

УДК 502.74 (047)

ВИДИ НИЖЧИХ ТЕТРАПОД УКРАЇНИ: У ПРИРОДІ ТА НА ПАПЕРІ

І. Загороднюк

*Інститут зоології ім. Івана Шмальгаузена НАН України
вул. Хмельницького 15, Київ-30, Україна
zoozag@mail.ru.*

Проаналізовано проблеми систематики тварин з огляду на поняття і критерії визначення виду як біологічної системи і систематичної категорії. Розглянуто систематичну групу представлену в Україні кількома полівидовими таксономічними системами — від аловидів і напіввидів із гібридними зонами до гібридних комплексів типу клептонів. Визначено зниження “планки” виду на шкалі біологічної диференціації і домінування географічних критеріїв виду, формально підкріплених молекулярно-генетичними. Темп зростання списку видів, які визнають у складі регіональної фауни, сягає 5 % на десятиліття. Фактичних змін складу фауни (вимирання, інвазії тощо) за історичні часи не відбулося, і зміни списку визначені виключно змінами наших поглядів на критерії виду.

Ключові слова: амфібії, види, різноманіття, таксономія, ейдологія, Україна.

Поняття виду в біології — одне з фундаментальних, з одного боку, та одне з найменш визначених [3, 7, 25, 42]. Більшість концепцій виду розроблено на хребетних, тому й аналізувати сталість цього поняття ліпше на тих самих об'єктах. Для аналізу обрано групу найбільш примітивних тетрапод — амфібій, у яких поєднані ознаки як рибоподібних, так і амніотних хребетних. Особливий інтерес становлять добре досліджені фауни і регіони, у відношенні яких немає підстав сподіватися на відкриття нових раніше не бачених тут видів.

Такими є амфібії фауни Європи загалом та України зокрема. Тут ступінь вивченості території і групи надзвичайно високий, а рівень знань про мінливість видів і родів взагалі не дає змоги відкрити раніше не бачені форми [26, 28]. Тому на прикладі таких фаун можна розглядати не тільки зміни фауни, але й зміни наших уявлень про біорізноманіття, що залежні виключно від парадигми, тобто системи поглядів, що загальноприйняті в окремі періоди розвитку наукової думки [33].

За час розвитку батрахології в Україні змінилося кілька поколінь дослідників і, відповідно, кілька концепцій виду: від типологічної (музейної) до ізоляційної (біологічної), від виду як універсалії до виду як популяційної системи (з межами, не визначеними у просторі і відносними у часі), від виду морфологів до виду генетиків, від великих видів до малих, від зрозумілого усім діагнозу до сумнівних ознак, складних навіть для фахівців, від видів, які розрізняв кожний, до видів, які тепер не завжди не розрізняють фахівці.

Обсяг групи у фауні України трактують суперечно, ми приймаємо його загалом згідно з останнім оглядом [5], за яким в Україні визнано 20 сучасних видів, що належать

до шести родин. Загалом для групи в межах нашої фауни характерний дуже високий рівень монотиповості [6]. Зокрема, шість родин представлені лише сімома родами, тобто майже всі родини представлені лише одним родом. Відповідно три роди представлені лише одним видом (*Salamandra*, *Pelobates*, *Hyla*), ще по одному — двома і трьома видами (*Bombina*, *Bufo*), а два роди — тритон (*Triturus*) і жаба (*Rana* s. l.) — включають по шість видів кожний (табл. 1). Наразі відбувається черговий етап таксономічної ревізії, і два монотипові (в обсязі фауни України) роди — *Pelobates* та *Hyla* очевидно, будуть поділені на два аловиди кожний.

Таблиця 1

Таксономічний обсяг сучасних амфібій фауни України, за даними [5])

Клас	Ряд	Родина	Рід	Кількість видів	
<i>Salamandriodes</i>	<i>Salamandriiformes</i>	<i>Salamandridae</i>	<i>Salamandra</i>	1	
			<i>Triturus</i>	6	
<i>Raniodes</i>	<i>Bombiniformes</i>	<i>Bombinatoridae</i>	<i>Bombina</i>	2	
			<i>Pelobatiformes</i>	<i>Pelobates</i>	1 (2?)
	<i>Raniformes</i>	<i>Bufo</i>	<i>Bufo</i>	3	
			<i>Hylidae</i>	<i>Hyla</i>	1 (2?)
			<i>Ranidae</i>	<i>Rana</i>	6
2 класи	4 ряди	6 родин	7 родів	20 видів	

