

УДК 597.851(477.54)

## ЯКІ Ж ЗЕЛЕНІ ЖАБИ НАСЕЛЯЮТЬ ХАРКІВСЬКУ ОБЛАСТЬ? ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ І НОМЕНКЛАТУРНИЙ АСПЕКТИ ПРОБЛЕМИ

Шабанов Д. А., Коршунов О.В., Кравченко М.О.

*Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна*

Зелені жаби, що населяють Харківську область, згідно з останніми ревізіями належать до роду *Pelophylax* Fitzinger, 1843. Це два батьківські види, ставкові жаби *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) та озерні жаби, *P. ridibundus* (Pallas, 1771), а також їх диплоїдні та триплоїдні гібриди, що називаються їстівними жабами, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). Диплоїдні гібриди *P. esculentus* представлені різними формами, що відрізняються за характером гаметогенезу; триплоїди — двома формами, що відрізняються за складом геномів у генотипі. Відтворення гібридів пов'язане з феноменом геміклональної спадковості. Усі названі форми жаб можуть утворювати геміклональні популяційні системи (ГПС), де у ході спільного розмноження передаються як клональні, так і рекомбінантні геноми. У басейні Сіверського Дінця в Харківській та Донецькій областях розташований Сіверсько-Донецький центр різноманіття зелених жаб, що характеризується наявністю поліплоїдних гібридів та відсутністю (повною чи майже повною) *P. lessonae*.

**Ключові слова:** зелені жаби, геміклональне спадкування, геміклональні популяційні системи, Сіверський Донець, Харківська область.

**Which of the water frogs inhabit Kharkiv oblast? Perspectives on terminology and nomenclature.** Shabanov D.A., Korshunov O.V., Kravchenko M.O. — Latest taxonomic revisions place water frogs that inhabit Kharkiv oblast within the genus *Pelophylax* Fitzinger, 1843. These are two parent species — pool frog *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) and lake frog *P. ridibundus* (Pallas, 1771) — as well as their hybrids: which are referred to as an edible frog *P. esculentus* (Linnaeus, 1758), diploid and triploid ones. Diploid hybrids are represented by several forms, which differ in the mode of gametogenesis. Triploid hybrids are represented by two forms, which differ in the ratio of the parent genomes in the genotype. Reproduction of hybrids is associated with a phenomenon of hemiclinal inheritance. All green frogs mentioned can form hemiclinal population systems and reproduce together passing both clonal and recombinant genomes to descendants. In the Siversky Donets basin in Kharkiv and Donetsk oblasts there exist a peculiar centre of green frogs diversity. In this centre polyploid hybrids occur while *P. lessonae* is absent (or at least is very rare).

**Key words:** water frogs, hemiclinal inheritance, hemiclinal population systems, Siversky Donets, Kharkiv oblast.

## ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ У ЗАГАЛЬНОМУ ВИГЛЯДІ

Зелені жаби є одним з широковідомих символів зоології. Це одні з найпоширеніших тварин в країнах Європи з помірним кліматом, класичний об'єкт лабораторних досліджень. Ця група тварин зараз стала об'єктом інтенсивних досліджень європейських зоологів завдяки виявленому у них феномену геміклональної гібридизації [18; 28]. Можливо, саме з цим пов'язана серйозна номенклатурна і термінологічна плутанина відносно назв зелених жаб та способів їх відтворення, прояви якої охарактеризовані нижче.

**Метою** даної роботи є розгляд альтернативних систем номенклатури і термінології, що використовуються для опису зелених жаб, і вибір набору назв і термінів для подальшого застосування. Слід зауважити, що, обираючи в даній роботі певні імена та поняття, автори не відкидають інші варіанти як невірні або невдалі.

## ВИКЛАД ОСНОВНОГО МАТЕРІАЛУ ДОСЛІДЖЕННЯ

**Родова назва.** Впродовж переважної частини історії вивчення зелених жаб їх розподіл на окремі види або інші таксони проводився за зовнішніми ознаками: спочатку за загальними особливостями зовнішнього вигляду, пізніше — за морфометричними ознаками. На думку П.В. Терентьева [11], «batrachos», що згадуються Аристотелем, були озерними жабами. Зелених жаб згадували К. Геснер, А. Левенгук, Дж. Рей і інші класики біології.

