

УДК 597.841 : [57. 06+575.8]

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СЕРЫХ ЖАБ (*BUFO BUFO* COMPLEX) И НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ СООБЩЕНИЕ 2

Е. М. Писанец

Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина  
E-mail: zootus@profit.net.ua

Получено 19 января 2001

**Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые теоретические и практические проблемы систематики. Сообщение 2. Писанец Е. М.** — Приводится обсуждение материалов изменчивости внешних морфологических признаков серых жаб с Западного Кавказа, из некоторых регионов Украины и России, а так же анализ данных их лабораторных скрещиваний. Исследование дает основание для утверждения о спорности выводов (Орлова, Туниев, 1989) о видовом статусе серых жаб Западного Кавказа. Фертильность полученных в лаборатории гибридов F1 жаб из обоих регионов может быть доказательством подвидового уровня отличий, однако низкая жизнеспособность гибридов F2 может указывать на существование двух видов *in statu nascendi*. Таким образом, результаты исследования систематического статуса могут зависеть от того, какой видовой концепции придерживаются авторы.

Ключевые слова: систематика, видовые концепции, гибридизация, жабы, *Bufo bufo* complex.

**Taxonomic Relationships of the Common Toads (*Bufo bufo* complex) and Some Theoretical and Practical Problems of Systematics. Communication 2. Pisanets E. M.** — The data of external morphological character variability of the common toad from the West Caucasus and some regions of Ukraine and Russia as well as the data of hybridization analysis are discussed. The obtained results incline to a conclusion that the differences between the West Caucasian toads and the other populations were exaggerated and the recent change of its taxonomical status was questionable (Orlova, Tuniev, 1989). Our results of the hybridization in laboratory conditions between the toads from the West Caucasus and other regions (fertile F1) also can be used as an evidence of no more than their subspecies level of differentiation. On the other hand, the low F2 viability could indicate the presence of two species *in statu nascendi*. It is important to point out that the final conclusion about the taxonomical status may depend on the 'species concept', the investigators refer to.

Key words: systematics, species concepts, hybridization, toads, *Bufo bufo* complex.

Второе сообщение посвящено обсуждению результатов морфологического и гибридологического анализа в выяснении таксономических взаимоотношений центрально-восточноевропейских и кавказских серых жаб с точки зрения морфологической и биологической видовых концепций.

### Морфологическая концепция вида

Известно, что использование морфологической концепции базируется на выявлении отличий в признаках, при этом единственная «значимая для видов дискретность — дискретность по количественным, непрерывно меняющимся признакам, определяемым полигенно» (Северцов, 1988, с. 8). Этот автор отмечает также, что внутривидовая изменчивость количественных признаков не дискретна, но виды по изменчивости этих признаков разделены хиатусом. Таким образом, в случае недискретного характера изменчивости внешнеморфологических признаков жаб из разных регионов это должно быть доказательством их принадлежности к одному виду, в случае наличия хиатуса — к разным.

При обсуждении материалов для исключения недоразумений в толковании основных терминов и понятий следует указать, что употребление терминов «дискретный» и «недискретный» в их отношении к признакам наиболее четко обосновано в биометрии и изменчивость первых означает, что ее можно подсчитать числами (например, количество листьев на ветке). Изменчивость других можно определить средством измерения (например, длина разных листьев), но при помощи их разбивки на классы последние могут быть представлены в виде дискретно-непрерывных признаков (Урбах, 1964; Лакин, 1980; Животовский, 1991). Что же касается понятия хиатуса (=гиатуса), то оно достаточно неоднозначно. Так, А. Емельянов (1989), указывает, что понятие «хиатуса относится к признакам и лишь опосредованно к организму как целому» (Емельянов, 1989, с. 154). Другие авторы отмечают, что его употребление чаще всего связано с расстояниями на филогенетических схемах, где он определяется как «некоторая суммарная оценка величины различий между видами или группами видов» (Шаталкин, 1988, с. 140).

Сравнение такого понимания терминов с ранее рассмотренными характеристиками морфологической концепции вида А. С. Северцова показывает, что первые от вторых в определенной степени отличаются, и в морфологической концепции в термины «дискретный характер изменчивости» и «хиатус» вкладываются представления об определенном расстоянии или перерыве в характере пространственной изменчивости признаков.