Структуру родинних стосунків амфібій у сучасній фауні України можна відобразити у вигляді такої класифікації. Її особливістю є підвищені ранги надродинних груп [41] та визнання більшості “малих” видів як самостійних систематичних одиниць (у групі гребенястих тритонів, зелених жаб, ропавок і ракань). Амфібій класифіковано за п'ятьма категоріями — ряд, родина, рід, група видів, вид. Найбільша таксономічна різноманітність властива гілці *Raniodes* (*Salientia*) → *Raniformes* → *Ranidae*. Нові доповнення до традиційного списку видів [21, 26, 31] позначено знаком «●», очікувані зміни позначено «?».

Класифікація амфібій України, за [5]ряд *Salamandriiformes* Zagorodniuk, 1997 — саламандроподібніродина *Salamandridae* Gray, 1825 — саламандровірід *Salamandra* Laurenti, 1768 — саламандра*Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) — саламандра плямиста.рід *Triturus* Rafinesque, 1815 — тритон

група "crystatus" — тритони гребенясті

Triturus cristatus (Laurenti, 1768) — тритон гребенястий● *Triturus karelini* (Strauch, 1870) — тритон Кареліна● *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903) — тритон дунайськийгрупа "vulgaris" — тритони звичайні ("*Paleotriton*" — "дрібнотілі" тритони)*Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) — тритон звичайний*Triturus montandoni* (Boulenger, 1880) — тритон карпатський

група "alpestris" — тритони альпійські (імовірно, окремий підрід)

Triturus alpestris (Laurenti, 1768) — тритон гірськийряд *Bombiniformes* Zagorodniuk, 1999 — кумкоподібні

родина Bombinatoridae — кумкові
 рід *Bombina* Oken, 1816 — кумка
Bombina bombina (Linnaeus, 1761) — кумка звичайна
Bombina variegata (Linnaeus, 1758) — кумка гірська

ряд Pelobatiformes Zagorodniuk, 1999 — ропавкоподібні
 родина Pelobatidae Bonaparte, 1850 — ропавкові
 рід *Pelobates* Wagler, 1830 — ропавка
Pelobates fuscus (Laurenti, 1768) — ропавка звичайна
 • [аловид? *Pelobates* "borkini" — ропавка східна]

ряд Raniformes Zagorodniuk, 1997 — жабоподібні
 підряд Bufonoidei (s. l.) — ропухоподібні
 родина Bufonidae Gray, 1825 — ропухові
 рід *Bufo* Laurenti, 1768 — ропуха
 група видів "viridis" — ропухи зелені
Bufo viridis Laurenti, 1768 — ропуха зелена
Bufo calamita Laurenti, 1768 — ропуха очеретяна
 група видів "bufo" — ропухи звичайні
Bufo bufo (Linnaeus, 1758) — ропуха звичайна
 родина Hylidae Gray, 1825 — раканеві
 рід *Hyla* Laurenti, 1768 — раканя
Hyla arborea (Linnaeus, 1758) — раканя звичайна
 • [аловид? *Hyla schelkownikowi* Сергюв — раканя понтійська]

підряд Ranoidei (s. l.) — жабоподібні
 родина Ranidae Gray, 1825 — жабові
 рід *Rana* Linnaeus, 1758 — жаба
 підрід *Rana* (s. str.) — жаби бурі
Rana temporaria Linnaeus, 1758 — жаба трав'яна
Rana arvalis Nilsson, 1842(вкл. *wolterstorffi*) — жаба гостроморда
Rana dalmatina Bonaparte, 1840 — жаба прудка
 підрід (рід?) *Pelophylax* s. Dubois, 1992 — жаби зелені
Rana ridibunda Pallas, 1771 — жаба озерна
Rana esculenta Linnaeus, 1758 — жаба ставкова¹
 • *Rana lessonae* Camerano, 1882 — жаба Лессона

Темпи зміни списку. Кількість визнаних у різні часи видів доволі сильно відрізняється. Загалом ці відмінності можна пояснити тенденцією до збільшення кількості видів, які визнають [11, 37]. Головною причиною цього є не відкриття раніше невідомих видів, а підвищення рангу форм, що мали статус підвидів. Такі зміни стосуються кількох груп: гребенястих тритонів (*Triturus* gr. *cristatus*) і зелених жаб (*Rana* gr. *esculenta*); тенденція до подрібнення видів з'явилась щодо часникових жаб (*Pelobates* gr. *fuscus*) і деревних жаб (*Hyla* gr. *arborea*). Перших поділяють на східну і західну генетичні раси [2, 36], дру-

¹ Ця форма є не видом, а так званним клептоном: фертильним гібридом двох суміжних видів.