К. Лінней, який заклав основи сучасної системи тварин, відніс усіх безхвостих амфібій до роду *Rana* — Жаба, та описав представників зелених жаб як вид Істівна жаба, *Rana esculenta*. Через 10 років після виходу 10-го видання «Системи природи» [27], яке стало відправним моментом систематики Нового часу, у роботі Й. Лауренті [26] жаби були відокремлені від ропух та інших груп безхвостих. Оскільки європейські жаби чітко розділяються на наземних (бурих) і водних (зелених), Л. Фіцинжер [23] виділив останніх в рід *Pelophylax*. Більшість систематиків не сприйняли це рішення, але у ХХ ст., коли род *Rana* був поділений на підроди, зелених жаб віднесли до підроду *Pelophylax*. У ХІХ ст. з'явилося багато інших назв зелених жаб, майже усі з них з часом були зведені до синонімів кількох видів.

Протягом більшої частини ХХ ст. виділяли два чи три види європейських зелених жаб. Так, зоологи радянського часу до кінця 60-х років найчастіше відрізняли два види жаб [11]: озерну, *R. ridibunda* Pallas, 1771 та «прудову», (*R. esculenta* Linnaeus, 1758); досить часто у склад останнього виду включали два підвиди: *R. esculenta esculenta* Linnaeus, 1758 та *R. esculenta lessonae* Camerano, 1882. При вико-

ристанні робіт того часу слід враховувати, що уявлення про таксони зелених жаб не співпадали із сучасними.

Ситуацію у вивченні зелених жаб докорінно змінили роботи Л. Бергера [17], який отримав форму «*esculenta*» під час схрещування форм «*ridibunda*» та «*lessonae*», а також представників батьківських форм у потомстві гібридів. Пояснити цей феномен, а пізніше й довести свої припущення за допомогою електрофорезу білків зміг Х. Тюннер [31]. Після робіт цих авторів та їх послідовників серед європейських зелених жаб почали вирізняти два батьківські види, ставкову *R. lessonae* Camerano, 1882, та озерну *R. ridibunda* Pallas, 1771 жаб, а також їх гібридів, їстівних жаб, *R. esculenta* Linnaeus, 1758.

Наприкінці ХХ – на початку ХХІ ст. накопичилися молекулярно-біологічні дані щодо досить давнього розділення зелених та бурих жаб (наприклад, [33]), що призвело до відродження родової назви, запропонованої Л. Фіцинжером [23]. Це зроблено в авторитетній таксономічній ревізії за участю Д. Фроста [24], яка ввела у обіг значну кількість нових та поновлених назв. На час написання цієї роботи наукова спільнота, ще не має єдиної точки зору щодо нової систематики. Однією з причин такого консерватизму є те, що поділяючи роди на невеликі частини, нова систематика частково нівелює значення роду як таксономічної категорії. Наприклад, з трьох видів ропух, що населяють Україну (сірої ропухи, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758); зеленої ропухи *B. viridis* Laurenti, 1768 та очеретяної ропухи *B. calamita* Laurenti, 1768), у складі роду *Bufo* лишився лише перший вид. Два інших, що завжди вважалися досить близькими, перетворилися на представників різних родів: *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768) та *Epidalea calamita* (Laurenti, 1768). Родова назва в цьому (як і багатьох інших випадках) перестала поєднувати близькі види.

Досить сильною лишається позиція прибічників залучення зелених жаб до роду *Rana* (наприклад, [29]). Автори, що поділяють ці погляди, вважають, що таксон *Pelophylax* є підродом. У такому разі повна назва озерної жаби із зазначенням підроду така: *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771. Втім, з'являється все більше робіт (особливо, американських), де зелені жаби відносяться до окремого роду. Деякі автори, що застосують назву *Pelophylax*, сприймають систематику Д. Фроста та його співавторів [24] щодо зелених жаб, та не використовують її щодо зелених ропух (наприклад, [12]). Серед авторитетних компендіумів, що містяться в Інтернеті, також можна знайти представників обох точок зору. AmphibaWeb Species Lists [15] розглядає зелених жаб у складі роду *Rana*, а Amphibian Species of the World Database [14] — до роду *Pelophylax*. Недоліком переходу на нову номенклатуру

є певний розрив між старими та новими роботами, а позитивним наслідком — більш чітке виділення саме групи зелених жаб.

