

С.В. МЕЖЖЕРИН¹, С.Ю. МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ¹,
О.В. РОСТОВСКАЯ¹, Д.А. ШАБАНОВ²,
Л.Ю. СОБОЛЕНКО³

¹ Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев
E-mail: mezh@izan.kiev.ua

² Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина

³ Уманский государственный педагогический
университет им. Павла Тычины

ПЛОИДНОСТЬ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ВОДНЫХ ЛЯГУШЕК *PELOPHYLAX ESCULENTUS* (L., 1758) COMPLEX (AMPHIBIA, RANIDAE) УКРАИНЫ



Комплексное исследование (анализ аллозимной изменчивости и цитометрия) гибридных популяций зеленых лягушек *Pelophylax esculentus* (L., 1758) complex подтвердило, что единственным регионом Украины, в котором достаточно часто встречаются аллотриплоиды, является бассейн Северского Донца (9 % от числа гибридов). На остальной территории отмечены только два триплоидных гибрида (0,9 %) и по одной очевидно автополиплоидной особи каждого родительского вида. Судя по аллозимным спектрам, все триплоидные гибриды из бассейна Северского Донца относились к биотипу *P. esculentus* (=lessonae)–2 *ridibundus* и были самцами, а их представленность в популяциях этого региона за последние 10 лет сократилась в два раза.

© С.В. МЕЖЖЕРИН, С.Ю. МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ,
О.В. РОСТОВСКАЯ, Д.А. ШАБАНОВ,
Л.Ю. СОБОЛЕНКО, 2010

Введение. Комплекс западнопалеарктических водных лягушек *Pelophylax esculentus* (L., 1758) s. lato, в котором совсем недавно описано не менее восьми новых для науки видов [1], интересен не только своим скрытым генетическим разнообразием, но и особенностями межвидовых отношений – различного рода обмена генетической информацией [2–5]. В основе этих процессов лежит гибридизация двух самых массовых и широко распространенных видов озерной *P. ridibundus* (Pallas, 1811) и прудовой *P. esculentus* (L., 1758) (=lessonae (Camerano, 1882)) лягушек, в результате чего образуются большей частью аллодиплоидные гибриды *P. ridibundus*–*esculentus*, которых обычно считают особым таксоном – клептоном *P. kl. esculentus* [6, 7]. Эти гибриды вполне фертильны, но размножаются исключительно беккроссированием, поскольку F₂ гибриды нежизнеспособны [8–10]. Гаметогенез у них идет двумя путями: обычно с образованием гаплоидных или гораздо реже диплоидных половых клеток.

Первый тип образования гамет у зеленых лягушек, происходящий в подавляющем большинстве случаев, принято называть гибридогенезом, когда при гаметогенезе у гибрида на премейотических стадиях имеет место элиминация одного из родительских геномов [11–13]. В результате при беккроссировании получается диплоидное потомство: либо это особи одного из родительских видов, в геном которых зачастую интрогрессирован генетический материал второго родительского вида [2–5], либо опять же гибриды-аллодиплоиды с генетической структурой гибрида F₁ или гибриды с некоторой рекомбинацией генетического материала. Поскольку потомкам передается один, как считается, нерекombинированный геном одного из родительских видов, то этот способ полового размножения получил название полуклонального.

Амейотическое размножение гибридов *P. ridibundus*–*esculentus* носит исключительный характер и встречается в отдельных географических популяциях, гибриды которых продуцируют диплоидные гаметы. При этом партеногенез отсутствует, а в результате слияния диплоидной гибридной гаметы с гаплоидной родительского вида появляются аллотриплоидные гибриды [14–16]. Следует сказать, что характер гаметогенеза может быть недетерминированным, а по-

тому гибриды даже из одного водоема могут продуцировать одни гаплоидные, а другие — диплоидные гаметы [17] или сразу и диплоидные, и триплоидные гаметы. Описаны случаи, когда самки производят только гаплоидные гаметы, а самцы делятся на две группы — производителей гаплоидных и диплоидных гамет соответственно [18].