гих — на номінативну материкову форму і кримсько-кавказьку *schelkovicowi* Cernov [5], хоча кримських ракань часто зачислюють до номінативної *arborea* L. [26, 30] (генетичні дані підтверджують самотність кримської популяції ракань [16]).

Така тенденція до подрібнення видів є загальною. Наприклад, у європейській фауні кількість видів амфібій тільки після впровадження у практику таксономічних досліджень генетичних маркерів — (тобто після періоду стабілізації системи у 1910–1960 рр.) — збільшилася з 43 до 72, тобто на 67 % [52]. Темпи зміни списку фауни України подібні і сягають 5 % за кожні 10 років, що збігається з темпами приросту кількості видів ссавців [4]. Однак те, що було видом (у часи від Ліннея [45] до Нікольського [19]), тепер стало, щонайменше, групою видів. У цьому разі ранг того, що вважають видом, дедалі знижується, діагноз таких видів переходить у майже невидимі ознаки. З огляду на це темпи зміни кількості визнаних у нашій фауні видів зовсім не мають тенденції до зниження (табл. 2).

Таблиця 2

Зміни кількості видів амфібій, що визнані у фауні України, за останні 100 років

Родина	Кількість видів на певний період досліджень*						Прогноз 2005 *	Приріст за 100 років
	1905	1937	1955	1959	1985-99	1999		
Salamandridae	4	4	5	5	5	7	7	75 %
Bombinatoridae	2	2	2	2	2	2	2	0 %
Pelobatidae	1	1	1	1	1	1	2	100 %
Bufo	3	3	3	3	3	3	3	0 %
Hyla	1	1	1	1	1	1	2	100 %
Rana	4	4	5	5	5	6	6	50 %
Разом	15	15	17	17	17	20	22	47 %

* 1905 — Нікольський [19], 1937 — Терентьев, Чернов [29], 1955 — Пашенко [21], 1959 — Тарашук [26], 1985 — Щербак [31] та ін. [12], 1999 — Загороднюк [5] і Кузьмин [11]; прогноз — без урахування можливих втрат.

Найбільших змін зазнали погляди на видовий склад політипних амфібій: передусім, тритонів групи *Triturus cristatus*. Суттєві зміни відбулися також у розумінні поняття й обсягу видів *Pelophylax* (зелені жаби). У цих двох групах кількість визнаних науковцями видів збільшилася за 100 років на 75–100 %. Інші полівидові комплекси виявлені у складі морфологічно однорідних видів з монотипних (на рівні регіону) родів *Pelobates* та *Hyla*. Тут кожний (єдиний) їхній вид представлений двома географічними формами високого рівня відокремленості (аловиди?). Таксономія інших груп (зокрема, *Bombina* та *Bufo*) є більш стабільнішою, і за 100 років їхніх досліджень зміни тут не відбулися.

Найліпше зміни складу і таксономічної структури фауни (або наших уявлень про неї) можна простежити при порівнянні різновікових даних. Порівняємо наведений вище список фауни зі списком Пашенко [21] як відповідником стабілізованих на той час загальноєвропейських поглядів [48] та першим повним списком земноводних України в сучасних її межах (табл. 3). Показником таксономічного багатства служить сума таксонів відповідного рангу (видів тощо), а показником відносного різноманіття — відношення кількості видів до родів (видове багатство родів), родів до родин (родове — родин) і т. д.

Незважаючи на тенденції до подрібнення всієї системи загалом і класифікації таксонів на рівні регіональної фауни, зберігається стале співвідношення рівнів таксономічної диференціації амфібій (див. табл. 3). На рівні регіональної фауни видове багатство

родів амфібій $D=2,4-2,8$ (видів на рід), що вище рівня диференціації інших груп тетрапод, зокрема, й ссавців, у яких $D_{spe}=1,7$ (див. табл. 3). Оскільки на рівні локальних фаун звичайно представлені види різних родів [7], то можна стверджувати, що амфібії демонструють вищий рівень просторової (географічної) диференціації видів, який підтверджує значна частка серед них аловидів та маргінально симпатричних пар (наприклад, тритони і кумки).

