

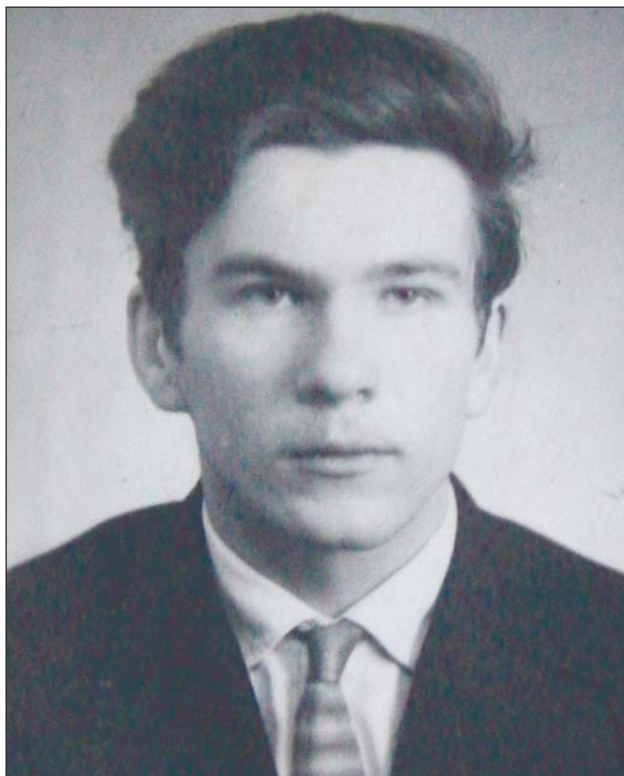
ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ ЮРИЯ МИХАЙЛОВИЧА РОЗАНОВА (1938 – 2021)

12 ноября 2021 г. после длительной болезни на 84-м году жизни скончался известный петербургский цитолог Юрий Михайлович Розанов, внёсший заметный вклад в изучение цитогенетических аспектов систематики и видообразования у амфибий.

Жизненный путь

Юрий Михайлович родился 5 февраля 1938 г. в семье служащих в Ленинграде (ныне Санкт-Петербург). Его отец, Михаил Дмитриевич, родившийся 11 ноября 1907 г. в с. Зубриловка Саратовской губернии, работал редактором в «Лениздате»



Юрий Михайлович Розанов. Ленинград (1962? г.). Из личного дела (ИнЦ РАН)

Jury M. Rosanov. Leningrad (1962?). From the personal files kept at the Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

(Издательство Ленинградского областного комитета Коммунистической партии СССР до 1992 г.). Писал также книги на революционную и партийную тему, которые печатались главным образом в этом же издательстве. Среди них – «Обуховское восстание» (1936), «Обуховцы» (1938, 1965), «Героическая “Обуховская оборона”» (1941), «Народный герой Г. И. Котовский» (1941), «Пражская партийная конференция» (1949), «За братьев! Подвиг героини Обуховской обороны М. Яковлевой» (1960), «Василий Андреевич Шелгунов» (1966, 1976).

Мать, Елизавета Спиридоновна, родилась в 1918 г. в Петрограде (ныне Санкт-Петербург), работала конструктором на заводе «Большевик».

В годы Великой Отечественной войны отец защищал город-порт Кронштадт на острове Котлин близ Ленинграда. Во время блокады самого города на Неве в 1942 г. родился младший сын Михаил, впоследствии ставший инженером. В том же году мать с маленькими детьми (Юре было 4 года) эвакуировали на Урал, где они прожили до конца войны. После войны семья вернулась в Ленинград, где Юрий поступил в среднюю школу № 331.

После окончания школы в августе 1955 г. он был принят на факультет радиоэлектроники в прославленный Ленинградский политехнический институт имени М. И. Калинина (ныне Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого), где проучился пять лет. В марте 1961 г. успешно защитил диплом по специальности «радиофизика» и был взят на работу в закрытую организацию «а/я 233» на должность инженера, где проработал чуть более года.

7 мая 1962 г. Юрий Михайлович был зачислен на должность старшего инженера в Институт цитологии (ИнЦ) АН СССР в лабораторию разработки и использования новых методов микроскопии в биологии. С этого дня и до конца жизни он трудился в этом широко известном не только в нашей стране, но и за рубежом академическом институте, проработав в нём почти 60 лет. Здесь молодой инженер активно включился в научно-ис-

следовательскую работу, приступив к разработке новых приборов для микрофотометрии и спектроскопии ультрафиолетовой флуоресценции. Начиная с 1964 г. (первая известная нам публикация), стали выходить его статьи, связанные с изучением флуоресценции клеток.

Женился на Фриде Павловне Розановой (1937–2018), которая работала инженером-строителем. 23 января 1965 г. у них родился сын Михаил. Брак оказался удачным и крепким, и они счастливо прожили вместе всю жизнь, поддерживая друг друга. Фрида Павловна ежедневно беспокоилась о муже, который, не отличаясь особенным здоровьем, полностью отдавался своей работе. Она часто звонила ему в лабораторию, чтобы узнать, как он себя чувствует и не забыл ли поесть. Юрий Михайлович нетерпеливо отвечал, что всё в порядке, и тут же возвращался к работе. Смерть любимой и любящей жены в 2018 г. стала для него сильным психологическим ударом.

В ноябре 1966 г. Ю. М. Розанова по результатам конкурса перевели на должность младшего научного сотрудника, а в 1969 г. он начал подготовку диссертации на тему «Методы и приборы люминесцентной фотометрии в цитологии», которую успешно защитил и 15 июня 1973 г. получил диплом кандидата технических наук.

При активном участии Юрия Михайловича в содружестве с сотрудниками лаборатории микроскопии Государственного оптического института (ГОИ) имени С. И. Вавилова была разработана серия микрофлуориметров для количественного определения нуклеиновых кислот в отдельной клетке с помощью флуоресцентных красителей и флуоресцентных цитофотометров, активное внедрение которых способствовало углублению анализа содержания, структурной организации и физико-химических состояний клеточных компонентов.

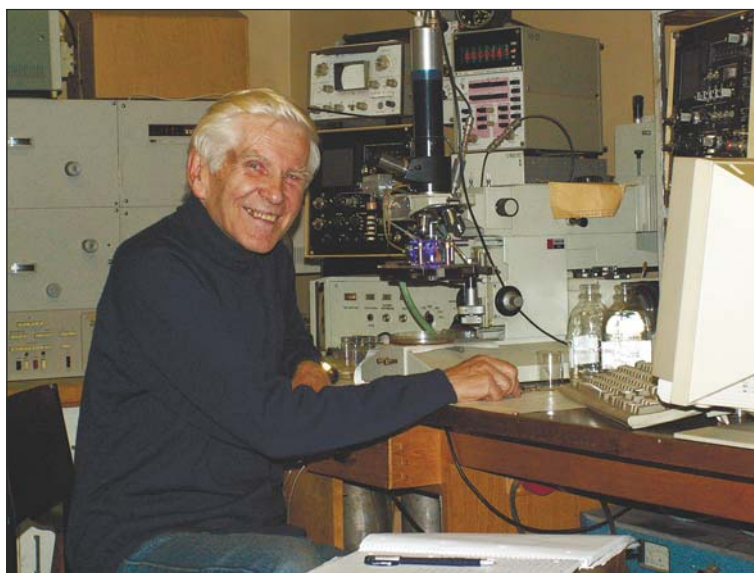
14 января 1981 г. Юрий Михайлович по итогам конкурса был повышен в должности и стал старшим научным сотрудником по специальности «биофизика» в лаборатории биохимической цитологии и цитохимии ИнЦ АН СССР. К этому времени им были опубликованы 63 работы, включая монографию «Ультрафиолетовая флуоресценция клетки» (1978) в соавторстве с Н. А. Черноградской, М. С. Богдановой и Ю. С. Боровиковым.