Географическое распространение триплоидных гибридов носит мозаичный характер. В основном они встречаются в водоемах Западной, Северной и Центральной Европы: в Германии [12–14], Польше [15, 16, 18], Дании [17], Франции [19], Швеции [20], Венгрии [21], Словакии [22], а также Нидерландах [23]. Здесь частота полиплоидов варьирует в весьма широких пределах (от 4 до 100 %), причем в случаях, когда полиплоиды абсолютно доминируют, гибриды, как считается [17], даже становятся способными к автономной репродукции без участия родительских видов. Но случаев обнаружения таких «all-hybrid» популяций отмечено совсем немного, а их стабильность во времени не изучена. На большей части Восточной Европы (Белоруссия, Россия, Украина, Латвия и Эстония) полиплоиды почти не встречаются [11–14]. Единственное исключение — это бассейн Северского Донца [24, 25], являющийся крайним юго-восточным пределом совместного обитания родительских видов. В среднем полиплоиды в пределах украинской части бассейна этой реки составили около 20 % от числа исследованных особей [24], что дало авторам настоящего исследования основание говорить о случае массовой полиплоидии.

В связи с таким дизъюнктивным размещением полиплоидных популяций зеленых лягушек остается открытым вопрос о наличии триплоидных гибридов в пределах Украины, популяции которых являются своеобразным мостом, соединяющим полиплоидные поселения северо-западной Европы и Восточной Украины. При этом нельзя сказать, что исследования генетической структуры гибридов на территории Украины не проводили. Однако большая их часть была осуществлена без специального анализа плоидности, а выводы о диплоидном статусе гибридов в этих работах были сделаны главным образом по характеру электрофоретических спектров, которые, как

известно [26], у триплоидных лягушек имеют выраженный эффект дозы гена. Такой способ идентификации полиплоидов надежен, когда речь идет о сериях полиплоидов, тогда как единичные случаи могут остаться незамеченными. Другие исследования [27] были как раз акцентированы на определении плоидности, но проводились без генного маркирования и учета генетической структуры гибридов. Более того, выводы сугубо цитометрических исследований подверглись сомнению, поскольку их разрешающая способность для разделения триплоидных биотипов недостаточно высока [28]. Таким образом, очевидна необходимость в интегрированном исследовании генетической структуры зеленых лягушек фауны Украины, включающем как генное маркирование, так и анализ плоидности генома.

Материал и методы. Основой исследования послужили серии лягушек, собранные в течение сезонов 2007–2008 гг. в водоемах Украины и охватывающие практически всю территорию, где происходит гибридизация прудовой и озерной. Всего изучены 34 выборки (таблица), включающие 1070 особей.

Анализ аллозимной изменчивости ряда ферментов, кодируемых соответствующими локусами, проведен у всех без исключения особей, а именно: аспаратаминотрансферазы (*Aat-1*, *Aat-2*), проанализированной в мышцах; лактатдегидрогеназы (*Ldh-B*) в мышцах или почках; неспецифических эстераз (*Es-1*) и альбумина (*Alb*), идентифицированных в тканях почек или печени. Следует сказать, что однозначно видоспецифичными были только локусы *Ldh-B*, *Alb*, *Aat-2*. Последний, правда, из-за частых совмещений собственных спектров со спектрами полиморфного локуса *Aat-1* использовался реже двух предыдущих. Локусы *Aat-1* и *Es-1* были полиморфны и имели диагностическую ценность только в популяциях западных регионов. Электрофоретическое разделение осуществляли в 7,5%-ном полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-боратной системе буферов [29].

Определение плоидности проводили путем измерения размеров эритроцитов по методике, апробированной в этой группе [19] и к которой чаще всего прибегают при массовом анализе материалов популяционных исследо-