Вместе с тем, следует указать на некую неопределенность морфологической концепции при решении вопросов, когда хиатус имеет место не среди всех анализируемых признаков, а только среди их части. Кроме того, спорность вопроса заключается еще в одном обстоятельстве. Так, согласно современной точке зрения (Писанец, 1995; Кузьмин, 1999), жабы из Карпат и далее на восток (включая Сибирь) относятся к номинативному подвиду *Bufo bufo*. Но, как было показано ранее нашими данными описательной и многомерной статистики, выборки из этого региона также отличаются. Понятно, что эти различия можно отнести к уровню межпопуляционных, но в таком случае возникает вопрос о размерах хиатуса, указывающего на межпопуляционные и подвидовые различия.

Таким образом, базируясь на морфологической концепции вида при выяснении таксономического ранга отличий, необходимо иметь представление о наличии и особенностях проявления хиатуса по анализируемым признакам жаб в неизмеряемом пространстве (то есть в пределах единой выборки) на фоне их пространственной (в географическом смысле) изменчивости. Из 7 используемых в исследовании признаков наиболее существенные различия демонстрируют LTPR/LPT (ширина/длина паротид) и LT (диаметр барабанной перепонки). В связи с этим был проанализирован характер изменчивости этих двух признаков (рис. 1, 2; все выборки объединены в одну).

Рассматривая особенности изменчивости размеров барабанной перепонки отметим, что ее характер отличается от нормального распределения, что позволяет предположить объединение в одну выборку представителей двух таксонов. В то же время, характер изменчивости признака LTPR/LPT (ширина/длина паротид), демонстрирует нормальное распределение, что говорит об отсутствии таксономической гетерогенности в объединенной выборке. Более того, размах варьирования обоих признаков (рис. 3, 4) также затрудняет делать определенные выводы о наличии хиатуса.

Согласно современным толкованиям морфологической концепции, виды отделены один от другого «адаптациями к условиям занимаемой экологической ниши» (Северцов, 1988, с. 8). Учитывая сложность вопроса об измерении уровня адаптаций (существует мнение, что виды, не адаптированные к своим местобитаниям, вообще отсутствуют), а также то, что специальные исследования

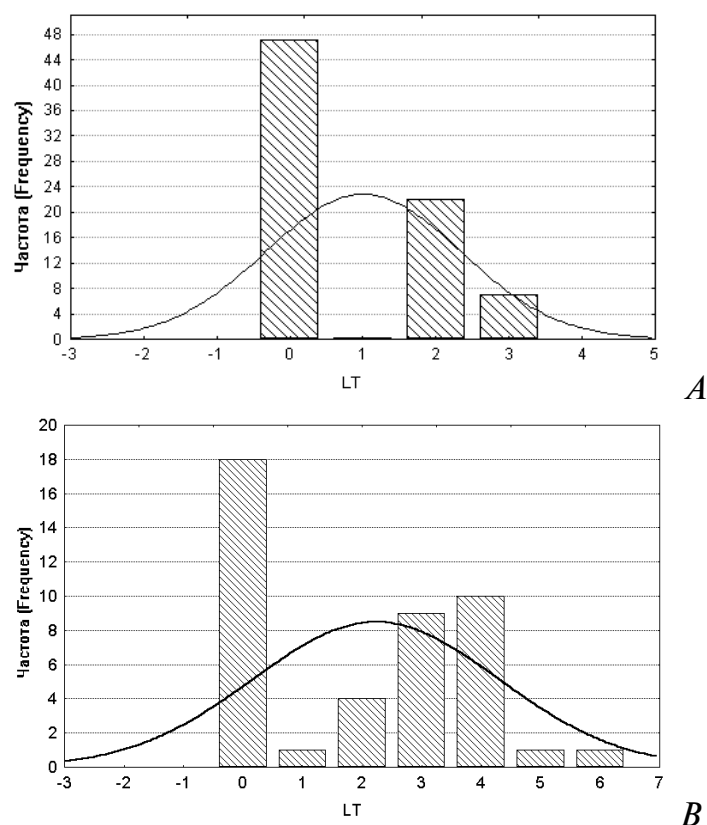


Рис. 1. Гистограмма частоты встречаемости барабанной перепонки разных размерных классов у серых жаб: *A* — самцы; *B* — самки (LT — размерные классы барабанной перепонки, мм).