Созданный им проточный цитофотометр стал активно использоваться в институте для изучения количества ядерной

ДНК в различных типах клеток животных и в клеточных культурах.

23 июня 1986 г. Юрий Михайлович был назначен на должность ведущего научного сотрудника. Он также руководил группой флуоресцентной микроскопии и цитометрии, в которой работали А. Е. Виноградов, О. В. Анатская и другие. После реорганизации в 2005 г. Юрий Михайлович возглавил группу микроэволюции генома и цитоэкологии ИнЦ РАН. В неё вошли цитоэкологи В. Б. Андроников (1930–2009) и И. М. Пашкова (1930–2009), С. Н. Литвинчук, Р. А. Пасынкова и Д. В. Скориннов. В 2019 г. на основе этой группы, объединённой с частью другой лаборатории, в институте была создана новая лаборатория стабильности хромосом и микроэволюции генома, руководителем которой был назначен С. Н. Литвинчук. Ю. М. Розанов остался в ней в качестве ведущего научного сотрудника.

Юрий Михайлович был замечательным, душевным человеком. Ко всем относился доброжелательно, гостей в лаборатории встречал с приветливой улыбкой, радовался интересным научным новостям и успехам своих коллег. Сам был очень скромным, неконфликтен, к формальной карьере не стремился, не любил излишней, показной публичности, но в то же время не уклонялся от участия в общественной жизни института (был членом Учёного совета) и был предан науке. Сокрушался, когда кто-нибудь совершал неблагоприятный пос-



Ю. М. Розанов в рабочей комнате перед проточным цитофотометром. Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург (фото С. Н. Литвинчука, 2003 г.).

Dr. Jury M. Rosanov in his workroom in front of a flow cytometer. Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg (Photo by S. N. Litvinchuk, 2003)



Ю. М. Розанов с коллегами-герпетологами в кабинете. Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург. Слева направо: Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Д. В. Скоринов, Л. Я. Боркин (фото Р. А. Пасынковой, 2007 г.).

Jury M. Rosanov with his colleagues-herpetologists in his office. Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg. From left to right: G. A. Lada, S. N. Litvinchuk, J. M. Rosanov, D. V. Skorinov, L. J. Borkin (Photo by R. A. Pasynkova, 2007)

тупок, переживал, когда по отношению к нему вели себя несправедливо, но вёл себя тихо, без скандалов. Цинизм, самодовольство, хвастовство, стремление лезть наверх, авторитаризм, любое торгашество и интриганство были чужды его натуре.

В институте Юрий Михайлович был на хорошем счету, многие относились к нему благожелательно, понимали важность используемого им научного оборудования и разработанных методик, консультировались у него и активно с ним сотрудничали. Он имел хороших друзей в институте. Некоторые из них, правда, считали, что его в ИнЦ РАН всё же недооценивали.

После развала Советского Союза (конец декабря 1991 г.) стремительные изменения в обществе и политике воспринимал настороженно, многое ему не нравилось, особенно явная деградация в сфере науки, изменения в отношениях между людьми в худшую сторону, отказ от позитивных жизненных идеалов ради наживы или власти и т.д. Однако на баррикады не рвался, позволяя себе лишь дискуссии среди друзей в кабинете за чашкой чая в свободное от измерений время. В целом Юрий Михайлович оставался несколько старомодным советским, точнее «социалистическим» человеком в положительном смысле слова, ценил дружбу, честность, открытость, взаимную помощь, сотрудничество и преданность науке.

Однако самым главным было то, что он не мыслил себя вне своих исследований, вне работы на собранном им самим проточном цитофотометре и готов был производить измерения круглые сутки напролёт. Было видно, что это доставляет ему большое удовольствие и в какой-то мере отражает смысл его жизни. Часто задерживался в лаборатории допоздна. Юрий Михайлович был органической, неотъемлемой частью той приборно-методической системы, которую сам создали и лелеял.

Даже в последние годы, потеряв жену, когда чувствовал себя очень плохо, часто болел и был вынужден переехать к сыну в дачный городок Всеволожск под Санкт-Петербургом, он тянулся к работе. Так как ездить в институт ему стало утомительно, Юрий Михайлович попросил, чтобы необходимое оборудование перевезли ему на квартиру, где он мог бы продолжать работать. Эту весьма неординарную просьбу в ИнЦ РАН уважили, и у него в квартире появилась комната-лаборатория. Напомним, что в 2020–2021 гг. в Санкт-Петербурге были введены санитарно-эпидемиологические ограничения, связанные с пандемией коронавируса.

Несмотря на тяжёлую болезнь, быструю усталость и физическую слабость, Юрий Михайлович старался трудиться до последних дней. Однако онкологическое заболевание неумолимо развивалось и забирало остатки его сил. Находясь уже в постельном режиме более недели, он всё ещё надеялся на выздоровление и на то, что вернётся к своим любимым измерениям. Однако этого, увы, не случилось.

12 ноября 2021 года Юрий Михайлович скончался. Его похоронили на городском кладбище г. Всеволожска Ленинградской области. Будем его помнить...

Научные интересы

Юрий Михайлович удачно сочетал в себе технические знания (оптическое приборостроение и др.) и понимание клеточной биологии, мог быть (и был) инженером и цитологом, собрать или починить цитофотометр и другие приборы и обсудить проблемы клеточного цикла или каких-либо внутриклеточных процессов, биохимические и биофизические механизмы специфического действия разрабатываемого красителя и т.д.

По своей сути он был первоклассным методистом, прекрасно понимающим тонкости, дос-

тоинства и одновременно недостатки (узкие места) как используемого в работе прибора, так и метода в целом. Владея весьма важными методиками и мастерски работая на оборудовании, он был центром притяжения для многих коллег, которые приходили к нему с целью решить ту или иную биологическую проблему с помощью проточной флуоресцентной цитометрии, причём не только из своего института или города. Иногда за день его посещали несколько коллег, приносивших материал для измерений.

Не удивительно, что Юрию Михайловичу принадлежат большое количество печатных работ на самые разные темы. Нам известно 320 его публикаций, включая тезисы докладов и одну монографию. Подавляющее большинство работ вышло на русском языке. Начиная с 1968 г. около трети работ (34%) издано на английском, правда, некоторые из них были переводом русских публикаций. Имеется несколько вариантов транскрибирования его фамилии и имени: Rosanov, Rozanov, Yuri, Juri, Juriy, Jury; наиболее частое сочетание – Jury M. Rosanov.

Одна статья появилась на болгарском языке (1990). По понятным причинам англоязычные статьи стали чаще появляться в последние десятилетия, когда наша страна стала более открытой, постсоветская наука активно устремилась в международное научное сообщество и даже появились строгие чиновничьи требования публиковаться за рубежом.