Состав изученных выборок зеленых лягушек с территории Украины

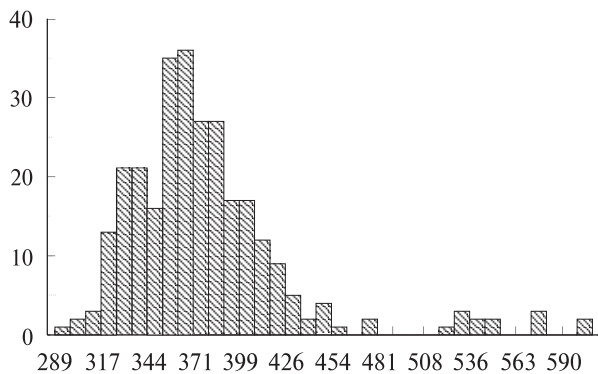
Выборка	Координаты Lat/Long	<i>P. ridibundus</i>		<i>P. esculentus</i> – <i>ridibundus</i>								<i>P. esculentus</i> – <i>2 ridibundus</i>			<i>P. esculentus</i>		
		2n		3n	F1				B			Rec	♂	♀	?	2n	3n
		R	Ri		♂	♀	h	?	♂	♀	?	♀					
р. Мерла	50,0/35,0	9	1														
с. Гайдары	49,6/36,3	51			81	1			1				12		1		
р. Луганка	48,0/37,7	12															
р. Сухой Торец	48,8/37,6	31															
Станично-Луганское	48,6/3964	40															
Гомольша	49,6/36,3				46												
г. Краснокутск	50,0/35,1							8								54	1
р. Ворскла	49,6/34,5	19	1					1		1							
Нижний Днепр	46,6/32,7	26			12							1					
с. Ерчики	50,0/29,6	10	1		7	4		2	1							4	
Феодания	50,6/31,0	16	1														
р. Тетерев	50,2/28,6	17			1		1										
р. Самара	48,77/35,31	17															
Новобеличи	50,4/30,3	27	3													4	
р. Ромен	50,7/33,4	12	2													1	
р. Сыворотка	50,8/34,9	1	1					3								5	
с. Богдановка	48,5/36,1	29			1												
р. Ирша	50,5/28,4															6	
Пуша-Водица	50,6/30,4				3				10							2	
р. Случ	50,6/27,6	18			1												
р. Сейм	51,3/32,9	40	1		10	2		10	8	1	7					11	
с. Шевченково (канал)	51,1/33,2	1			1											12	
р. Остер	51,0/31,9				5	1			16								
г. Бережаны	49,4/24,9	8															
с. Жуков	49,5/24,9	18			1												
Подолье	48,9/25,5	56			22	4		5								4	
р. Каменка	48,7/30,2	26						9								1	
Нижний Дунай	45,4/29,6	26															
с. Маневичи	51,3/25,5				11												
Шацкие озера	51,4/23,9	19	1		20	20						1		1			
р. Горынь	50,6/26,7	12	3														
Всего		541	13	1	230	32	1	38	36	1	8	1	13	1	1	104	1

Примечания. R – *Pelophylax ridibundus*; Ri – *Pelophylax ridibundus* с интрогрессиями; F1 – гибриды первого поколения; B – беккроссы; Rec – гибриды-рекомбинанты; h – гермафродит; ? – пол из-за юного возраста не определен.

ваний [15]. Размеры эритроцитов отдельных особей определяли путем вычисления среднего значения, полученного при измерении 20 случайно выбранных нормальных по морфологии клеток.

Результаты исследований. Распределение лягушек по среднеиндивидуальным размерам эритроцитов приведено на рисунке. Очевидно, что в данном случае имеют место два отличающихся по объему распределения. Первое на-

считывает более 98 % исследованных экземпляров и включает в себя лягушек со значениями площади эритроцитов от 264 до 458 мкм при среднем $359 \pm 1,3$ мкм. В эту группу входят как особи двух родительских видов, так и гибридов. Второе распределение содержит только 17 экземпляров с размерами эритроцитов в диапазоне от 500 до 609 мкм при среднем значении $553 \pm 9,4$ мкм и включает большей частью гибриды и единичные особи родительских ви-



Распределение особей зеленых лягушек (гибридов и родительских видов) по средней площади эритроцитов: по горизонтали — средняя площадь эритроцитов, мкм², по вертикали — число особей

дов. Средние значения этих двух распределений соотносятся как 1 : 1,5, что отвечает увеличению площади эритроцитов у триплоидных особей по сравнению с диплоидными, которое обычно составляет минимум 33 % [19]. Единственная особь с промежуточным значением, составившим 472 мкм, судя по спектру, отвечающему генотипу *Ldh-B*^{64/77-100}, является гибридом *P. esculentus*—*2 ridibundus*. Возможно, что это был анеуплоид.