Fig. 1. Tympanum frequency histogram of the common toads: *A* — mail; *B* — female.

адаптации жаб к экологической нише не проводились, складывается представление, что морфологическая концепция в вопросе установления уровня таксономических отличий между кавказскими и центрально-восточноевропейскими жабами достаточно субъективна. В связи с этим рассмотрим возможность решения этого вопроса с точки зрения биологической концепции вида.

#### Биологическая концепция вида

Известно, что биологическая концепция вида решающее значение придает репродуктивной изоляции (Майр, 1968, 1971; Мейер, 1986; Veith, 1996 и др.). Более того, считается, что критерий репродуктивной изоляции является наиболее объективным в разделении видов (Veith, 1996). Другой сторонник биологической концепции, применивший метод гибридизации в решении некоторых вопросов систематики (млекопитающие), указывает, что если гибридизация свидетельствует о стерильности двух форм, то это доказывает их разобщенность на видовом уровне. Но если между ними образуется фертильный гибрид, то это еще не показатель того, что они относятся к одному виду (Мейер, 1986).

Здесь уместно обратить внимание на одно из первых определений вида, сделанное Э. Майром, отмечавшим, что виды являются группами реально или потенциально скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп ("Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from

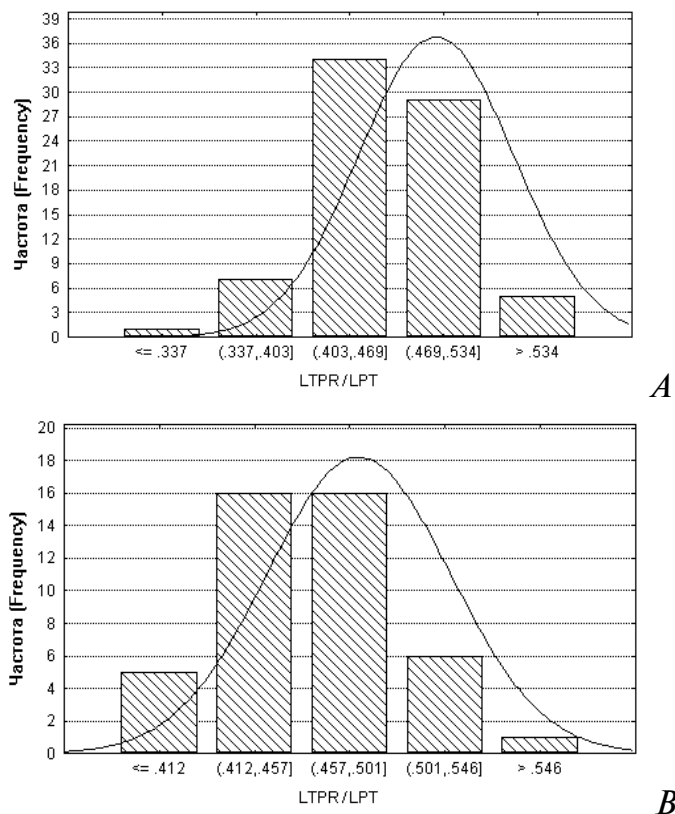


Рис. 2. Гистограмма частот встречаемости индекса «ширина паротид/длина паротид» разных размерных классов у серых жаб: *A* — самцы; *B* — самки (LTPR/LPT — индекс ширина паротид/длина паротид).

Fig. 2. Ratio “paratoid width/paratoid length” frequency histogram of the common toads: *A* — male; *B* — female.

other such groups” — Маур, 1942; цит. по Scoble, 1985, p. 32). В более поздней работе он подчеркивал, что решающим критерием вида следует считать не стерильность гибридов, а отсутствие гибридизации в природных популяциях (Майр, 1974, с. 28).