Приймаючи нову точку зору [24], можна зробити висновок, що Харківську область населяють ставкові жаби *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), озерні жаби, *P. ridibundus* (Pallas, 1771) та істівні жаби, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758).

**Таксономічний статус та склад батьківських видів.** Молекулярні дані не лише відокремили зелених жаб від бурих, але й продемонстрували складну структуру широкоареальних батьківських видів, що раніше вважалися єдиними. Особливо це стосується озерної жаби. Одне з нещодавніх зведень [28] називає такі види, що виділені зі складу *R. ridibunda* (згідно з прийнятою автором номенклатурою): *R. bedriagae* Camerano, 1882; *R. terentievi* Mezhzherin, 1992; *R. cretensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994; *R. epirotica* Schneider, Sofianidou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984. Перш за все, самостійний статус отримують види, що знаходяться на межах поширення усієї групи. Але найближчим часом зміни можуть торкнутися навіть центрально- та східноєвропейських представників цієї групи. Й. Пльотнер вважає озерну жабу «надвидом», та вказує на розділеність її ареалу між кількома формами, які суттєво відрізняються одна від одної генетично. Оскільки П.С. Паллас описав озерну жабу з узбережжя Каспію, назва «*ridibunda*» у її вузькому сенсі залишиться за південно-східними представниками цього «надвиду». В Україні форма *ridibunda*, за Пльотнером, поширена лише у Криму, а континентальну частину території країни населяє форма *fortis* Boulenger, 1884. Термін «форма» застосовується тут без будь-якої прив'язки до її таксономічного рангу, у сенсі, що пропонує Е. Майр [7]. Чи має ця форма статус підвиду або виду, покажуть подальші дослідження.

Вид Ставкова жаба втратив частини ареалу, які, за сучасними уявленнями, населяють *R. bergeri* Gunther, 1985 та *R. shqiperica* Hotz, Uzzell, Gunther, Tunner & Heppich, 1987 [28]. Можливо, з часом таксономічні зміни торкнуться й представників цього виду, що населяють територію України.

**Таксономічний статус диплоїдних гібридів.** Найстаріша з наукових назв зелених жаб, яку дав ще К. Лінней, належить гібридній жабі [28]. Зазвичай гібриди не мають самостійних назв, але й гібридизація у зелених жаб не є звичайною. Під час гаметогенезу у гібридних жаб одні з батьківських геномів (клональні) переходять у статеві клітини, а інші — елімінуються. Передача між поколіннями клональних геномів відбувається, як правило, без рекомбінації, хоча відомі й приклади утворення міжвидових рекомбінантів [28; 29].

На користь надання їстівним жабам самостійного статусу свідчить те, що гібриди не виникають раз по раз при схрещуванні батьківських видів, а стійко відтворюються у ряді поколінь, передаючи клональний геном і набуваючи нових особливостей в ході еволюції. Гібриди мають свій ареал, що виходить за межі пересічення ареалів батьківських видів. Крім того, відомо, що гібридизація батьківських видів в природі трапляється досить часто, проте продукти такої гібридизації зазвичай мають знижену життєздатність і часто є стерильними, тому програють гібридам, що відтворюються шляхом гібридогенезу [28]. Істотною обставиною є те, що гібриди можуть утворювати популяції, де існують без схрещування з батьківськими видами. В даному випадку, як і в багатьох інших, багатство проявів життя не укладається в прокрустове ложе однозначних правил і уніфікованих категорій. Лишається фактом те, що після відкриття гібридної природи їстівних жаб наукове співтовариство продовжило користуватися назвою *R. esculenta* (а з часом — *P. esculentus*).

Аби додати певний таксономічний статус таким гібридним формам, А. Дюбуа та Р. Гюнтер запропонували ввести таксономічну категорію клептон [21; 22]. Згідно з цим підходом, гібридних жаб слід називати *Rana kl. esculenta* або *Pelophylax kl. esculentus*, але у більшості сучасних робіт ця вимога не виконується, а Міжнародним кодексом зоологічної номенклатури такі зміни видових назв не передбачені [9]. У значній кількості сучасних публікацій *P. esculentus* називають просто «видом», але не слід забувати, що це — гібридогенетичний таксон з назвою, що подібна до видової.