В результате биохимического генного маркирования было идентифицировано 16 биотипов зеленых лягушек, включая родительские виды, различные гибридные и разноплоидные формы (таблица). Самой массовой была озерная лягушка *P. ridibundus* — вид, в последние годы активно расширяющий свой ареал. На его долю пришлось около 56 % всех особей. Доля второго родительского вида *P. esculentus* оказалась гораздо ниже — всего около 10 %. Гибриды *P. esculentus* × *P. ridibundus* составили 34 % лягушек. Это гораздо больше числа особей *P. esculentus* и свидетельствует, во-первых, о возможности относительно автономной репродукции гибридов, а во-вторых, о том, что гибридизация с озерной лягушкой вполне может быть одной из причин ее постепенного исчезновения в южных пределах ареала. Гибридные особи, возникшие в результате возвратных скрещиваний с особями родительских видов (озерные лягушки с интрогрессиями генетического материала от прудовой и аллодиплоиды с рекомбинациями генетического материала) в

общей сложности составили 5 % от числа исследованных особей (таблица).

Из 17 триплоидных лягушек 15 были гибридами и две представляли родительские виды. Особь, идентифицированная как *P. ridibundus*, характеризовалась средними размерами эритроцитов 502 мкм и не имела каких-либо интрогрессий генов *P. esculentus*. Еще одна триплоидная особь со средними размерами эритроцитов 501 мкм по аллозимам была определена как *P. esculentus*. Таким образом, доля полиплоидов среди исследованных лягушек составила только 1,6 %, причем их доля среди гибридов — 4 %, а среди родительских особей — 0,3 %. Большинство полиплоидных гибридов (13 особей) идентифицированы в бассейне Северского Донца, один — на Нижнем Днепре и один — в озерах Волыни. Особенности спектров, в частности локуса *Ldh-B*, который дает самые надежные и воспроизводимые результаты, а также *Aat-1*, подтверждают, что все лягушки относятся к биотипу *P. esculentus*—*2 ridibundus* или, как обычно трактуют исследователи зеленых лягушек [16], являются гибридами RRL-типа. Для гибридных особей свойственны либо тригетерозиготные спектры *Ldh-B*^{64/77-100}, в которых были представлены продукты двух аллелей, свойственных *P. ridibundus*, либо генотипы с двойными продуктами одного из генов, характерных для этого вида — чаще *Ldh-B*^{64/100-100}, реже *Ldh-B*^{64/77-77}. Что касается гибридного триплоида с Волыни, в генотипе которого представлены аллели *Ldh-B*⁸⁸ и *Ldh-B*¹⁰⁰, а в спектре из-за близкой подвижности продуктов аллелей нельзя определить дозу гена, то его биотипическая диагностика проведена по локусу *Aat-1*, в спектрах которого было четкое преобладание доз генов, характерных для *P. ridibundus*.

Симптоматично и то обстоятельство, что все выявленные триплоидные гибриды отмечены в популяциях, где наряду с гибридами, которые в подавляющем большинстве были самцами, существовала только озерная лягушка (таблица). Это косвенно доказывает, что триплоидные гибриды образуются путем беккроссирования аллодиплоидов, производящих диплоидные сперматозоиды, с самками *P. ridibundus*. Что касается триплоидных особей родительских видов, частота которых очень невысока,

вероятнее всего, они имеют автополиплоидное происхождение.

Обсуждение полученных данных. Исследование генетической структуры гибридных популяций лягушек, включающее анализ аллозимов и цитометрию, в принципе подтверждает полученные ранее результаты. Во-первых, это редкость и немногочисленность гибридных полиплоидов в популяциях зеленых лягушек Восточной Европы, во-вторых, относительно высокая представленность гибридных триплоидов в поселениях лягушек бассейна Северского Донца. Если в популяциях Днепра, Днестра, Западного Буга и Дуная полиплоиды составляют 0,9 % общего числа проанализированных гибридов, то в бассейне Северского Донца их доля на порядок выше — около 9 %, хотя эта цифра и в два раза ниже, чем та, которую приводили ранее для этого региона [24]. При этом следует обратить внимание на отсутствие в наших материалах особей биотипов *P. 2 esculentus—ridibundus*, частота которых, как было ранее установлено теми же исследователями [24], была здесь не меньшей, чем биотипов *P. esculentus—2 ridibundus*. Следует сказать, что равная представленность двух альтернативных биотипов в этом регионе сразу же вызывает вопросы, поскольку второй родительский вид *P. esculentus* в пойме Северского Донца всегда был крайне немногочисленным, а потому беккроссирование гибридных самцов с самками этого вида должно быть событием крайне редким и таких гибридов должно быть очень немного. Возвратные скрещивания гибридных самцов с самками *P. ridibundus* не только обычны, а по существу являются единственным способом репродукции гибридов в популяциях Северского Донца, потому в случае продуцирования гибридами хотя бы незначительного числа диплоидных сперматозоидов здесь постоянно должны образовываться триплоидные *P. esculentus—2 ridibundus*.

