознак могло відбуватися і за ме-

жами Палеарктики, але свого адаптивного значення вони, скоріше за все набули у ропах даного регіону. Головні етапи становлення перших (сучасних) представників р. Bufo в Палеарктиці, пов'язані із зайняттям ними двох головних типів екосистем: відкритих просторів і лісів. Провідними адаптаціями, які дозволили їм зробити перші кроки до проникнення (існування) в такі біотопи, були ознаки, які характеризували специфіку їх розмноження і перші етапи онтогенезу. Фізично це відбувалося найімовірніше на східних (орієнтовно територія Китаю) та західних (орієнтовно територія Південно-Західної Азії - Близького Сходу) частинах Палеарктики, а носіями їх були 22-хромосомні ропухи. Не виключено, що видовий склад ропах в цих центрах уже на цей час був неоднорідним і серед головної маси сірих ропах на сході були деякі представники і зелених ропах (наприклад предки *B. raddei*), а на заході серед зелених, - і сірі (предки *B. bufo*).

Наступні часи істотно не змінили східне і західне орієнтування головних видових комплексів, але значні корективи були внесені в четвертинному періоді і пов'язані вони з дією льодовика, який скоріше за все декілька разів відтісняв на південь теплолюбивих зелених ропах. Його останнє відходження на північ "потягло" за собою передусім холодостійких сірих ропах і дозволило їм колонізувати такі великі острівні масиви як Англія і Сахалін, а морські протоки, що виникли, не пустили туди зелених ропах, які "підійшли" пізніше (в Англії відсутня зелена ропуха, на Сахаліні - монгольська; обидва види розповсюджені на сусідніх з островами частинах материка). Існування в Англії очеретяних ропах може бути пояснено тим, що зоною рефугіума для них була територія Іберійського півострівця; у зв'язку з близьким його розташуванням з Англією, це дало змо-

гу очеретяним ропухам майже зразу після відступу льодовика перейти на цей острів.

Четвертинне похолодання і гороутворні процеси в різних частинах Палеарктики і особливо в Середній Азії, Казахстані, Західному Китаї, були головними причинами змін та розповсюдження тут різних видів (підвидів) ропах, що привело до контактування їх ареалів і можливої гібридизації. Не виключено, що на цей період можливості 22-хромосомного набору окремих видів за достатньо довгий час еволюції цієї групи були якоюсь мірою "вичерпані". Це відбилося на тому, що адаптаційна мінливість ропах на базі нових каріотипічних форм ($2n=20$, $4n=40$, $4n=44$) виявилася більш ефективною, що закріпило їх носіїв у тих біотопах, де вони зустрічаються і сьогодні.

ВИСНОВКИ

I. Під *Bufo* в Палеарктиці представлений 43 таксонами видового або підвидового рівня і складається з двох головних видових комплексів - сірих ропах та зелених ропах (*Bufo bufo* complex та *Bufo viridis* complex), які відрізняються за мінливістю зовнішньоморфологічних ознак та особливостями екології. Серед цих видових комплексів існують, в свою чергу, більш близькі систематичні взаємовідносини між одними таксонами, порівняно з іншими. Два види і один підвид описані нами як нові для науки.

II. Перші етапи онтогенезу ропах обох видових комплексів знаходяться під найбільшим тиском з боку природного добору і їх певні характеристики (швидкість досягнення ембріонами здатності до активного пересування, час проходження метаморфозу) відзначаються явно адаптаційними рисами. Деякі з пов'я-

заних з ними ознак, і особливо час появи нових генерацій, чітко відрізняються у головних представників обох видових комплексів, що дає право говорити, що саме вони супроводжували їх формування. На основі зміни в будові цієї частини геному відбувалася, найімовірніше, мінливість інших ознак.

Враховуючи з одного боку, наявність тих фактів, що предки *Bufo* могли виникнути за межами Палеарктики, а з іншого, існування там груп ропах, для яких також властиві відмінності у часі та тривалості нересту, можна говорити, що і виникнення цих ознак (= видових комплексів), відбувалося за межами Палеарктики. Разом з цим, цілком вірогідно, що такі риси не мали в тих регіонах подібного великого адаптаційного значення, а набули його тільки після потрапляння предків цих ропах до Палеарктики.

III. Факти специфіки розповсюдження головних представників та особливостей їх екології відбивають реальність існування цих головних підрозділів, виділених на підставі вивчення зовнішньоморфологічних ознак (ропухи *B. viridis* complex - види в основному "відкритих та гірських" просторів, ропухи *B. bufo* complex - види в основному "лісових" (та "гірських"?) просторів; для *B. viridis* complex - властивий, як правило, довгий час нересту, для *B. bufo* complex - короткий час нересту).