Слід зауважити, що навіть диплоїдні *P. esculentus*, що мають генотип, який складається з геномів *P. lessonae* та *P. ridibundus*, не тільки неодноразово виникали внаслідок гібридизації батьківських видів, а й відрізняються за характером свого гаметогенезу. Серед них, у тому числі на території Харківської області [2; 13], зустрічаються особини, що продукують гамети з клональними геномами *P. lessonae*, з геномами *P. ridibundus*, і, навіть такі, що водночас виробляють (у певному співвідношенні, що є характерним для кожної особини) гамети з клональними геномами або *P. lessonae*, або *P. ridibundus*. Ці форми диплоїдних гібридів не мають (і, вірогідно, й не повинні мати) самостійного таксономічного відображення. Позначаючи геноми батьківських видів як L та R відповідно першим літерам їх видових імен, а також показуючи клональний характер геному поміщенням його символу у дужки, ми можемо відрізнити ці форми жаб за символічними позначеннями їх генотипів: L(R), (L)R та (L)(R). Втім, слід відзначити, що різні форми диплоїдних гібридів можуть виникати незалежно одна від одної та конкурувати між собою.

**Таксономічний статус триплоїдних гібридів.** Номенклатурні проблеми, що пов'язані з зеленими жабами, ускладнюються наявністю у цьому комплексі поліплоїдних гібридів. Протягом останнього десятиріччя три- та навіть тетраплоїдні гібриди знайдені у Харківській області [2; 13; 19]. У відповідності з поглядами багатьох фахівців [28], назва *P. esculentus* не може відноситися до поліплоїдних форм. Втім, у багатьох роботах назви *R. esculenta* або *P. esculentus* відносяться як до диплоїдних, так і до триплоїдних гібридів [18].

Певні недоліки є в усіх можливих способах вирішення цієї номенклатурної проблеми. Якщо ім'я, яке дав К. Лінней, належало диплоїдному гібриду, слід пам'ятати, що триплоїдні гібриди є, безумовно, іншими формами. Втім, відомо, що у деяких популяційних системах (у тому числі й розповсюджених у басейні Сіверського Дінця в Харківській області; [13] диплоїдні та триплоїдні гібриди існують сумісно, схрещуються, і, вірогідно, породжують один одного. Крім того, відомо, що диплоїдні гібриди можуть являти собою різні форми. Якщо назва *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) обіймає усі форми диплоїдних гібридів, логічно вносити до цієї групи і триплоїдів (а також тетраплоїдів). Таке трактування назви *P. esculentus* не відповідає звичному застосуванню видових назв, але не слід забувати, що й самі гібридні жаби мають статус не виду, а певного гібридогенного таксону.

**Спосіб відтворення гібридних жаб.** Спосіб існування та відтворення *P. esculentus* не відповідає тому, що можна вважати «типовим випадком», згідно сучасних біологічних уявлень. При розмноженні гібридів не відбувається менделєвська рекомбінація батьківських генів; певні геноми передаються клонально [4; 16; 28]. Вперше такий тип відтворення було описано у риб *Poeciliopsis* [30] під назвою «гібридогенез». Ця назва не є вдалою, тому що головною особливістю такого феномену є не поява гібридів, а спосіб їх відтворення. Іншими назвами для цього феномену є «гаметний (геномний) паразитизм» [25], «кредитогенез» [1], «клептогенез» [21], «мероклональне спадкування у гібридів» [34], але найпоширенішим терміном є «геміклональне спадкування».

Певним недоліком терміну «геміклональний» (тобто «напівклональний») є те, що у триплоїдних гібридів клонально передається аж ніяк не половина їхнього геному. Те, що відбувається у триплоїдів, точніше характеризує термін «мероклональне» («частково клональне») спадкування, й саме цим пояснюється логіка авторів [34], що запропонували його для вивчення зелених жаб. Але цей термін майже не знайшов поширення, і, крім того, застосовується у протистології для опису спадкування, при якому від рекомбінації є захищеним не увесь геном, а його певна частина (наприклад, [20]).

Специфікою зелених жаб (як і деяких інших видів з геміклональним спадкуванням) є їхня здатність утворювати спільні групи розмноження, що складаються з представників різних (за кількістю геномів, їх походженням та характером гаметогенезу) форм. У склад цих груп розмноження можуть входити як представники батьківських видів, так і різноманітні гібриди. Називати ці групи «популяціями» невірно, тому що у склад популяцій мають входити представники одного виду.