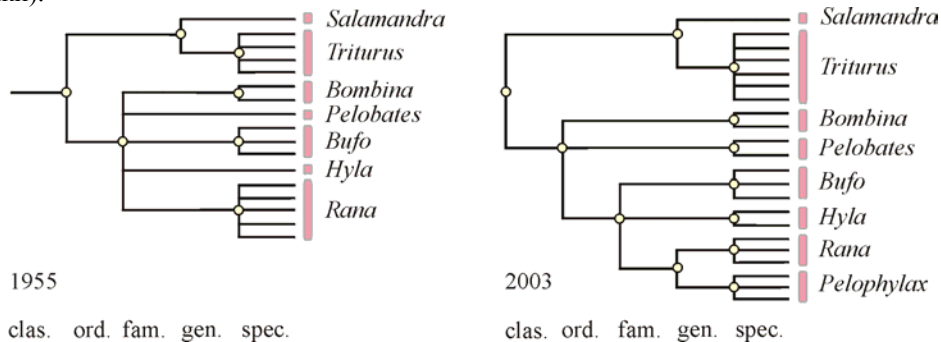


Рис. 1. Дві системи поглядів на обсяг і структуру родинних стосунків амфібій України: 1955 — схема середини ХХ ст. [21], 2003 — схема початку ХХІ ст. ([5], з доповненнями).

Таблиця 3

Порівняння таксономічної структури батрахофауни України, прийнятої в працях різної давнини згідно з даними, показаними на рис. 1 (1955 — [21], 2003 — наша праця)

Таксономічне багатство	Абсолютно		Таксономічне різноманіття	Індекс простий*			Індекс квадратичний	
	1955	2003		1955	2003	Мам.	1955'	2003'
Кількість видів, N_{spe}	17	22	видове, D_{spe}	2,4	2,8	1,7	41	61
Кількість родів, N_{gen}	7	8	родове, D_{gen}	1,2	1,3	2,6	8	11
Кількість родин, N_{fam}	6	6	родинне, D_{fam}	3,0	1,5	3,4	18	9
Кількість рядів, N_{ord}	2	4	рядове, D_{ord}	2,0	2,0	8,0	4	4
Сума таксонів	32	40	сумарне, D_{sum}	8,6	7,6	15,7	71	85

Примітка: індекси $D_{spe}=N_{spe}/N_{gen}$, $D'_{spe}=(N_{spe})^2/N_{gen}$; Мам. — дані для ссавців, за [8].

Складні моделі. Практично всі полівидові таксономічні комплекси та їхні складові (малі види) не відповідають класичним уявленням про вид або порушують хоча б один із загальноприйнятих (“книжних”) критеріїв виду. Розглянемо такі ситуації, розділивши приклади за типами моделей: від аловидів до клептонів (рис. 2). (З інших, відсутніх у амфібій з України, ситуацій можна назвати також: гібридогенні види, клональні гіногенетичні форми, неотенічні форми тощо).

Аловидовий комплекс — один із найпоширеніших типів таксономічної диференціації “великих” видів серед хребетних [4, 20, 43]. Кожний зі складових таких видів — аловид — є самостійною еволюційною одиницею і, отже, прирівнюваний за рангом до виду, проте за рівнем відмін від суміжних форм є підвидовою формою, диференційовану переважно за географічною ознакою [15]. Часто аловиди формують “кола рас” [20] з ви-

разною транзитивністю всіх ключових ознак [10]. Такі аловиди описано для гребенястих тритонів (*Triturus cristatus* + *dobrogicus* + *karelini*), граничний з видовим статус мають алоформи тритона звичайного (*T. vulgaris* + *ampelensis*) [13, 17, 46, 47, 50], а також географічні раси деревних і часникових жаб (*Hyla* і *Pelobates*) [loc. cit.]; вікарний комплекс (змикання ареалів без зони симпатрії) формують кумки (*Bombina bombina* + *variegata*) [24, 53]. В усіх випадках “малі види” виглядають як сегменти мінливості одного великого виду, і в зонах контакту їхніх ареалів закономірно є гібриди.