Ю. М. Розанов печатался в разных журналах, сборниках и материалах различных научных съездов и конференций, как в СССР/России, так и за рубежом. Всё же чаще всего его статьи выходили в «домашнем», институтском журнале «Цитология». В 2016 г. он стал одним из соавторов статьи по цитологии в престижном журнале “Nature Communications”.

Несколько странной особенностью Юрия Михайловича было то, что он сам не любил писать и оправдывался тем, что был постоянно занят неотложными измерениями (это соответствовало действительности). Поэтому получить от него текст было весьма сложной задачей. По-видимому, процесс исследования и получения результатов, анализ и обсуждение с коллегами захватывающей его динамики измеряемых на проточнике данных сами по себе представляли для него самодостаточную ценность и приносили психологическое удовлетворение, а текстуальное оформление итогов исследования он считал делом второстепенным, полностью полагаясь в этом отношении на вовлечённых в работу коллег.

Поэтому почти все его публикации, за немногим исключением, имели соавторов, которые,

как правило, готовили первую версию текста, куда Юрий Михайлович вносил свою правку. Он также принимал участие в написании методической части статьи, что естественно. Впрочем, такое распределение функций вполне соответствует духу времени и стремлению к научному сотрудничеству.

Все печатные работы Юрия Михайловича можно разделить на две большие группы: технические и биологические. Первые включали многочисленные статьи о приборах, методиках, красителях и т. д. и печатались преимущественно в «небиологических» журналах. Всего такие публикации составляют, по нашим подсчётам, 15% от общего числа.

В свою очередь, биологические работы (85%) можно отнести к следующим шести научным дисциплинам: цитология, или клеточная биология – 29%, онкология – 8%, эмбриология – 1%, радиационная биология – 1%, акушерство и гинекология – 2%, прочие (качество воды, лекарства) – менее 1%. Однако чуть более половины биологических публикаций имели отношение к зоологии (44%).

Не считая стандартных лабораторных животных (крысы, мыши), изучались протисты (менее 1% публикаций), ракообразные (*Balanus*, менее 1%), моллюски (менее 1%), насекомые (прямокрылые, менее 2%), рыбы (менее 1%), млекопитающие (менее 1%), а также земноводные и пресмыкающиеся (более 37%, подробнее о них см. ниже).

Кроме того, Юрий Михайлович является соавтором 8 патентов, также на довольно разные темы. Авторские свидетельства на них были выданы в СССР в 1968 – 1990 гг. Эти советские патенты касались устройства проточного цитофлуориметра (1983), фотометрической насадки к микроскопу (1987), флуоресцентного красителя для исследования ДНК (1989), способов определения относительного числа повреждённых клеток в биологической пробе (1968), определения жизнеспособности клеток по соотношению живых и мёртвых клеток в жидкой среде (1990), штамма клеток рабдомиосаркомы крыс для выявления экспрессии онкогенов (1989), а также диагностики аллергии у человека (1988, 1991).

Несмотря на свою известность и интересные результаты, получаемые в разных областях биологии, Ю. М. Розанов совсем не стремился представлять их на международных симпозиумах и конференциях. Такое поведение было весьма нехарактерно для советских и российских учёных в период поздней перестройки и в постсоветское время, когда научный люд массой повалил за рубеж, и нередко научные разговоры сводились

лишь к тому, кто, куда и когда съездил или поедет. Насколько нам известно, Юрий Михайлович только однажды побывал за рубежом по приглашению Герпетологической секции Чехословацкого зоологического общества при Чехословацкой академии наук (Прага, Либехов, 20 октября – 3 ноября 1988 г.) вместе с Л. Я. Боркиным и А. Е. Виноградовым.

Исследования в области герпетологии

Ю. М. Розанов является соавтором 121 публикации, имеющей отношение к герпетологии, включая английские переводы статей, первоначально изданных на русском языке (работы на английском составили 56%). Хотя статьи по герпетологии (37%) преобладают по числу в общем списке его публикаций среди других направлений, однако до нашего сотрудничества с ним Юрий Михайлович этой тематикой не занимался, если не считать использования травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) для сугубо лабораторных целей.

Начало наших контактов относится к весне 1984 г., когда один из нас (Л. Б.) приехал в Институт цитологии АН СССР к своему приятелю-однокурснику В. Н. Парфёнову¹, который изучал оогенез у бесхвостых амфибий, с целью обсудить строение яйцеклеток у самок жерлянок (*Bombina*)², получаемых при лабораторной гибридизации видов. В его кабинет вошёл Б. Н. Кудрявцев³, кото-

рый тогда возглавлял партком (= комитет КПСС) в институте, и предложил познакомиться с Ю. М. Розановым и его методом проточной цитометрии, что и произошло сразу после окончания разговора с В. Н. Парфёновым.

В 1970 – 1980-е гг. в стране методы молекулярной биологии стали активно внедряться для изучения систематики и проблем эволюции. Благодаря сотрудничеству с молекулярным биологом из Московского государственного университета А. Л. Мазиным, у нас уже был опыт применения такого интегрального параметра, как размер генома (количество ядерной ДНК в клетке), к амфибиям (Mazin, Borkin, 1979)⁴. Однако Ю. М. Розанов предложил тогда гораздо *более точный* метод определения размера генома (см. ниже).

Одной из проблем, которая очень интересовала Юрия Михайловича, было *наличие внутривидовой изменчивости* размера генома. Чтобы понять новизну постановки вопроса в то время, напомним, что с середины XX в. было общепринято, что размер генома – это постоянная величина, характерная для вида, фундаментальный цитологический параметр вида (так называемое C-значение, C-value, т. е. количество ДНК на гаплоидный набор хромосом). Отклонения же от него трактовались как методические погрешности или считались биологически незначимыми. Поэтому в работе якобы можно использовать всего лишь одну или пару особей вида. Полагали, что такие выборки достаточны для исследований по эволюции и систематике животных. При этом ошибки в измерении в зависимости от метода окраски могли достигать до десятка процентов.

Прецизионный метод проточной ДНК-цитометрии (Розанов, Виноградов, 1998) позволял учитывать индивидуальную вариабельность размера генома, что открывало интересные перспективы. Для *каждой* исследованной *особи* мы получали данные о её видовой принадлежности, уровне плоидности и возможном гибридном происхождении. Помимо клеток крови, с помощью про-

¹ Парфёнов Владимир Николаевич (1945 – 2012) – специалист в области морфологии и физиологии клетки, заместитель директора (с 1984), заведующий лабораторией морфологии клетки (1988 – 2012), директор (2004 – 2012) Института цитологии РАН, член-корреспондент РАН (2011).

² Этой темой я (Л. Б.) тогда очень интересовался благодаря сотрудничеству с В. К. Утешевым (Пушино), который получил весьма впечатляющие результаты, скрещивая европейские (*Bombina bombina*, *B. variegata*) и дальневосточную (*B. orientalis*) жерлянок в разных межвидовых сочетаниях (см.: Uteshev, Borkin, 1985). Хотя В. К. Утешеву в этом отношении удалось явно превзойти зарубежных коллег на западе и востоке, однако, к сожалению, его достижения остались ими незамеченными.