Для позначення таких груп застосовували терміни на кшталт «популяція L-E системи» [33] або «змішані популяційні системи l-e-типу» [6]. В таких позначеннях літера L відповідає *P. lessonae*, R — *P. ridibundus*, E — *P. esculentus*, а Et — триплоїдним представникам *P. esculentus*. Й. Пльотнер [28] підкреслює, що назву «популяційні системи» слід застосовувати лише для таких систем, де відбувається гібридогенетичне (геміклональне) відтворення гібридів. Щоб підкреслити цю обставину, ми вважаємо за краще застосовувати поняття геміклональної популяційної системи (скорочено — ГПС).

Наприклад, ми можемо сказати, що для басейну Сіверського Дінця у межах Харківської області є характерними популяції та ГПС зелених жаб наступних типів: R, RE, Ret та Et. У басейні Дніпра в цій області поширені популяції та ГПС R, L, RE та REL типів [4]. У разі такого застосування понять, вираз «популяція R типу» означає звичайну популяцію *P. ridibundus*.

**Сіверсько-Донецький центр різноманіття зелених жаб.** Поняття «центр різноманіття» слід відрізнити від понять «центр походження», «центр видоутворення» та інших. Наприклад, згідно визначенням, прийнятим ООН у Міжнародному договорі про рослинні генетичні ресурси для виробництва продовольства й ведення сільського господарства, що вступив у силу в 2004 р., поняття центра різноманіття (на відміну від центра походження) означає географічну територію, що містить високий рівень різноманіття (у контексті договору — культурних видів рослин) в умовах in-situ [8].

З цієї точки зору можна встановити, що територія басейну Сіверського Дінця у Харківській області (а також нижче за течією цієї річки у Донецькій та Луганській областях України й до Ростовської області Росії) є центром різноманіття зелених жаб [2; 4; 13; 19]. У р. Сіверській Донець та пов'язаних з нею водоймах розташовані ГПС RE, Ret та Et типів; цей регіон поширення триплоїдів відділений від інших місць їх постійного існування приблизно на 1000 (Східна Польща) та 1500 (Західна Угорщина) кілометрів [19]. У Зміївському районі Харківської області зареєстровані навіть поодинокі тетраплоїдні особини [2; 19]. Найрізноманітніші популяції зелених жаб

знаходяться у Харківській області та північній частині Донецької області, де у достатній кількості наявні біотопи, що необхідні для існування *P. esculentus*. Незвичайною особливістю цього центру є повна або майже повна (немає достовірних знахідок статевозрілих особин) відсутність в ньому *P. lessonae* [5]. За найхарактернішою ознакою — зв'язком з річкою Сіверський Донець — цей центр можна назвати Сіверсько-Донецьким центром різноманіття зелених жаб.

Дана робота підтримана сумісним грантом ДФФД України и ФФД Росії (договір с ДФФД № Ф 28/268-2009).

#### Література

1. Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Ж. общ. биол. — 1980. — Т. 41, № 4. — С. 485–506.
2. Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства — К.: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2005. — С. 23–26.
3. Гребельный С. Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. — СПб.: ЗИН РАН, 2008. — 288 с.
4. Коршунов А. В. Экологические особенности биотопического распределения представителей *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2008. — С. 48–57.
5. Коршунов А. В. Распространение и особенности экологии *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), прудовой лягушки (Amphibia, Ranidae) в Харьковской области. // Zoocenosis-2009. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. — Дніпропетровськ, ДНУ, 2009. (у друку)
6. Лада Г. А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. — Тамбов, 1995. — С. 88–109.
7. Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
8. Международный договор о растительных генетических ресурсах для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства. — [http://www.un.org/russian/documen/convents/genetic\\_resources.pdf](http://www.un.org/russian/documen/convents/genetic_resources.pdf)
9. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. — 223 с.
10. Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Некрасова О. Д., Куртяк Ф. Ф., Шабанов Д. А., Коршунов А. В. Эволюционно-генетические аспекты полуклонального воспроизводства гибридной формы *Rana kl. esculenta* (Amphibia, Ranidae) // Науковий вісник Ужгородського університету: Серія: біологія. — 2007. — Випуск 21. — с. 79–84.