IV. Порівняння рівнів мінливості, з одного боку, зовнішньоморфологічних ознак палеарктичних ропах, а з іншого - їх каріотипів, показує, що для останніх властива значно менша різноманітність проявів. Враховуючи надавичайно широке розповсюдження ропах, можна стверджувати, що мінливість хромосомних наборів не була прямо пов'язана з формуванням головних таксо-

нів та зайняття ними своїх біотопів.

У. Переважання 22-хромосомної форми каріотипу не тільки серед ропух Палеарктики, а і в межах усього роду, дозволяє визнати, що усі інші каріотипи (20-, 40- і 44-хромосомні) походять від перших і виникли на пізніших етапах еволюції. Не виключено, що в процесі становлення групи мінливість її представників почала обмежуватися відносною стабільністю каріотипів (інваріантність кількості та морфології хромосом) і її збільшення (включаючи збільшення гетерозиготності), стало можливим при змінах у хромосомних наборах.

VI. Вищенаведені факти дозволяють стверджувати, що в історії становлення палеарктичних ропух існувало кілька етапів мінливості їх хромосомних наборів:

а) перший етап був пов'язаний з колонізацією ширми амфібійми більшості території палеарктичного регіону; для нього було властиве зайняття біотопів ропухами, мінливість яких відбувалася в межах 22-хромосомного набору;

б) другий етап був пов'язаний з кількісною мінливістю каріотипу за рахунок транслокації, що привело до появи 20-хромосомного набору; не виключено, що це було новою базою для мінливості генних систем ропух і привело до утворення певної кількості африканських видів *B. regularis complex*'а.

в) третій етап був зумовлений появою у ропух поліплоїдних наборів ($4n=40$, $4n=44$); це стадо причиною нових змін в геномах ропух і виникненням нових поліплоїдних видів.

VII. Сучасні каріологічні дані вказують на гібридизацію як

на найбільш реальний шлях виникнення поліплоїдних ропух. Одним батьківським видом були зелені ропухи, які характеризувалися наявністю супутничних хромосом на найдовшому плечі 6-ої пари хромосом, у другого батьківського виду така особливість каріотипу була відсутня. Дуже вірогідно, що тетраплоїдні *B. danatensis* є групою з декількох 44-хромосомних гібридного походження видів і у їх виникненні брали участь різні батьківські види. На останнє вказують матеріали електрофоретичних досліджень азіатських поліплоїдних ропух з різних частин їх ареалу. Разом з цим, виключно широке розповсюдження цих амфібій і обмеженість інформації про тетраплоїдних *Bufo* з інших частин ареалу не виключають можливостей і інших способів у їх виникненні.

VIII. Повна або майже повна відсутність унікальних зовнішньоморфологічних ознак серед палеарктичних ропух, а також нормальний характер розподілу цих ознак дозволяє припустити поступовий характер утворення більшості існуючих систематичних одиниць (виключаючи випадки з поліплоїдними та 20-хромосомними видами), у якому переважали процеси комбінативної мінливості.

IX. Для палеарктичних ропух властиве існування різного рівня відмінностей між таксонами, що відбивається у наявності двох ступенів генетичної сумісності: гібридної стерильності і гібридної нежиттєздатності нащадків першого покоління. Особливості прояву обох ступенів значною мірою залежать від статі тварин, що схрещуються, та їх географічного походження; у більшості це відбиває їх сучасні систематичні взаємовідносини. У випадку підтвердження гібридної стерильності нащадків

першого покоління в схрещуванні представників номінативної форми *B. viridis* з ропухами піввиду *B. viridis turanensis* таксономічний ранг останніх згідно з біологічною концепцією виду необхідно підвищити.

X. Поряд з проявами ізолюючих механізмів, виявлено існування і іншого протилежного явища - збільшення показників життєдатності гібридних організмів на окремих етапах онтогенезу. Не виключено, що такі гетерозисні явища відігравали певну роль в еволюції ропух і у минулому давали можливість для "розповсюдження" схожих ознак серед різних видів з близькими генотипами. Таким чином, існування певної єдності між різними представниками в кожному з видових комплексів може бути наслідком не тільки спільних предків, але й виникнути за рахунок більш пізніх явищ гібридизації.

XI. Порівняння систематичної причетності та розповсюдження ропух у різних палеарктичних регіонах показує, що в східній Палеарктиці переважають представники комплексу сірих ропух, а південно-західна Палеарктика пов'язана з існуванням тут більшої частини відомих на цей час видів зелених ропух.