В связи с этим рассмотрим ситуацию, когда для гибридизации привлекались представители видов, которые отличались между собой морфологическими, кариологическими, экологическими и другими признаками. Таким примером могут служить материалы по скрещиванию серых и зеленых жаб, приведенные Т. Кавамурой и соавт. (Kawamura et al., 1980). Эти виды характеризуются рядом внешнеморфологических отличий, отличиями в морфологии хромосом, экологическими особенностями и т. п. (Bogart, 1972; Попов и др., 1976 а, 1976 б; Ананьева и др., 1998).

В результате лабораторного скрещивания серых и зеленых жаб (*Bufo bufo* × *Bufo viridis*) были получены головастики, часть которых успешно прошла метаморфоз (Kawamura et al., 1980). Вместе с тем, по данным вышеуказанных авторов, все 5 самцов F1, которые остались в эксперименте, через 5 лет оказались стерильными, а 2 самки имели дегенеративные яичники, и, таким образом, были так же бесплодны.

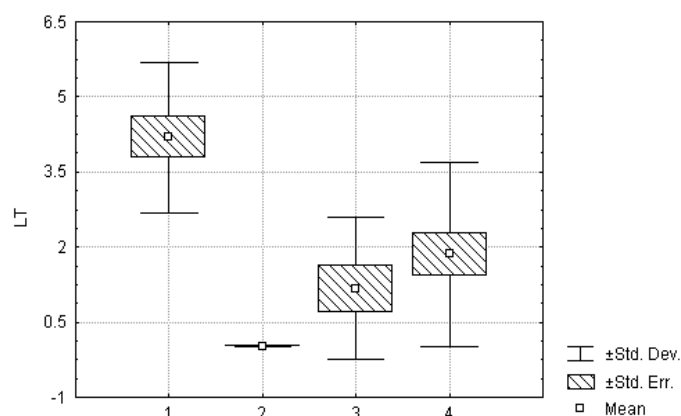


Рис. 3. Изменчивость размеров барабанной перепонки серых жаб в разных участках ареала (самки): 1 — Кавказ; 2 — Новосибирск; 3 — Черновицкая обл.; 4 — Карпаты; LT — размеры барабанной перепонки, мм.

Fig. 3. Tympanum variability of the common toads in the different part of the area (female).

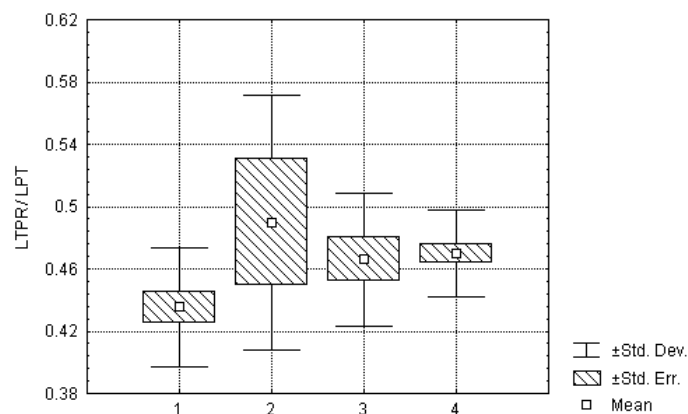


Рис. 4. Изменчивость индекса «ширина паротид/длина паротид» серых жаб в разных участках ареала (самки): 1 — Кавказ; 2 — Новосибирск; 3 — Черновицкая обл.; 4 — Карпаты; LTPR/LPT — индекс ширина паротид/длина паротид.

Fig. 4. Ratio “paratoid width/paratoid length” variability of the common toads in the different part of the area (female).

Сравнивая материалы по скрещиванию жаб, систематический статус которых не вызывает сомнений (*Bufo bufo* и *Bufo viridis*), и наши данные, полученные при скрещивании серых жаб, таксономический ранг которых является предметом дискуссии (центрально-восточноевропейские и кавказские жабы — разные подвиды или разные виды?), можно констатировать существенное отличие. Оно заключается в том, что гибриды F1 от скрещивания серых жаб центрально-восточноевропейской части ареала и Кавказа характеризуются фертильностью, но жизнеспособность их потомков (гибриды F2), скорее всего, снижена.