Гібридні форми і популяції виявлені в кількох різних групах, у тому числі і в межах згаданих вище аловидових комплексів тритонів. Стійкі гібридні зони відомі між кумками гірською і звичайною (*Bombina variegata* + *bombina*), зокрема в Передкарпатті [24, 32, 34]. Такі зони виявляються доволі вузькими (десятьки кілометрів), проте тут є інтенсивна гібридизація. Окрім кумок, такі гібридні комплекси виявлені серед тритонів, зокрема, між *Triturus dobrogicus* та *T. cristatus* у басейні Бугу [27] і Тиси [46]. Численні гібридні форми — звичайно на рівні особин — зареєстровані в місцях співіснування ропух групи “viridis”: *Bufo viridis* + *B. calamita* [22]. Поступаючись численним фактам формування міжвидових гібридів [20], біологічна концепція виду давно “дозволила” 10 % концентрацію гібридів в зонах контакту видових ареалів [15, 35], і лише вище цього значення дві взаємодіючі популяції відносять до одного виду². Попри це, згадані пари в місцях їх контакту часто утворюють гібридні зони з переважанням частки гібридів над батьківськими формами. Складний гібридний комплекс формують зелені жаби, представлені трьома напіввидами групи *Pelophylax*.

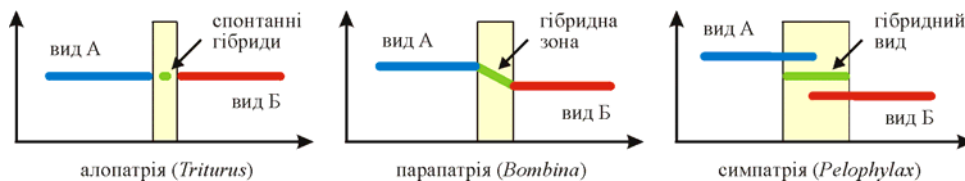


Рис. 2. Три рівні просторово-таксономічної диференціації близьких видів, представлених у фауні України: гребенястих тритонів (аловиди), кумок (гібридизація в зонах контакту ареалів) та зелених жаб (гібридизація в зоні симпатрії з утворенням клептонів).

Клептон — паравидове поняття, запропоноване для позначення таксономічних комплексів гібридогенного походження [38, 40], за якого гібридні форми зберігають свою самобутність і в разі зворотного схрещуванні дають вищеплення самих себе. Концепція клептону розроблена саме на жабах [38, 39, 49], і її відношення до поняття “вид” є дуже опосередкованим [44]. Клептон — не більш виняткове явище, ніж з’ясування гібридного походження тих чи інших видів, у тому числі й із гіпотетичними батьками [44]. В частині таких випадків, особливо докладно описаних для жаб групи *Pelophylax* [11, 18, 51], гібридизація розглядається не як випадкове явище, а як спосіб формування нових стабільних популяцій в зоні контакту ареалів батьківських форм [1]. При цьому гібридизація йде по всій доволі широкій зоні симпатрії.

² Цей критерій не уточнює межі розрахунку згаданих 10 %: в межах всієї зони симпатрії чи тільки в межах ареалу гібридів, рахуючи всіх чи лише статевозрілих особин і т.д.

Критерії виду. Три головні моделі таксономічної диференціації амфібій з території України (див. рис. 2) мають спільні риси: всі вони пов'язані з просторовою диференціацією “малих” видів і з формуванням гібридних популяцій у зонах їхнього контакту. Відповідно, формується закономірний ряд від простих одновимірних моделей з аловидами до складних полівидових комплексів, що включають гібридні форми (див. рис. 2). В усіх цих випадках три класичні критерії виду не працюють одночасно (просторовий, морфологічний, репродуктивний), і класична схема формування симпатричної пари репродуктивно ізольованих та екологічно (або й морфологічно) диференційованих популяцій не діє. Аналіз реальних ситуацій (наприклад, [14]) дає змогу стверджувати, що для всіх схем спільною є просторова диференціація, і репродуктивна ізоляція досяжна лише завдяки просторовій ізоляції.

Такі просторово розмежовані (алопатричні чи парapatричні) форми за традиційними підходами визнаються складовими єдиного політипного виду, проте наразі йде нова ревізійна хвиля, матеріалом для якої стали саме географічні форми. Взаємини між подібними формами дуже складні і часто виявляються у частковій їхній репродуктивній ізоляції [23]. Власне аналіз географічних форм (передусім, ізолятів) і став основою сучасного диференціювання таксонів, що підкріплюється очевидним нападком мерономічного голоду та зміною парадигми. Сучасні види часто не мають морфологічного критерію і, зрозуміло, відображають інший зміст порівняно з визнаними видами амфібій ХХ століття. Час змінив критерії, і ці критерії тепер зовсім не збігаються з етимологією слова “вид”.