Полученные нами оценки распространенности полиплоидии и соотношения триплоидных биотипов на Северском Донце могут отличаться от результатов предыдущих исследователей [24] по двум причинам. Первая — недостаточная разрешающая способность метода проточной цитометрии, использованной ранее, что не позволяет однозначно разделить по

размерам генома два альтернативных триплоидных биотипа, в результате чего в этой речной системе искусственно, как минимум, завышена представленность гибридов *P. 2 esculentus—ridibundus*. Этот аспект уже обсуждался другими исследователями [24]. Вторая причина, объясняющая снижение числа полиплоидных особей, связана с резким изменением пойменных стадий, высыханием болот и засолением озер, произошедшим на Северском Донце в последние 10 лет. В результате ранее очень немногочисленная в пойме этой реки и уязвимая на южном пределе ареала прудовая лягушка просто исчезла и соответственно гибридизация почти прекратилась. К тому же гибриды, также более склонные к наземному образу жизни, чем сугубо водные озерные лягушки, попав в засушливые условия, тоже стали исчезать. В результате все более нечастая гибридизация, вызванная резким сокращением численности прудовой лягушки и гибридов, вполне могли привести к тому, что гибридизационных событий, приводящих к появлению триплоидов, стало гораздо меньше.

*S.V. Mezherin, S.Y. Morozov-Leonov,
O.V. Rostovskaya, D.A. Shabanov, L.Y. Sobolenko*

PLOIDY AND GENETIC STRUCTURE
OF HYBRID POPULATIONS OF WATER FROGS
RANA ESCULENTUS COMPLEX (AMPHIBIA,
RANIDAE) OF UKRAINE FAUNA

The present study of green frog hybrid populations of Ukraine, including analysis of allozyme variability and planimetric analysis of erythrocytes size has confirmed that the unique region in this area is the Severski Donets basin. The allopolyploid individuals there are met very frequently (5,7 % of all investigated frogs). In other areas of Ukraine only two polyploid hybrids have been recorded. Besides that, one frog was defined as triploid *Rana ridibundus*. According to our investigations, all triploid hybrids from the Severski Donets basin are identified as *P. esculentus (=lessonae)—2 ridibundus* males.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Beerli P. Genetic isolation and calibration of an average protein clock in Western Palearctic water frogs of the Aegean region : Ph. D. dissertation. — Universitet Zürich, 1994.
2. Spolsky C., Uzzell T. Natural interspecies transfer of mitochondrial DNA in amphibians // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1984. — 81, № 18. — P. 5802–5805.
3. Spolsky C., Uzzell T. Evolutionary history of the hybri-