Сопоставляя вышеприведенное определение вида Э. Майра с результатами нашего исследования, следует указать, что термин «потенциально», среди прочего, дает некоторые основания считать положительные результаты лабораторной гибридизации серых жаб (и в первую очередь фертильность F1) свидетельством их принадлежности к одному виду. В то же время, некоторая неопределенность

самого термина требует рассмотрения случаев гибридизации среди естественных популяций.

Среди европейских видов гибридизация зеленой (*Bufo viridis*) и камышевой жаб (*Bufo calamita*) отмечалась неоднократно (Klekowski, 1958; Flindt et al., 1969; Stromberg et al., 1989; Schlyter et al., 1991 и др.). Наиболее детально, пожалуй, анализ этого феномена в отдельном регионе рассмотрен последними авторами. Ими установлено, что на краевом участке ареала обоих видов в Швеции (материковый водоем Вик (Vik) и островной Утклиппан (Utklippan) взаимоотношения двух совместно нерестящихся популяций демонстрируют достаточно сложную картину (привлекались методы многомерной статистики, электрофоретические исследования белков и сравнение сонограмм брачных криков). Авторами указано, что, основываясь на проявлении внешних морфологических признаков, можно говорить о том, что в смешанной островной популяции Утклиппан из 12 отмеченных на нересте пар 5 формировались самцами и самками камышевой жабы, а 7 — самками *Bufo calamita* и самцами *B. viridis*. На материковом водоеме Вик среди 15 пар в амплексусе такие гибридные комбинации не были отмечены (однако судя по ссылке этих авторов на исследование Дж. Хоглунда, Дж. Робертсона (Hoglund, Robertson, 1986), имело место комбинация самка *B. calamita* × самец *B. viridis*).

Кластерный анализ изменчивости 30 внешнеморфологических признаков не показал различий между предполагаемыми гибридами популяции Утклиппан и «чистыми» камышевыми жабами, хотя зеленые жабы образовывали отдельный кластер. Изучение сонограмм брачных криков этой выборки показало наличие нескольких особей, у которых они носили промежуточный характер.

Жабы материковой популяции Вик отличались только видоспецифичными брачными криками (отсутствие гибридов). Последнее подтверждалось также электрофоретическими исследованиями.

Достаточно обширны исследования явления гибридизации среди американских видов жаб (Morton et al., 1978; Cook, 1983; Green, 1984; Hillis et al., 1984; Sullivan, 1986; Sullivan et al., 1988; Sullivan, 1990 и др.). Так, изучение нескольких канадских видов жаб (дискриминантный анализ 30 внешнеморфологических признаков, аудиоспектрограммы, данные скрещиваний) показало отсутствие репродуктивных барьеров между представителями *Bufo americanus* и *B. americanus hemiophrys* и наличие между ними узкой (около 16 км) зоны гибридизации (Cook, 1983). Популяции этих подвидов показывают средний уровень отличий от *Bufo woodhousei* и существенный (*B. americanus hemiophrys*) — от *B. cognatus* и *B. boreas* (обнаружен естественный гибридный экземпляр *B. americanus hemiophrys* × *B. boreas*).

Широкое электрофоретическое изучение белков *B. americanus* и *B. fowleri* в другом исследовании (468 экземпляров из 27 выборок) также позволило установить явление гибридизации: 12 гибридов первого поколения были обнаружены в выборке из 13 экз. (Green, 1984). Вместе с тем, автор отмечает, что явление интрогрессии отсутствует и гибриды встречаются не во всех потенциально подходящих для этого местах (например, их нет в Поинт Альбино, Онтарио, где оба вида отмечены совместно на размножении).

Среди более южных популяций американских видов жаб (США, Техас) отмечена гибридизация как видов *B. houstonensis* и *B. woodhousei*, так и *B. houstonensis*, и *B. valliceps* (Hillis et al., 1984). Данные анализа изменчивости внешнеморфологических признаков и материалы электрофореза показали минимальное количество гибридных животных (менее 1% численности родительских популяций) и почти полное отсутствие бэккроссов (отмечен только один такой экземпляр).

В западных районах США (Калифорния, горы Сьерра-Невада) также установлено наличие гибридов (сравнение изменчивости внешнеморфологических

признаков) в районе симпатрии двух видов: *Bufo canorus* и *B. boreas* (Morton et al., 1978).