Руйнацію поняття “вид” забезпечують два процеси. По-перше, відбувається суттєве зниження “планки видовості” на шкалі біологічної диференціації (вид — те, що знаходиться між популяцією і родом). Тепер щораз частіше те, що вважали ознаками підвидів чи особливостями географічної мінливості одного політипного виду, приймають за особливості окремих видів [9]. Особливо яскраво це виявляється у серіях просторово ізольованих форм, як аловидів, так і квазівидів. Інше послаблення поняття “вид” відбувається у зв'язку із численними фактами міжвидової гібридизації, що виявляється на кількох рівнях: спонтанна гібридизація, стабільні гібридні зони, клептони, гібридогенні види. Раніше гібридів вважали ознаками єдності популяцій або не-універсальності категорії “вид”, тепер — у кращому випадку — плутають “відновлення панміксії” з “порушенням ізоляції”.

Можливі ускладнення від нестабільності системи. Протягом останніх десятиліть відбувається активне руйнування концепції біологічного виду, що робить дедалі складнішими екологічні та моніторингові дослідження. Численні вправи нових систематиків ускладнюють розуміння самого поняття “вид”. Порушення цієї концепції, й так доволі нестійкої і багатолітньої, веде до зміни всього підходу до аналізу й охорони біорізноманіття. Щоб аналізувати структуру фауністичних комплексів і розробляти плани дій з охорони певного виду, треба щонайменше розуміти критерії і межі такого виду, які очевидні далеко не завжди.

Ми ясно розрізняємо види лише в межах угруповання (*вид в екології*), яке, врешті, звичайно складене видами різних родів [7]. Вид у межах роду (*вид в систематиці*) дедалі частіше стає об'єктом численних спекуляцій, бажань відійти від аналізу мінливості та аналізу угруповань до традиційної α -таксономії, що тішить новими описами нових таксонів. Нових ревізій потребує вимагає нова технологія: аналіз ДНК-послідовностей — це данина часу, якої неможливо уникнути у зв'язку із взаємовигідним зрощенням дослідни-

цької та технологічної ідей. Технологія ставить на конвеєр матеріал, ніяк не ідеї його осмислення.

Отже, можна зробити такі висновки:

- амфібії фауни України демонструють всі три головні моделі ранньої видової диференціації і представлені аловидами (просторова диференціація), напіввидами (обмежена гібридизація в зонах контакту ареалів) та широко симпатричними гібридними комплексами типу клептонів;

- частка полівидів амфібій у межах фауни України (п'ять комплексів, що охоплюють 12 малих видів: *cristatus–dobrogicus–karelini*, *bombina–variegata*, *fuscus*–“borkini”, *arborea–schelkovicowi*, *ridibunda–esculenta–lessonae*) становить половину всього складу фауни, і приріст видового багатства внаслідок чергового циклу таксономічної ревізії склав 33 % від попереднього списку;

- зміни списку видів визначені виключно зниженням “планки” виду на шкалі біологічної диференціації, а головним чинником збільшення кількості видів стало підвищення рангів географічних популяцій (колишніх підвидів) та зниження вимог до критеріїв виду, що призвело до збільшення списку фауни на 50 % за століття (це відповідає темпам зростання списку ссавців);

- на відміну від інших тетрапод, амфібії охоплюють велику кількість полівидових комплексів, складові яких демонструють географічний тип ранньої таксономічної диференціації, визначеної низьким рівнем (і можливостями) морфологічної та екологічної диференціації. Відповідно, показник відносного видового багатства сягає майже трьох видів на один рід;

- високі рівні просторово-таксономічної диференціації амфібій за незначної диференціації морфологічної повинні супроводжуватися компенсаторними механізмами підтримання стійкості амфібійних угруповань (амфібійної гільдії), зокрема, бімодальним онтогенезом у всіх видів нашої фауни та високим рівнем генетичних відмінностей між цими видами.

Щира подяка керівнику цього дослідження проф. І. Смельянову, а також проф. Є. Писанцю та І. Коцержинській за важливі консультації, надані під час проведення досліджень.

1. Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 4. С. 485–506.
2. Боркин Л. С., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Докл. АН. 2001. Т. 376, № 5. С. 707–709.
3. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
4. Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доп. НАН України. 1998. № 7. С. 171–178.
5. Загороднюк І. Види і надвидові групи нижчих тетрапод України // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. К., 1999. С. 73–92.
6. Загороднюк І. Загальна характеристика фауни нижчих тетрапод // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. К., 1999. С. 11–18.
7. Загороднюк І. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення. К.: НВП “Вирій”, 2001. С. 153–181.

8. Загороднюк І. В. Роди звірів східноєвропейської фауни та їх українські назви // Вісн. Нац. наук.-природн. музею НАН України. К., 2001. Вип. 1. С. 113–131.
9. Загороднюк І. В. Уровни таксономической и морфологической дифференциации европейских групп грызунов семейства Muridae (Mammalia) // Доп. НАН України. 2001. № 5. С. 151–157.
10. Загороднюк І. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доп. НАН України. 2002. № 9. С. 185–191.
11. Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
12. Куриленко В. Е., Вєрвєс Ю. Г. Земноводные и пресмыкающиеся фауны Украины. Справочник-определитель. К.: Генеза, 1999. 208 с.
13. Литвинчук С. Н. Систематика и распространение тритонов комплекса *Triturus cristatus* (Salamandridae) в России и сопредельных странах: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С.-Пб., 1998. 117 с.
14. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Распространение, экология и охранный статус дунайского тритона, *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Salamandridae), на территории Украины и Молдовы // Вестн. зоологии. 2002. Т.36, № 3. С. 35–44.
15. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Перевод с англ. М.: Мир, 1968. 597 с.
16. Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) Горного Крыма // Цитология и генетика. 1999. Т. 33, № 1. С. 44–48.
17. Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Котенко Т. И., Пионтковская Е. А. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, *Triturus*) фауны Украины // Доп. НАН України. 1998. № 1. С. 193–197.
18. Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднепровья // Вестн. зоологии. 2001. Т. 35, № 5. С. 47–52.
19. Никольский А. М. Земноводные (Amphibia) // Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologia rossica). С.-Пб., 1905. С. 332–442. (Записки Императорской АН. Серия 7. Физ.-мат. отд-е. Т. 17, вып. 1).
20. Панов Е. Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: Изд-во Москво. ун-та, 1993. С. 53–95
21. Пащенко Ю. Й. Визначник земноводних та плазунів. К.: Рад. школа, 1955. 148 с.
22. Писанець Є. Ропуха очеретяна — *Bufo calamita* // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. К.: ННПМ НАН України, 1999. С. 43–45.
23. Писанець Е. М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые теоретические и практические проблемы систематики // Вестн. зоологии. 2001. Том 35, № 5. С. 37–44.
24. Решетило О. С. Екологічні особливості та структура популяцій кумок (*Bombina*) в регіоні Українських Карпат: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2002. 22 с.
25. Рубцова З. М. Критерии вида // Развитие эволюционной теории в СССР / Под ред. С. Р. Микулинского, Ю. И. Полянского. Л.: Наука, 1983. С. 296–306.
26. Таращук В. І. Земноводні та плазуни. К.: Вид-во АН УРСР, 1959. 247 с.
27. Таращук С. Види хвостатих, не включені до Червоної книги України // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. К., 1999. С. 23–26.