- dogenic hybrid frog *Rana esculentus* as deduced from mtDNA analyses // Mol. Biol. Evol. — 1986. — **3**, № 1. — P. 44–56.
4. *Vorburger C., Reyer H.-U.* A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? // Cons. Genet. — 2003. — **4**, № 2. — P. 141–155.
 5. *Plötner J., Uzzell T., Beerli P. et al.* Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA : a case in western Palaearctic water frogs // J. Evol. Biol. — 2008. — № 21. — P. 668–681.
 6. *Pelaz M. P.* The biological klepton concept (BKC) // Alytes. — 1990. — **8**, № 3/4. — P. 75–89.
 7. *Günther P.* Europäische Wasserfrösche (Anura, Ranidae) und biologisches Artkonzept // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 2008. — **67**, № 1. — P. 39–53.
 8. *Берсер Л.* Является ли прудовая лягушка *Rana esculentus* обыкновенным гибридом? // Экология. — 1976. — № 2. — С. 37–43.
 9. *Vorburger C.* Fixation of deleterious mutations in clonal lineages : evidence from hybridogenetic frogs // Evolution. — 2001. — **55**, № 11. — P. 2319–2332.
 10. *Guex G.-D., Hotz H., Semlitsch R.D.* Deleterious alleles and differential viability in progeny of natural hemiclinal frogs // Evolution. — 2002. — **56**, № 5. — P. 1036–1044.
 11. *Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А.* Полуκлональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculentus*: доказательство методом проточной цитометрии // Докл. АН СССР. — 1987. — **295**, № 5. — С. 1261–1264.
 12. *Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А., Боркин Л.Я.* Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculentus* // Цитология. — 1988. — **30**, № 6. — С. 691–697.
 13. *Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther P.* Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculentus* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. — 1990. — **33**, № 5. — P. 619–627.
 14. *Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther P., Rosanov J.M.* Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // Hereditas. — 1991. — **114**. — P. 245–251.
 15. *Berger L.* Some peculiar phenomena in European water frogs // Zool. Pol. 1994. — **35**, № 3/4. — P. 267–280.
 16. *Günther P., Uzzell T., Berger L.* Inheritance patterns in triploid *Rana* «*esculentus*» // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1979. — **55**, № 1. — P. 35–57.
 17. *Christiansen D.G., Fog K., Pedersen B.V., Boomsma J.J.* Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculentus* water frogs in Denmark // Evolution. — 2005. — **59**, № 6. — P. 1348–1361.
 18. *Uzzell Th., Hotz H., Berger L.* Genome exclusion in gametogenesis by an interspecific *Rana* hybrid: evidence from electrophoresis of individual oocytes // J. Exp. Zool. — 1980. — **214**. — P. 251–259.
 19. *Schmeller D., Crivelli A., Veith M.* Is triploidy indisputably determinable in hybridogenetic hybrids by planimetric analyses of erythrocytes? // Mitt. Mus. Natur Berlin. — 2001. — № 77. — P. 71–77.
 20. *Ebendal T., Uzzell T.* Ploidy and immunological distance in Swedish water frogs (*Rana esculentus* complex) // Amphibia-Reptilia. — 1982. — **3**, № 2/3. — P. 125–133.
 21. *Tunner H.G., Heppich-Tunner S.* A new population system of water frogs discovered in Hungary // Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H. — Budapest, 1992. — P. 453–460.
 22. *Mikulicek P., Kotlik P.* Two water frog populations from western Slovakia consisting of diploid females and diploid and triploid males of the hybridogenetic hybrid *Rana esculentus* (Anura, Ranidae) // Mitt. Mus. Natkd Berl. Zool. Reihe. — 2001. — № 77. — P. 59–64.
 23. *Blommers-Schlösser P.M.A.* On the occurrence and identity of triploids of *Rana* kl. *esculentus* Linnaeus and *P. lessonae* Camerano in The Netherlands (Anura: Ranidae) // Bijdr. Dierkd. — 1990. — № 60. — P. 199–207.
 24. *Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A. et al.* Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculentus* complex) in Eastern Ukraine // Rus. J. Herpetol. — 2004. — **11**, № 3. — P. 194–213.
 25. *Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N. et al.* The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculentus* in Russia (Rostov oblast) // Rus. J. Herpetol. — 2006. — **13**, № 1. — P. 77–82.
 26. *Морозов-Леонов С.Ю.* Генетические процессы в гибридных популяциях зеленых лягушек *Rana esculentus* complex Украины : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1998. — 24 с.
 28. *Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В., Куртяк Ф.Ф.* Генетическая структура однополюх популяций зеленых лягушек *Rana esculentus* complex в равнинном Закарпатье // Цитология и генетика. — 2003. — **37**, № 1. — С. 43–47.
 29. *Ogielska M., Kierzkowski P., Rybacki M.* DNA content and genome composition of diploid and triploid water frogs belonging to the *Rana esculentus* complex (Amphibia, Anura) // Can. J. Zool. — 2004. — **82**, № 12. — P. 1894–1901.
 30. *Межжерин С.В., Песков В.Н.* Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibundus* Pall. // Цитология и генетика. — 1992. — **26**, № 1. — С. 43–48.

Поступила 24.03.09