11. Терентьев П. В. Характер географической изменчивости зеленых лягушек // Л.: Труды Петергофского биологич. института ЛГУ. — 1962. — С. 98—121.
12. Писанец Е. М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. — 312 с.
13. Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазепа Г. А. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. — 2006. — Випуск 3 (№ 729). — 208—220.
14. Amphibian Species of the World Database. — <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia>
15. AmphibaWeb Species Lists. — <http://amphibiaweb.org>.
16. Avise J. C. Clonality: the genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animal. — New York: Oxford University Press, 2008. — 237 p.
17. Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? // Ann. Zool. PAN. — 1964. — Vol. 22, № 13. — P. 245-261.
18. Berger L. European green frogs and their protection. — Poznan: Fundacja Biblioteka Ekologiczna, 2008. — 72 p.
19. Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. — 2004. — Vol. 11, № 3. — P. 194—213.
20. Charlebois R. L. (ed.). Organization of the prokaryotic genome. — Washington: American Society for Microbiology, 1999. — 378 p.
21. Dubois A., Günther R. Klepton and Synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology // Zool. Jb. Syst. — 1982. — Bd. 109. — P. 290—305.
22. Dubois A. List of European species of Amphibians and Reptiles: will we soon be reaching “stability”? // Amphibia-Reptilia. — 1998. — Vol. 19, № 1. — P. 1—28.
23. Fitzinger L. J. F. J. Systema reptilium. — Vindobonae [Wien]: Braumüller et Seidel, 1843. — 106 p.
24. Frost D. R., Grant T., Faivovich J. N., Bain R. H., Haas A., Haddad C. L. F. B., De Sa’ R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C., 2006. The Amphibian tree of life. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 297. — 370 p.
25. Günther R. Untersuchungen der Meiose bei Männchen von *Rana ridibunda* Pall., *Rana lessonae* Cam. und der Bastardform “*Rana esculenta*” L. (Anura) // Biologisches Zentralblatt. — 1975. — Bd. 94, N. 3. — S. 277—294.
26. Laurenti J. N. 1768. Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austracorum, quod auctoritate et consensu. Vienna, Joan. Thomae, 217 pp.

27. Linné C., von. 1758: Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Tomus I.- Laurentii Salvii, Holmiae, 823 pp.

28. Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. — 161 S.

29. Plötner J., Uzzell T., Beerli P., Spolsky C., Ohst T., Litvinchuk S. N., Guex G.-D., Reyer H.-U., Hotz H. Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA: a case in western Palearctic water frogs // J. Evol. Biol. — 2008.

30. Schultz R.L. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates // Amer. Natur. — 1969. — Vol. 103. — P. 605–619.

31. Tunner H.G. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch. — 1974. — Bd. 12, № 4. — P. 309–314.

32. Uzzell T.M., Berger L. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenic associate *Rana esculenta* // Proc. Acad. nat. Sci. Phila. — 1975. — Vol. 127. — P. 13–24.

33. Veith M., Kosuch J., Vences M. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) // Molec. phylogen. Evol. — 2003. — Vol. 26. — P. 310–327.

34. Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. — 1990. — Vol. 33, № 5. — P. 619–627.

**Какие же зеленые лягушки населяют Харьковскую область? Терминологический и номенклатурный аспекты проблемы. Шабанов Д.А., Коршунов А.В., Кравченко М.А.** — Зеленые лягушки, населяющие Харьковскую область, согласно последней ревизии принадлежат к роду *Pelophylax* Fitzinger, 1843. Это два родительских вида, прудовая лягушка *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) и озерная лягушка, *P. ridibundus* (Pallas, 1771), а также их диплоидные и триплоидные гибриды, называемые съедобными лягушками, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). Диплоидные гибриды *P. esculentus* представлены различными формами, отличающимися по характеру гаметогенеза; триплоидные — двумя формами, отличающимися по составу геномов в генотипе. Воспроизводство гибридов связано с феноменом гемиклональной наследственности. Все названные формы лягушек могут образовывать гемиклональные популяционные системы (ГПС), где в ходе совместного размножения передаются как клональные, так и рекомбинантные геномы. В бассейне Северского Донца в Харьковской и Донецкой областях расположен Северско-Донецкий центр разнообразия зеленых лягушек, характеризующийся наличием полиплоидных гибридов и отсутствием (полным или почти полным) *P. lessonae*.

**Ключевые слова:** зеленые лягушки, гемиклональное наследование, гемиклональные популяционные системы, Северский Донец, Харьковская область.