В другом регионе (Аризона, США) на основании исследования внешней морфологии и брачных криков (Sullivan, 1986) установлено наличие гибридных особей в 3 (из 5) местах симпатрического распространения двух видов: *Bufo microscaphus* и *B. woodhousei*. Автор полагает, что широкая изменчивость в морфологии и брачных криках гибридов (а также их явная стерильность) свидетельствуют о наличии бэккроссов. Более подробное исследование этих же видов, проведенное через 2 года (были привлечены также материалы по электрофоретической изменчивости белков), показало, что данные анализа криков освобождения совпадали с аллозимной изменчивостью (но не с морфологическими характеристиками) при доказательстве гибридизации в двух выборках. В третьей выборке такое совпадение отмечено для данных по морфологии и электрофорезу, но не для аудиохарактеристик (Sullivan et al., 1988).

Таким образом, краткий обзор случаев гибридизации представителей разных таксонов жаб в природных популяциях показывает, что, во-первых, таковые имеют место в зонах контактов их ареалов; во-вторых, в целом ряде случаев отсутствует абсолютная изолированность геномов представителей отдельных таксонов (т. е. существует возможность «потенциального» скрещивания?); в-третьих, появляющиеся в зоне контактов гибриды ограничены в своей численности и распространении (т. е. «потенциальная» возможность для скрещивания ограничена?); в-четвертых, фертильность гибридов F1, скорее всего, снижена (встречаемость гибридов F2 ограничена).

Сопоставляя эти данные с результатами нашего исследования, можно утверждать, что на возможность «потенциального» скрещивания центрально-восточноевропейских и кавказских серых жаб, с одной стороны, указывают результаты лабораторных экспериментов (наличие как фертильных F1, так и жизнеспособных F2); с другой стороны, отсутствие симпатрии в современном распространении представителей обоих таксонов свидетельствует против возможности такого «потенциального» скрещивания в настоящее время.

## Выводы

1. Сравнение характера проявления внешнеморфологических признаков, подобранных на основании результатов корреляционного анализа показывает, что серые жабы Западного Кавказа отличаются от таковых из некоторых регионов Украины и России по одним признакам, а по другим — отличие отсутствует. Данное обстоятельство может свидетельствовать о спорности выводов некоторых авторов (Орлова, Туниев, 1989) об отличии животных из обоих регионов на видовом уровне.

2. Результаты скрещивания жаб из центрально-восточноевропейского и кавказского регионов свидетельствуют об их способности образовывать жизнеспособные гибриды F1, характеризующиеся фертильностью.

3. Наличие фертильности гибридов F1 может быть доказательством их отличий на уровне 2 подвидов серой жабы (*B. b. bufo* и *B. b. verrucosissimus*). Сниженная жизнеспособность потомков гибридов второго поколения (F2) может указывать на существование 2 видов *in statu nascendi* — *B. bufo* и *B. verrucosissimus*.

4. Современный период характеризуется отсутствием четких критериев вида в морфологической и биологической видовых концепциях. Такая ситуация, скорее всего, связана, с одной стороны, с нечеткостью соответствующих теоретических разработок в области систематики и эволюции, а с другой — с объективными факторами, которые характеризуют специфику уровня видовых и подвиговых отличий в разных группах позвоночных.

5. Решение спорных ситуаций выяснения систематических отношений в отдельных группах бесхвостых земноводных может зависеть от избранной видовой концепции.