Головні публікації по темі дослідження.

Писанец Е.М. Матеріали к внутривидовой структуре зеленой жабы (*Bufo viridis* Amphibia) фауны СССР //Терпетологический сборник. - Тр. Зоологического Ин-та АН СССР, т.74. - Ленинград. - 1977. - С.104 - 114

Межжерин С.В., Писанец Е.М. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amphibia: Bufonidae) Средней Азии. Биохимический полиморфизм и сравнение уровней гетерозиготности диплоидных видов с тетраплоидными // Общая генетика. -1995. -№1, том31. -С.43

Писанец Е.М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp.n. из Туркмении // Докл. АН УССР, сер. В, геол., хим., биол. наук. No 3. - 1978 а. - С.280 - 284.

Писанец Е.М. Полиплоидия и отклонения в морфологии гонад у тетраплоидных жаб *Bufo danatensis* (Amphibia: Anura: Bufonidae) // Цитология и генетика. -1992. Т.26, N 6. -с.35 - 40.

Pisanets E.M. Evidence of hybridization between di- and tetraploid toads (*Bufo viridis*-complex) from Eurasia // Proc. Sixth. Ord. Meet. S.E.N., Budapest 1991. - Budapest. - 1992. - P.1 - 4.

Писанец Е.М. Новые данные по кариологии *Bufo viridis*-complex (Amphibia, Bufonidae) и вопросы происхождения азиатских тетраплоидных жаб // Герпетологические исследования. Вып. 1. - Ленинград.- изд. "Лисс". - 1991. - С. 41 - 50.

Писанец Е.М. Основные направления в исследовании р.*Bufo* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. - Киев. -1989. -С.45 - 72.

Писанец Е.М., Щербак Н.Н. Систематика зеленых жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР // Вестник зоологии, Киев. - 1979. - С.11 - 16.

Межжерин С.В., Писанец Е.М. Генетическая структура и происхождение азиатских полиплоидных жаб // Докл. АН УССР, сер. В., физ.-мат. и техн. науки. - Киев. - 1990. - С.71 - 73.

Межжерин С.В., Писанец Е.М. Генетическая дивергенция представителей комплекса зеленых жаб *Bufo viridis* complex фауны СССР // Докл. АН СССР, т. 317, No 1. - 1991. - С.222 - 226.

Borkin L.J., Zaune I.A., Pisanetz E.M., Rozanov Y.M.
Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group //
Stud. Herpet.: Proc. Europ. Herpet. Meet. Prague: Charles Univ.
-Prague, 1986. -P.137 - 142.

Писанец Е.М. Различия в кладке икры зеленой и данатинской
жаб // Вестник зоологии. - 1987. - No 6. - С.80 -81.

Медкумян И.С., Писанец Е.М. Изменчивость размеров и массы
тела некоторых бесхвостых амфибий на равнине и в горах //
Вестник зоологии. - No 1. - 1987. - С.55 - 59.

Писанец Е.М. Новые материалы по изучению личинок жаб фауны
СССР //Генетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного
совещания. Борок, ноябрь; 1990. - М., Ин-т биологии развития
АН СССР. - 1990. - С.218 - 220.

Писанец Е.М. К методике гибридизации жаб //Зоокультура ам-
фибий. - М. - 1990. - С. 107 - 111.

Pisanets E.M. On the Hybridization of the East-European
and Caucasian Common Toads of *Bufo bufo* -Complex (Anura:
Bufonidae) // China, 1992. - P.58.

Pisanets E.M. Hybridization and some isolation mechanisms
peculiar to Palearctic toads (Anura: Bufonidae) // Abstracts
of the Second Congress of Herpetology. Adelaidae, South
Australia, 29 December 1993 - 6 January 1994. - Adelaidae.
1994. - P.199

Pisanets E.M., Grushko T.A. Initial parental origin of the
tetraploids *Bufo danatensis* species (Anura: Bufonidae) //
Abstracts of the Second Congress of Herpetology. Adelaidae,
South Australia, 29 December 1993 - 6 January 1994. -
Adelaidae. 1994. - P.199

Pisanets E.M., Zaune I.A., Rozanov Y.M., Borkin L.J. Karyotype
and genome size in the *Bufo viridis* group //Third Ordinary

General Meeting of the Societas Herpetologica Europaea. 19 - 23 August, 1985. - Prague. - 1985. - P.93.