³ Кудрявцев Борис Николаевич – доктор биологических наук (1992), заведующий лабораторией клеточной патологии (с 1994), профессор (1995), главный научный сотрудник (с 2017) Института цитологии РАН. Он был весьма либеральным партийным начальником, а сам институт в советское время считался одним из ведущих в стране и имел заслуженную репутацию весьма привлекательного и вольнодумного академического учреждения в Ленинграде; помимо несомненных научных заслуг, славился своим балетом.

⁴ В 1970-е гг. первый из авторов данной статьи выступил с двумя докладами на эту тему: в феврале 1977 г. на 4-й Всесоюзной герпетологической конференции в Ленинграде (Л. Я. Боркин, А. Л. Мазин «ДНК, систематика и биология амфибий») и в мае 1978 г. в Берлине на Первом Международном симпозиуме по генетике и экологии европейских зелёных лягушек (A. Mazin, L. Borkin “Kern-DNS-Gehalt bei den Grünfrösche-Gruppe” / International Symposium on Evolutionary Genetics and Ecology of the European Waterfrogs. Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, DDR).

точного ДНК-цитофотометра можно изучать также половые клетки самцов. Однако с ооцитами самок технически это не получается из-за их большой величины.

В связи с этим мы стали собирать материал по амфибиям и рептилиям разных популяций, видов и таксономических групп, что положило начало активному использованию в нашей стране размера генома в качестве маркера, позволяющего идентифицировать виды и решать интересные проблемы видообразования у амфибий.

Первыми объектами 23 мая 1984 г. стали 4 особи озёрной лягушки, *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (ныне *Pelophylax ridibundus*) из Харькова (сборы А. М. Рудика). Потом появились другие виды, в частности, зелёные жабы из Средней Азии, Украины и Армении, лягушки с Сейшельских островов и т. д. Однако именно с указанного дня началось наше долгое практическое сотрудничество с Юрием Михайловичем, которое продолжалось более 37 лет.

Уже 20 февраля следующего года была напечатана наша первая совместная публикация, посвящённая полиплоидному комплексу зелёных жаб (Pisanetz et al., 1985). Это были тезисы доклада, представленного Л. Я. Боркиным 22 августа 1985 г. на Третьем съезде Европейского герпетологического общества, проходившего в Праге (тогда Чехословакия).

Первоначально в созданную весной 1984 г. неформальную группу, базировавшуюся в кабинете Ю. М. Розанова, входил он сам, его сотрудник А. Е. Виноградов и первый из авторов данной статьи. Позже в том же году подключился И. А. Цауне, аспирант Зоологического института АН СССР из Риги (Латвия), который изучал тогда гибридогенный комплекс зелёных лягушек (так называемый *Rana esculenta* complex, см. ниже).

После общения с Л. Я. Боркиным интерес к работе с «проточником» проявил И. С. Даревский (ЗИН АН СССР), привёзший из Армении осенью 1984 г. 15 скальных ящериц четырёх видов, как обычных обоеполюх (*Lacerta raddei raddei*, *Lacerta rostombekovi*), так и партеногенетических (*Lacerta armeniaca*, *Lacerta dahli*). Однако полученные данные его разочаровали: достоверной разницы в размере генома между видами обнаружить не удалось (в рамках $CV = 2\%$). Два предполагавшихся самочных гибрида у *Lacerta raddei* не подтвердились, хотя был обнаружен самцовый триплоид *Lacerta rostombekovi*. Позднее И. С. Даревским были добавлены для

измерений также две самки *Lacerta unisexualis* и диплоидный гибрид *Lacerta armeniaca* × *Lacerta unisexualis*. Материал потом опубликовали (Darevsky et al., 1989), но само изучение размера генома в комплексе скальных ящериц продолжения не получило. Все упомянутые виды сейчас относятся к роду *Darevskia*.

В 1988 г. к нашей группе присоединились аспирант ЗИН АН СССР Г. А. Лада (Тамбов) и С. Н. Литвинчук (Ленинград), который со временем стал ключевой фигурой. Среди тех, кто привозил материал в ИнЦ АН СССР/РАН и общался с Юрием Михайловичем, следует назвать также К. Д. Мильто и Д. А. Мельникова (Санкт-Петербург), А. Г. Бакиева и А. И. Файзулина (Тольятти), А. Г. Борисовского (Ижевск), А. Б. Ручина (Саранск), А. О. Свинина (Йошкар-Ола), Ю. М. Шабанова, А. В. Коршунова, Г. А. Мазепу, О. В. Бирюк (Харьков).

Многие другие коллеги любезно передавали нам для изучения пойманных ими амфибий и рептилий. Среди них особенно следует отметить В. К. Ерёмченко (1949 – 2014, Бишкек), Н. М. Окулову (1935 – 2018, Иваново), Е. М. Писанца (1949 – 2016, Киев), О. В. Кукушкина (Курортное), Л. Ф. Мазанаеву (Махачкала), Х. Тэрбиша (Улан-Батор) и других. Таким образом, Юрий Михайлович был широко известен среди герпетологов, многие из которых стали его соавторами. К этому списку можно добавить зоолога А. С. Богданова (Иваново), ихтиологов В. Д. и Е. Д. Васильевых (Москва).

Амфибии оказались наиболее привлекательными объектами для изучения размера генома. Дело в том, что эти животные обладают довольно крупными клетками крови и исключительно большой вариабельностью (от 1.7 до 240 пикограмм на ядро). Среди животных лишь для хвостатых амфибий и двоякодышащих рыб характерны огромные геномы.

Если кратко описывать вклад, внесённый Ю. М. Розановым в изучение амфибий и рептилий, то можно выделить следующие основные направления.

1. *Модификация методов применительно к клеткам земноводных.* Она осуществлялась в разных аспектах. Например, физиологический раствор Рингера и раствор Версена, централизованно поставлявшиеся в лаборатории института и использовавшиеся для теплокровных животных (человек и другие млекопитающие), путём некоторых добавок пришлось делать пригодными для клеток амфибий.

Кроме того, оказалось, что применявшиеся флуоресцентные красители обладают определённой специфичностью в отношении азотистых оснований нуклеотидных пар ДНК (гуанин–цитозин и аденин–тимин), что заметно сказывается на достоверности определения истинного размера генома.

Так, окрашивание оливомицином давало ГЦ-специфическую оценку размера генома, а использование флуорохрома Хёхста (Hoechst 33258) приводило к сдвигу в сторону АТ-пары нуклеотидов. Разница между ними при измерении может достигать 1.8 раз. Поэтому необходимо использовать или оба эти красителя, или флуорохромы, нейтральные (неспецифические; например, бромистый этидий) к указанным парам нуклеотидов. Всё это потребовало специального изучения, в котором важную роль сыграл сотрудник группы А. Е. Виноградов (Vinogradov, 1994, 1998).

Благодаря постоянному усовершенствованию методики, включая работу с красителями, удалось снизить погрешность измерения для эритроцитов лягушек с первоначального $CV = 1.5 - 2\%$ (Боркин и др., 1986, 1987; Borkin et al., 2001) до 1% , а в итоге даже до 0.2% , что было справедливо названо прецизионным методом проточной ДНК-цитометрии (Розанов, Виноградов, 1998). Под CV имелся в виду коэффициент вариативности пика ДНК-гистограммы.