28. *Татаринов К. А.* Позднекайнозойские позвоночные запада Украины (местонахождения, систематика, палеоэкология). Луцк, 2000. 252 с.
29. *Терентьев П. В., Чернов С. А.* Стислий визначник земноводних і плазунів СРСР. К., Харків: Рад. школа, 1937. 96 с.
30. *Щербак Н. Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Киев: Наук. думка, 1966. 240 с.
31. *Щербак Н. Н.* Класс земноводные (Amphibia). Класс пресмыкающиеся (Reptilia) // Природа Украинской ССР. Животный мир. К.: Наук. думка, 1985. С. 148–160.
32. *Щербак Н. Н., Щербань М. И.* Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. К.: Наук. думка, 1980. 266 с.
33. *Эпштейн В. М.* Философия систематики. Книга первая: Методология, история, системный подход / Под ред. Я. И. Старобогатова и И. К. Лисеева. Харьков: Ранок, 1999. 368 с.
34. *Янчуков А. В.* Особенности сочетания генетических и морфологических маркеров в гибридной зоне краснобрюхой (*Bombina bombina* (L.)) и желтобрюхой (*Bombina variegata* (L.)) жерлянок // Доп. НАН України. 2002. № 11. С. 193–197.
35. *Amadon D., Short L. L.* Treatment of subspecies approaching species status // Systematic Zoology. 1976. Vol. 25. P. 161–167.
36. *Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov Ju. M.* Amphibians and reptiles of Moldavia: additions and corrections, with a list of species // Russ. J. Herpetol. 1997. Vol. 4, N1. P. 50–62.
37. *Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D.* Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia–Reptilia. Lejden, 2001. Vol. 22. P. 387–396.
38. *Dubois A.* Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and “hybridogenetic” vertebrate taxons: new proposals // Alytes. 1990. Vol. 8. P. 61–74.
39. *Dubois A.* Notes sur la classification des Ranidae (Amphibians, Anures) // Bull. Soc. Lin. Lion, 1992. Vol. 61. P. 305–352.
40. *Dubois A., Gunther R.* Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology // Zool. Jahrb. (Syst.). 1982. Vol. 109. P. 290–305.
41. *Ford L. S., Cannatella D. C.* The major clades of frogs // Herpet. monogr. 1993. Vol. 7. P. 94–117.
42. *Gollmann G.* Species concepts: a contrast of viewpoints // Amphibia–Reptilia. 1996. Vol. 17. P. 295–301.
43. *Haffer J.* Superspecies and species limits in vertebrates // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. 1986. Vol. 24. S. 169–190.
44. *Hotz H., Uzzell Th., Beerli P., Guex G.-D.* Are hybrid clonals species? A case for enlightened anarchy // Amphibia–Reptilia. 1996. Vol. 17. P. 315–320.
45. *Linnaeus C.* Systema naturae. Regnum animaliae. London, 1956 (1758). 823 p.
46. *Litvinchuk S. N., Rozanov J. M., Borkin L. J.* A contact zone between the newts *Triturus cristatus* and *Triturus dobrogicus* in the Ukrainian Transcarpathians: distribution and genome size variation // Böhme W., Bischoff W., Ziegler T. (eds.). Herpetologia Bonnensis. 1997. P. 229–235.
47. *Litvinchuk S., Sokolova T. M., Borkin L. J.* Biochemical differentiation of the crested newt (*Triturus cristatus* group) in the territory of the former USSR // Abhandlungen und Berichte für Naturkunde. Magdeburg, 1994. Vol. 17. P. 67–74.

48. *Mertens R., Wermuth H.* Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt am Main, 1960. 264 s.
49. *Polls P. M.* The biological klepton concept (BKC) // *Alytes*. 1990. Vol. 8. P. 75–89.
50. *Rafinski J., Arntzen J. W.* Biochemical systematics of the old world newts genus *Triturus*: allozyme data // *Herpetologica*. 1987. Vol. 43, N 4. P. 446–457.
51. *Tunner H. G.* Aggressives Verhalten bei *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* und der hybriden *Rana esculenta* // *Zool. Anz*. 1976. Bd. 196, N 1–2. S. 67–79.
52. *Veith M.* Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna // *Amphibia–Reptilia*. 1996. Vol. 17. P. 303–314.
53. *Szymura J. M.* Hybridisation between discoglossid toads *Bombina bombina* and *B. variegata* in southern Poland as revealed by electrophoretic technique // *Z. Zool. Syst. Forsch*. 1976. Vol. 14. P. 227–236.

**SPECIES OF THE LOWER TETRAPODES FROM UKRAINE:
IN THE NATURE AND ON THE PAPER**

I. Zagorodniuk

*Ivan Schmalhausen Institute of zoology, 15 Bohdan Khmelnytsky str.,
Kyiv, 01030, Ukraine
zoozag@mail.ru.*

Problems of animals' systematics are analyzed from the viewpoint on essence and criteria of species as biological system and systematic category. Considered systematic group (amphibians) is represented by several polyspecies taxonomic systems, from allospecies and quasispecies with narrow hybrid zones to the hybrid complexes of klepton type. There is shown a continuous decreasing of the rank of species on the scale of biological differentiation as well as dominance of geographical criteria of species, that formally supported by molecular-genetic criteria. Tempos of extending of species list for regional fauna reach 5 % per decade. Real changes in fauna composition (extinction, invasion etc.) during historical period were not registered, and all these changes in species list are determined exclusively by the changes of our views on criteria of species.

Key words: amphibians, species, diversity, taxonomy, eidology, Ukraine.

Стаття надійшла до редколегії 07.09.2003

Прийнята до друку 18.04.2003