Pisanets E.M. Evidence of genetic relation among di- and tetraploid toads (*Bufo viridis*-complex) from the USSR (Amphibia, Anura: Bufonidae) // Abstracts of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. 19 - 23 August 1991, Budapest, Hungary. -Budapest. - 1991. - P.71

Писанец Е.М. О внутривидовой структуре зеленой жабы // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 4-ой Всесоюзной герпетологической конференции. - Наука, Ленинград. -1977. - С.170 - 171.

Писанец Е.М. Систематика и географическая изменчивость жабы фауны СССР // Автореф. на соискание ученой степени канд. биол. наук. - Киев. - 1978 в. - 27 с.

Тертышников М.Ф., Писанец Е.М. Материалы к биологии кавказского подвида серой жабы // Новые проблемы зоол. науки и их отражен. в вузовском преподавании. Ч.2. - Ставрополь. - 1979. - С.25 - 27.

Писанец Е.М. Предварительные материалы по герпетофауне юга Украины // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 5-ой Всесоюзной герпетологической конференции, Ашхабад, 22 - 24 сентября 1981 г. - Наука, Ленинград. - 1981. - С.106.

Писанец Е.М. Предварительные результаты по гибридизации зеленых жаб // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 6-ой Всесоюзной герпетологической конференции, Ташкент, 18 - 20 сентября 1985 г. - Ленинград, Наука. - 1985. - С.164 - 165.

Писанец Е.М. Знакомьтесь: Амфибии и Рептилии // Киев, "Наукова думка" . - 1991 . - 127с.

Межжерин С.В.; Писанец Е.М. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amphibia: Bufonidae) Средней Азии. Дифференциация географических форм и генетические связи диплоидных видов с тетраплоидными// Общая генетика. -1995. -№ 3, том.31. -С.342 - 352.

Pisanets E.M. The toad of Palearctic (variability, systematic and significance of polyploidy in the evolution of the Bufo).

Dissertation for the scientific degree Doctor of Biological Sciences on speciality 03.00.08 - zoology, Institute of Zoology NAS of Ukraine, Kiev, 1995.

A work on the theoretical and practical study of variability, systematic and significance of polyploidy in the evolution of the Bufo species is being depended (the main principles are put in the 27 scientific published works). Theoretical grounds are made. According to them, the beginning of adaptational transformations among the related taxa is possible at the expense of variability of gene systems, which control in what conditions of the environment, the initial stages of their ontogeny will be realized. It is shown that constant and sudden ways of the formation of species may take place within a group of Ecaudata. A hypothesis of the formation of the main complexes of Bufo is proposed. It is established that the sudden way of the formation of species among the toads of Eurasia was connected with variability of the number of chromosomes and accompanied by the phenomenon of polyploidy. It is proved that the Eurasian polyploid toads appeared by allopolyploidy. Based on the morphological and cariological studies, as well as the data of hybridization, a modern systematic list of the toads of Palearctic is made and a description of all the taxa is performed. A new polyploid species of toads, a new diploid species and subspecies of toads are described.

Писанец Е. М. Жабы Палеарктики (изменчивость, систематика и значение полиплоидии в эволюции рода *Bufo*).

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.08 - зоология. Институт зоологии НАН Украины, Киев, 1995.

Защита исследования, посвященное теоретическому и практическому изучению изменчивости, систематики и значению полиплоидии в эволюции рода *Bufo* (основные положения изложены в 27 научных публикациях). Сделано теоретическое обоснование согласно которому начало адаптационных преобразований среди родственных таксонов возможно за счет изменчивости генных систем, которые контролируют в каких условиях внешней среды будут реализоваться начальные этапы их онтогенеза. Показано, что постепенный и внезапный способы видообразования могут иметь место в пределах одной группы бесхвостых амфибий. Предложена гипотеза становления основных видовых комплексов рода *Bufo*. Установлено, что внезапный способ видообразования у жаб Евразии был связан с изменчивостью количества хромосом и сопровождался явлением полиплоидии. Доказано, что евроазиатские полиплоидные жабы возникли путем аллополиплоидии. На основании морфологических и кариологических исследований, а также данных гибридизации составлен современный систематический список жаб Палеарктики и сделано описание всех таксонов. Описан новый полиплоидный вид жаб, новый диплоидный вид и подвид жаб.

Ключові слова. Ропуки, поліплоїдія, гібридизація, морфологія, кариологія, систематика, еволюція.

Бумага писчая. Формат 60 x 84. Усл. печ. л. 2.0
Тираж 120 экз. Заказ № 28795

445207

AB 33.277