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С. и др. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. — М.: АБФ, 1998. — 576 с.
- Емельянов А. Ф. Филогения, классификация и система // Принципы и методы зоологической систематики. Тр. Зоол. ин-та АН СССР — 1989. — 206. — С. 152–170.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1980. — 293 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 598 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
- Майр Э. Популяции виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 480 с.
- Мейер М. Метод гибридизации в систематике животных // Зоол. журн. — 1986. — 65, № 11. — С. 1605–1613.
- Писанець Є. М. Ропухи Палеарктики (мінливість, систематика та значення поліплоїдії в еволюції роду *Bufo*): Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — Київ, 1995. — 48 с.
- Попов П., Банова М. Изучаване карิโอטיפе на безопашатите земноводни (*Amphibia*, *Anura*) в България // Научн. тр. Пловдивского ун-та. — 1976 а. — 14, кн. 4. — С. 61–68.
- Попов П., Сеизов Г. Сравнителен анализ на карิโอטיפе *Bufo bufo* L. и *Bufo viridis* Laur. (*Amphibia*, *Anura*) // Научн. тр. Пловдивского ун-та. — 1976 б. — 14, кн. 4. — С. 77–82.
- Северцов А. С. Современные концепции вида // Бюл. МОИП (отд. биологии). — 1988. — 93, вып. 6. — С. 3–15.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. — М.: Наука, 1964. — 415 с.
- Шаталкин А. И. Биологическая систематика. — М.: Изд-во МГУ, 1988. — 184 с.
- Bogart J. Karyotypes // Evolution in the genus *Bufo* /Ed. W. F. Blair. — Austin & London: Univ. Texas Press, 1972. — P. 171–195.
- Cook F. R. An analysis of toads of the *Bufo mericanus* group in a contact zone in Central Northern North America // National Museums of Canada, National Museum of Natural Sciences. Ottawa, 1983, Publications in Natural Sciences. — 1983. — N 3. — 89 p.
- Flindt R., Hemmer H. Circadiane Aktivitat von *Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur. während der Laichzeit // Aus dem Institut. Physiologische Zool. der Johannes-Gutenberg Universität Mein. — 1969. — N 22. — S. 290–293.
- Green D. Sympatric hybridization and allozyme variation in the toads *Bufo americanus* and *B. fowleri* in Southern Ontario // Copeia. — 1984. — N 1. — P. 18–26.
- Hillis D. M., Hillis A. M., Martin R. Reproductive Ecology and Hybridization of the Endangered Houston Toad (*Bufo houstonensis*) // J. Herpetol. — 1984. — 18, N 1. — P. 56–72.
- Hoglund J., Robertson J. Species isolating mechanisms in a population of sympatric toads // Studies in herpetology. Proceedings of the European Herpetological Meeting (3<sup>rd</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Eur. Herp.). / Ed. Z. Róček. — 1986. — P. 553–556.
- Kawamura T., Nishioka M., Ueda H. Inter- and interspecific Hybrids among Japanese, European and American Toads // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ. — 1980. — 4. — P. 125.
- Klekowski R. Ropucha paskowka (*Bufo calamita* L.) w okolicach Warszawy // Przegl. zool. — 1958. — N 1. — P. 41–44.
- Morton M. L., Sokolski K. Sympatry in *Bufo boreas* and *Bufo cognatus* and Additional Evidence of Natural Hybridization // Bull. Southern California Acad. Sci. — 1978. — 77, N 2. — P. 52–55.
- Schlyter F., Hoglund J., Stromberg G. Hybridization and low numbers in isolated populations of the natterjack, *Bufo calamita* and green toad, *B. viridis*, in southern Sweden: possible conservation problems // Amphibia-Reptilia. — 1991. — N 12. — P. 267–281.
- Scoble M. J. The species in Systematics // Species and speciation / Ed. E. S. Vrba. — Transvaal Museum Monograph. — 1985. — N 4. — P. 31–34.
- Stromberg G., Schlyter F. Hybridizing populations of natterjacks (*Bufo calamita*) and green toads (*B. viridis*) on the island of Utö, Sweden: report from an ongoing study // Memoranda societatis pro fauna et flora Fennica. — 1989. — 64, N 3. — P. 110–111.
- Sullivan B. K. Hybridization between the toads *Bufo microscaphus* and *Bufo woodhousei* in Arizona: Morphological variation // Journal of Herpetology. — 1986. — 20, N 1. — P. 11–21.
- Sullivan B. K. Natural Hybridization Between the Great Plains Toad (*Bufo cognatus*) and the Red Spotted Toad (*Bufo punctatus*) from Central Arizona // Great Basin Naturalis. — 1990. — 50, N 4. — P. 371–372.
- Sullivan B. K., Lamb T. Hybridization between the toads *Bufo microscaphus* and *Bufo woodhousei* in Arizona: variation in release calls and allozymes // Herpetologica. — 1988. — 44, N 3. — P. 325–333.
- Veith M. Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna // Amphibia-Reptilia. — 1996. — 17, N 4. — P. 303–314.