2. *Внутривидовая изменчивость размера генома.* Для выявления внутривидовой изменчивости изучались относительно большие выборки особей в пределах одной популяции, а также из разных популяций. Прецизионная проточная ДНК-цитометрия позволила обнаружить как индивидуальную (у особей в пределах популяции), так и межпопуляционную изменчивость размера генома (у особей из разных популяций).

Индивидуальная изменчивость была исследована на примере травяной лягушки, *Rana temporaria* из Ленинградской области (Розанов, Виноградов, 1998). Внутривидовые (географические) различия были найдены, например, у зелёных жаб (Borkin et al., 1997), у видов семейства Hynobiidae (Litvinchuk et al., 2004), у тритонов рода *Triturus* (Литвинчук и др., 2009) и т. д.

На мышах было показано наличие достоверных различий по размеру генома даже между самцами и самками (Розанов, Виноградов, 1998). Половой диморфизм по этому показателю был обнаружен нами у трёх видов тритонов комплекса *Triturus cristatus* (Литвинчук и др., 2009).

Таким образом, широко принятая ранее догма о неизбежном постоянстве размера генома, который является стабильной фундаментальной характеристикой вида, уже не работает.

3. *Спонтанная полиплоидия.* Обработка массового материала с помощью проточной ДНК-цитометрии помогла обнаружить спонтанную аутополиплоидию в естественных популяциях целого ряда диплоидных видов хвостатых и бесхвостых амфибий (Borkin et al., 1996; Litvinchuk et al., 1998, 2001, 2012, 2015, 2016, 2017) и некоторых ящериц. Вполне вероятно, что такие триплоиды могут время от времени появляться в качестве редкой хромосомной мутации в популяциях каждого диплоидного вида, и шанс их случайного обнаружения зависит лишь от некоторого везения, которое повышается с величиной выборки. Триплоиды могут быть также результатом гибридизации видов в зоне контакта их ареалов; однако это уже другая категория (аллотриплоиды).

4. *Сперматогенез.* С помощью проточной ДНК-цитометрии можно исследовать не только клетки крови, но и половые клетки самцов, включая весь цикл сперматогенеза. Это особенно важно в случае гибридов, когда возникает вопрос об идентификации гамет (сперматозоидов), которые могут передаваться следующему поколению (например, Виноградов и др., 1988; Borkin et al., 1989; Vinogradov et al., 1990, 1991; Biriuk et al., 2016; Svinin et al., 2020 и др.).

5. *Систематика амфибий.* Размер генома оказался очень полезным параметром для различения (идентификации) видов, в том числе близких, как среди хвостатых амфибий, так и бесхвостых (например, Литвинчук и др., 2001, 2005a, 2007, 2008; Скоринов и др., 2008, 2011; Borkin et al., 1997, 2003, 2005; Litvinchuk et al., 1997, 2003). С его помощью удалось обнаружить даже новые для науки виды (Litvinchuk et al., 1999, 2006, 2008), конечно, при наличии поддержки другими методами, как то: морфологический анализ, различия по белкам (аллозимный анализ), секвенирование генов и т. д.

Однако следует понимать, что размер генома не может служить индикатором филогенетических (родственных) отношений между видами или их таксономическими группами, так как его изменения в пределах группы могут происходить как в сторону увеличения, так и уменьшения, не имея какой-либо определённой эволюционной направленности.

6. *Криптические виды.* Морфологически похожие (так называемые криптические) виды

амфибий хорошо различаются по размеру генома, что было продемонстрировано нами на примере чесночниц рода *Pelobates* (Боркин и др., 2001, 2003; Халтурин и др., 2003; Borkin et al., 2001b, 2003; Litvinchuk et al., 2013). В этом отношении метод проточной ДНК-цитометрии может считаться весьма полезным для применения.

7. *Гибридизация видов.* Метод проточной ДНК-цитометрии был использован нами для выявления гибридизации в зонах контакта близкородственных видов (Халтурин и др., 1999, 2001; Файзулин и др., 2018; Borkin et al., 1995; Khalaturin et al., 1996; Litvinchuk et al., 1997, 2003; Dufresnes et al., 2021). В настоящее время, благодаря широкому применению молекулярно-генетических методов, стало ясно, что гибридизация видов в природе является довольно обычным эволюционным явлением (Боркин, Литвинчук, 2013), что ранее отрицалось в рамках так называемой синтетической теории эволюции.

8. *Сетчатое видообразование.* Концепция сетчатого (гибридогенного) видообразования неразрывно связана с гибридизацией видов, клональным наследованием и полиплоидией (Боркин, Даревский, 1980; Литвинчук и др., 2019). Метод проточной ДНК-цитометрии оказался исключительно благотворным при изучении европейских зелёных лягушек и азиатских зелёных жаб. Благодаря Ю. М. Розанову, он также был использован для изучения гибридогенного однополо-двуполого комплекса пресноводных рыб рода *Cobitis* (Васильев и др., 1999; Vasil'ev et al., 1999).

Европейские зелёные лягушки (ранее *Rana esculenta* complex, ныне *Pelophylax esculentus* complex). Первоначально выявление съедобной лягушки (*Pelophylax esculentus*), возникшей как результат гибридизации прудовой (*Pelophylax lessonae*) и озёрной (*Pelophylax ridibundus*) лягушек, осуществлялось нами с помощью электрофоретического анализа белков сыворотки крови (альбумины и др.). Однако при этом возникали некоторые сложности с толкованием получаемых электрофореграмм (полиморфизм альбуминов, различия в интенсивности окраски спектров и т. д.).

Метод проточной ДНК-цитометрии оказался гораздо более надёжным и точным. Различия в размере генома были весьма большими как в клетках крови (16% между родительскими видами и 8% между каждым из них и диплоидными гибридами), так и в гаметах самцов. Это при погрешности метода в 2% и менее позволяло до-

стоверно идентифицировать каждую особь, независимо от её размера, на предмет видовой принадлежности, гибридности, пloidности и типа гамет (для самцов). Не удивительно, что гибридогенный комплекс европейских зелёных лягушек как интересная модель сетчатого видообразования у животных стал одним из главных объектов нашего многолетнего изучения.

Юрий Михайлович (вместе с А. Е. Виноградовым, нами и другими коллегами) внёс большой вклад в понимание структуры и состава этого комплекса. С помощью проточной ДНК-цитометрии удалось впервые получить прямые доказательства избирательной элиминации у гибридов генома того или иного родительского вида в зависимости от структуры смешанной популяции (Боркин и др., 1987; Виноградов и др., 1988; Borkin et al., 1989).

Более того, были получены чёткие цитологические доказательства различных нарушений механизмов избирательной элиминации у диплоидных и триплоидных гибридов, как в сторону «недоэлиминации», так и «сверхэлиминации», а также возможности существования у одной и той же гибридной особи двух разных путей элиминации родительских геномов (Vinogradov et al., 1990, 1991).

Этот уникальный феномен был назван нами *гибридной амфиспермией* (hybrid amphispermy). Сам процесс элиминации вместо термина «полуклональное наследование» (hemiclonal inheritance) было предложено обозначать термином *мероклональное наследование* (meroclonal inheritance), поскольку, например, у триплоидных гибридов наследуется не половина, а треть или две трети генома в случае гаплоидных или диплоидных гамет соответственно (Vinogradov et al., 1990, p. 622; 1991, p. 625).

Широкие по масштабу исследования зелёных лягушек на территории России и разных стран Европы (от Франции и Швеции до Поволжья) позволили выяснить географическое распространение гибридогенного вида, различные типы смешанных популяций (с участием одного или обоих родительских видов, а также «чистые» гибридные, т. е. только *Pelophylax esculentus*), в том числе с однополыми гибридами (Борисовский и др., 2001; Боркин и др., 2003, 2008; Замалетдинов и др., 2005; Лада и др., 2009, 2011a, б, 2016; Ручин и др., 2009, 2010; Свинин и др., 2013, 2015a, б; Файзулин и др., 2017, 2018; Borkin et al., 1999, 2002; Litvinchuk et al., 2015; Svinin et al., 2021; Milto et al., 2022).

Удалось также определить границы изменчивости пропорций тела у обоих родительских видов и гибридной съедобной лягушки, используемых для их идентификации в полевых условиях или при работе с музейными коллекциями (Борисовский и др., 2000; Ручин и др., 2004). Небольшой сенсацией стало обнаружение массовой встречаемости полиплоидных (3n, 4n) гибридов на востоке Украины и в прилегающих районах Ростовской области России (Боркин и др., 2005; Borkin et al., 2004, 2006) вдали от ранее известных районов Европы.

Серия работ была посвящена определению систем спаривания в смешанных популяциях и идентификации типов гамет, передаваемых в гибридных линиях (например, Biriuk et al., 2016; Svinin et al., 2021). Итоги исследований были представлены на всех международных симпозиумах, посвящённых зелёным лягушкам, а также на многих других научных конференциях и совещаниях. В целом применение проточной ДНК-цитометрии обозначило новый, более совершенный этап в изучении гибридогенного комплекса зелёных лягушек. Не удивительно, что они получили известность как в нашей стране, так и за рубежом.

Полиплоидный комплекс азиатских зелёных жаб (ранее *Bufo viridis* complex, ныне род *Bufo*). Этот комплекс также стал предметом нашего пристального внимания в плане применения проточной ядерной ДНК-цитометрии. В серии работ были выявлены области распространения диплоидных, триплоидных и тетраплоидных зелёных жаб в Средней Азии и Казахстане (Литвинчук и др., 2006, 2018; Borkin et al., 1985, 1986, 1997, 2007, 2011; Litvinchuk et al., 2011), обнаружены тетраплоиды на западе Монголии (Боркин и др., 1986) и в российской части Алтая (Litvinchuk et al., 2010), причём были найдены не только горные, но и низинные популяции полиплоидов (Borkin et al., 2001). Были также определены две диплоидные формы зелёных жаб, различающиеся по размеру генома, и зона их контакта в Поволжье (Файзулин и др., 2018).

Особый интерес представляла находка нами триплоидного вида зелёных жаб в Западных Гималаях, в изолированной хребтами высокогорной долине р. Спити (штат Химачал-Прадеш, Индия). Первоначально он был причислен к виду *Bufo zamdaensis* Fei, Ye et Huang, 1999, описанному из прилегающей части западного Тибета (Боркин и др., 2012; Литвинчук и др., 2012,

2017). Однако последний недавно был синонимизирован с *Bufo pseudoraddei* (Mertens, 1971). В химачальских популяциях триплоидными были все изученные особи, как самцы, так и самки, что совершенно необычно, по крайней мере, для позвоночных животных. Поэтому мы назвали данное явление *двуполой триплоидией* (Боркин и др., 2012), поскольку ранее постоянно триплоидные линии у животных были известны только в связи с их однополостью.

Впервые такие перманентно триплоидные популяции зелёных жаб были открыты в высокогорьях Пакистана и описаны как *Bufo baturae* (Stöck et al., 1999, 2012), а также нами в Памире (Litvinchuk et al., 2011). Эти триплоидные виды, по-видимому, обладают особым, уникальным способом размножения, который расширяет список ранее известных вариантов клонального наследования (партеногенез, гиногенез, гибридогенез, андрогенез) и скорее напоминает мейотический гибридогенез, открытый у некоторых рыб. Самцы дают рекомбинированные гаплоидные сперматозоиды, а самки – клональные диплоидные яйцеклетки (Литвинчук и др., 2012).

Таким образом, высокогорные долины от Памира до Западных Гималаев являются ареной необычного, ранее неизвестного модуса полиплоидного видообразования у животных. Интересной чертой триплоидных видов зелёных жаб является также их явно гибридное происхождение.

Недавно были опубликованы новые представления о систематике зелёных жаб рода *Bufo* (Dufresnes et al., 2019), которые включали и наши данные, полученные с помощью проточной ДНК-цитометрии. Естественно, Ю. М. Розанов вошёл в состав авторского коллектива этой статьи.

Таким образом, метод проточной ДНК-цитометрии, применявшийся Юрием Михайловичем, оказался весьма полезным для изучения земноводных. Можно даже сказать, что без его участия проведение большинства этих исследований было бы невозможно.

Помимо амфибий (червяги, хвостатые и бесхвостые земноводные), нами также накоплен большой массив данных по размеру генома в разных группах рептилий (черепахи, ящерицы, змеи), которые пока остаются по большей части неопубликованными.

Подводя итоги, следует указать, что благодаря Юрию Михайловичу размер генома был определён у 21763 экз. 279 видов амфибий и

2069 экз. 329 видов рептилий; в сумме 23834 экз. 608 видов. Это, конечно, уникальная коллекция данных. Юрий Михайлович очень хотел обобщить их вместе с нами в виде монографии. К сожалению, пока это сделать по ряду причин не удалось.

На 12-м съезде Европейского герпетологического общества, проходившем в Санкт-Петербурге 13 августа 2003 г., после нашего доклада в Зоологическом институте РАН о размере генома у балканских амфибий к нам подошёл итальянский цитолог Этторе Ольмо, хорошо известный своими исследованиями размера генома у амфибий и рептилий (например, Olmo, 1973, 2006; Olmo et al., 1989). Он сказал, что приятно поражён тому, как нам удалось широко развернуть соответствующие исследования по амфибиям с помощью проточной ДНК-цитометрии, которые переживают своё возрождение. Полагаем, что это высокая оценка того вклада, который Юрий Михайлович как цитолог внёс в герпетологию при нашем скромном участии.

Список публикаций Ю. М. Розанова по герпетологии (1990 – 2022)

1. Pisanetz E. M., Zaune I. A., Rozanov Y. M., Borkin L. J. 1985. Karyotypes and genome size in the *Bufo viridis* group // Third Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea. Information – Programme – Abstracts. Prague. P. 93.
2. Borkin L. J., Caune I. A., Pisanetz E. M., Rozanov Y. M. 1986. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group // Studies in Herpetology. Proceedings of the European Herpetological Meeting (3rd Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica) / ed. Z. Roček. Prague : Charles University. P. 137 – 141.
3. Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Тэрбиш Х., Цауне И. А. 1986. Распространение, кариология, таксономическое положение и изменчивость жаб группы *Bufo viridis* в Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике / ред. Э. И. Воробьева. М. : Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. С. 120 – 143.
4. Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А. 1987. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Доклады АН СССР. Т. 295, № 5. С. 1261 – 1264.
5. Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., Боркин Л. Я. 1988. Элиминация генома одного из родителей до предмейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. Т. 30, № 6. С. 691 – 698.
6. Darevsky I. S., Danielyan F. D., Sokolova T. M., Rozanov Y. M. 1989. Intraclonal mating in the parthenogenetic lizard species *Lacerta unisexualis* Darevsky // Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates / eds. R. W. Dawley, J. P. Bogart. Albany : New York State Museum USA). P. 228 – 235.
7. Borkin L. J., Günther R., Rozanov Yu. M., Vinogradov A. E. 1989. Inheritance in diploid and triploid hybridogenetic *Rana esculenta* males: Evidence from DNA flow cytometry // First World Congress of Herpetology. Abstracts, 11 – 19 September 1989, University of Kent at Canterbury, United Kingdom / eds. T. Halliday, J. Baker, L. Hsieh. Canterbury : University of Kent Canterbury. P. [36].
8. Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. 1990. Необычный тип нарушений сперматогенеза у лягушек из Чернобыльской зоны // Биологические и радиозоологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции : тезисы докладов I Международной конференции («Зеленый мыс», 10 – 18 сентября 1990 г.) / ред. И. Н. Рябов, И. А. Рябцев. М. С. 124.
9. Розанов Ю. М., Виноградов А. Е., Боркин Л. Я. 1990. Проточная ДНК-цитометрия клеток крови лягушек из Чернобыльской зоны // Биологические и радиозоологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции : тезисы докладов I Международной конференции («Зеленый мыс», 10 – 18 сентября 1990 г.) / ред. И. Н. Рябов, И. А. Рябцев. М. С. 139.
10. Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: Cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. Vol. 33, № 5. P. 619 – 627.
11. Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. 1991. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // Hereditas. Vol. 114, № 3. P. 245 – 251.
12. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D. 1995. The species contact zones in amphibians of the Ukrainian Transcarpathians // Programme and Abstracts. 8th Ordinary General Meeting, Societas Europaea Herpetologica (SEH). Bonn, Germany (23 – 27 August 1995). Bonn. P. 40.
13. Khalturin M. D., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. 1996. Hybridization between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the Ukrainian Transcarpathians: Electrophoretic and genome size data // Biologia plazow i gadow. Materialy konferencyjne. IV Ogólnopolska Konferencja Herpetologiczna. Kraków, 26 – 27 wrzesnia 1996. Kraków : Wydawnictwo Naukowe WSP. S. 45 – 46.
14. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. 1996. Spontaneous triploidy in the crested newt, *Triturus cristatus* (Salamandridae) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 3, № 2. P. 152 – 156.
15. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov Y. M. 1997. Amphibians and reptiles of Moldavia: Additions and corrections, with a list of species // Russian Journal of Herpetology. Vol. 4, № 1. P. 50 – 62.

16. Borkin L. J., Eremchenko V. K., Rosanov J. M. 1997. Distribution of and contact zones in the diploid-tetraploid *Bufo viridis* complex in Central Asia // Herpetology'97. Abstracts of the Third World Congress of Herpetology, 2 – 10 August 1997, Prague, Czech Republic / eds. Z. Roček, S. Hart. Prague. P. 26.
17. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Timofeev B. I. 1997. Genome size variation in the Salamandridae // Herpetology'97. Abstracts of the Third World Congress of Herpetology, 2 – 10 August 1997, Prague, Czech Republic / eds. Z. Roček, S. Hart. Prague. P. 128 – 129.
18. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J. 1997. A contact zone between the newts *Triturus cristatus* and *Triturus dobrogicus* in the Ukrainian Transcarpathians: distribution and genome size variation // Herpetologia Bonnensis. Proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 23 – 27 August 1995, Bonn, Germany / eds. W. Böhme, W. Bischoff, T. Ziegler. Bonn. P. 229 – 235.
19. Розанов Ю. М., Виноградов А. Е. 1998. Прецизионная ДНК-цитометрия: исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. Т. 40, № 8/9. С. 792 – 800.
20. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J. 1998. A case of natural triploidy in a smooth newt *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758), from Russia (Caudata: Salamandridae) // Herpetozoa. Bd. 11, H. 1/2. S. 93 – 95.
21. Barabanov A. V., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. 1998. On distribution of *Pelobates fuscus* and *P. syriacus* in Asia // Third Asian Herpetological Meeting. Abstracts. Kazakhstan, Almaty, 1 – 5 September 1998. Almaty. P. 10.
22. Borkin L. J., Vinogradov A. E., Rosanov J. M., Litvinchuk S. N. 1999. Green frogs of eastern Europe: Taxonomy, distribution, population compositions, and genome size variation // Third International Symposium on “Genetics, Systematics and Ecology of Western Palearctic Water Frogs”. Berlin, Germany, 11 – 15 October 1999 / eds. D. Schmeller, J. Plotner. Mainz : Universitätsdruckerei. P. 7.
23. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Džukić G., Kalezić M. L., Khalturin M. D., Rosanov J. M. 1999. Taxonomic status of *Triturus karelinii* on the Balkans, with some comments about other crested newt taxa // Russian Journal of Herpetology. Vol. 6, № 2. P. 153 – 163.
24. Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2000. Сопоставление методов идентификации гибридных геномов в зонах межвидовых контактов // Цитология. Т. 42, № 3. С. 314 – 315 (Тезисы докладов и сообщений, представленных на XIII Всероссийский симпозиум «Структура и функции клеточного ядра» (Санкт-Петербург, 19 – 21 октября 1999 г.).
22. Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2000. Морфометрическая характеристика зелёных лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. № 5. Ботаника, зоология, экология. С. 70 – 75.
23. Borkin L. J., Rosanov J. M., Litvinchuk S. N. 2000. Nuclear DNA content in some green toads (*Bufo viridis* complex) of Turkey and Iran // Russian Journal of Herpetology. Vol. 7, № 3. P. 171 – 180.
24. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д. 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Доклады Российской академии наук. Т. 376, № 5. С. 707 – 709 (Англ. версия: Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Milto K. D., Rosanov J. M., Khalturin M. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): Cytometrical and biochemical evidences // Doklady Biological Sciences. Vol. 376. P. 86 – 88).
25. Borkin L. J., Eremchenko V. K., Helfenberger N., Panfilov A. M., Rosanov J. M. 2001. On the distribution of diploid, triploid, and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in south-eastern Kazakhstan // Russian Journal of Herpetology. Vol. 8, № 1. P. 45 – 53 (and Vol. 8, № 3. P. 246, errata).
26. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J. 2001. Natural autotriploidy in the Danube newt, *Triturus dobrogicus* (Salamandridae) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 8, № 1. P. 74 – 76.
27. Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Халтурин М. Д., Тимофеев Б. И., Джуквич Г., Калезич М. Л. 2001. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопросы герпетологии: материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. Пушино ; М. : МГУ. С. 168 – 170.
28. Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2001. Гибридизация между жерлянками *Bombina bombina* и *B. variegata* в Закарпатье // Вопросы герпетологии: материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. Пушино ; М. : МГУ. С. 312 – 313.
30. Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. П., Розанов Ю. М. 2001. Распространение зелёных лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Ижевск. № 5. Зоология, физиология и экология. С. 51 – 63.
31. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): Evidence from DNA flow cytometry // Amphibia – Reptilia. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.
32. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannarova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. 2002. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, central European Russia // Russian Journal of Herpetology. Vol. 9, № 3. P. 195 – 208.
33. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д., Лада Г. А., Борисовский А. Г., Мильто К. Д., Файзулин А. И. 2003. Распространение двух криптических форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на территории Волжского бассейна // Третья конференция герпетологов Поволжья: матери-

алы региональной конференции (г. Тольятти, 5 – 7 февраля 2003 г.) / ред. А. Г. Бакиев, А. Л. Маленев, О. Л. Носкова. Тольятти : Институт экологии Волжского бассейна РАН. С. 3 – 6.

34. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И. 2003. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья: материалы региональной конференции (г. Тольятти, 5 – 7 февраля 2003 г.) / ред. А. Г. Бакиев, А. Л. Маленев, О. Л. Носкова. Тольятти : Институт экологии Волжского бассейна РАН. С. 7 – 12.

35. Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д. 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. Т. 45, № 3. С. 308 – 323.

36. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2003. On distribution of and hybridisation between the newts *Triturus vulgaris* and *T. montandoni* in western Ukraine // *Alytes*. Vol. 20, № 3 – 4. P. 61 – 68.

37. Borisovskiy G., Rosanov J. M. 2003. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Udmurt Republic // Programme & Abstracts. 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia, 12 – 16 August 2003. Saint Petersburg. P. 42.

38. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L. 2003. Genome size variation in the Balkan anurans // Programme & Abstracts. 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia, 12 – 16 August 2003. Saint Petersburg. P. 42 – 43.

39. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Mazanaeva L. F. 2003. Geographic differentiation in tailed amphibians of eastern Europe: Genome size, allozymes and morphology // Programme & Abstracts. 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia, 12 – 16 August 2003. Saint Petersburg. P. 97 – 98.

40. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D., Lada G. A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in eastern Europe // Russian Journal of Herpetology. Vol. 10, № 2. P. 111 – 118.

41. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2004. Intraspecific and interspecific genome size variation in hynobiid salamanders of Russia and Kazakhstan: Determination by flow cytometry // Asiatic Herpetological Research. Vol. 10. P. 282 – 294.

42. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал. Т. 83, № 8. С. 936 – 960 (Англ. версия: Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Skorinov D. V. 2004. On cryptic species (from the example of amphibians) // Entomological Review. Vol. 84, suppl. 1. P. 75 – 98).

43. Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. 2004. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. Vol. 11, № 3. P. 203 – 222.

44. Литвинчук С. Н., Пашкова И. М., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. 2005. Влияние гибридизации и полиплоидии на терморезистентность скелетной мускулатуры на примере зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* (Anura, Amphibia) // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: материалы международной научной конференции / ред. А. Б. Ручин. Саранск : Изд-во Мордовского университета. С. 136 – 138.

45. Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. 2005. История изучения и распространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Мордовии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 110, вып. 1. С. 3 – 11.

46. Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. 2005. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 110, вып. 2. С. 3 – 10.

47. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L. 2005. Genome size variation in the Balkan anurans // Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 12 – 16 August 2003, Saint Petersburg, Russia / eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. Saint Petersburg. P. 16 – 19.

48. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Džukić G., Kalezić M. L., Mazanaeva L. F. 2005. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: Genome size, allozymes, and morphology // Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 12 – 16 August 2003, Saint Petersburg, Russia / eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. Saint Petersburg. P. 57 – 60.

49. Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коришунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. 2005. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (10 – 12 жовтня 2005 р., Київ) / ред. Є. Писанець. Київ : Зоомузей ННПМ НАН України. С. 23 – 26.

50. Litvinchuk S. N., Zuiderwijk A., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2005. Taxonomic status of *Triturus vittatus* (Amphibia: Salamandridae) in western Turkey: Trunk vertebrae count, genome size and allozyme data // Amphibia – Reptilia. Vol. 26, № 3. P. 305 – 323.
51. Замалетдинов Р. И., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2005. О структуре комплекса зеленых лягушек в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника. Казань. Вып. 6. С. 326 – 333.
52. Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Усманова Н. М., Боркин Л. Я., Мазанаева Л. Ф., Казаков В. И. 2006. Изменчивость микросателлитов BM224 и Bca17 в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности // Цитология. Т. 48, № 4. С. 332 – 345 (Англ. версия: Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Usmanova N. M., Borkin L. Ya., Mazanaeva L. F., Kazakov V. I. 2007. Variability of microsatellites BM224 and Bca17 in populations of green toads (*Bufo viridis* complex) differing by nuclear DNA content and ploidy // Cell and Tissue Biology. Vol. 1, № 1. P. 65 – 79).
53. Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Melnikov D. A., Rosanov J. M. 2006. The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov Oblast') // Russian Journal of Herpetology. Vol. 13, № 1. P. 77 – 82.
54. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V. 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii*, from the Talysh Mountains // Russian Journal of Herpetology. Vol. 13, № 3. P. 187 – 206.
55. Литвинчук С. Н., Пашкова И. М., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. 2007. Терморезистентность скелетной мускулатуры у западно-палеарктических зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 75 – 81 (Англ. версия: Litvinchuk S. N., Pashkova I. M., Rozanov Yu. M., Borkin L. Ya. 2007. Heat resistance of the skeletal muscle in Western Palearctic green frogs (*Rana esculenta* complex) // Biology Bulletin. Vol. 34, № 1. P. 61 – 66).
56. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. 2007. Таксономический статус обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae, Amphibia), из Закарпатской и Одесской областей Украины // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія. Вип. 21. С. 128 – 135.
57. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J. 2007. Correlations of geographic distribution and temperature of embryonic development with the nuclear DNA content in the Salamandridae (Urodela, Amphibia) // Genome. Vol. 50, № 4. P. 333 – 342. <https://doi.org/10.1139/G07-010>
58. Borkin L. J., Shabanov D. A., Brandler O. V., Kukushkin O. V., Litvinchuk S. N., Mazepa G. A., Rosanov J. M. 2007. A case of natural triploidy in European diploid green toad (*Bufo viridis*), with some distributional records of diploid and tetraploid toads // Russian Journal of Herpetology. Vol. 14, № 2. P. 121 – 132.
59. Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Чагин В. О. 2007. Исследование изменчивости размера генома животных: данные о существовании эпидомена хроматина размером 1 млн п. н. // Цитология. Т. 49, № 9. С. 788 (Тезисы докладов и сообщений, представленных на II съезд Общества клеточной биологии совместно с юбилейной конференцией, посвященной 50-летию Института цитологии РАН (Санкт-Петербург, 16 – 19 октября 2007 г.)).
60. Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии: материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (9 – 13 октября 2006 г. Пущино-на-Оке). СПб. : ЗИН РАН. С. 247 – 257.
61. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2008. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы *Lissotriton vulgaris* // Вопросы герпетологии: материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (9 – 13 октября 2006 г. Пущино-на-Оке). СПб. : ЗИН РАН. С. 375 – 383.
62. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. 2008. A new species of common toads from the Talysh Mountains, south-eastern Caucasus: Genome size, allozyme, and morphological evidence // Russian Journal of Herpetology. Vol. 15, № 1. P. 19 – 43.
63. Боркин Л. Я., Безман-Мосейко О. С., Мазепа Г. А., Зиненко А. И., Коришуню А. В., Лада Г. А., Шабанов Д. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2008. О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ. № 1. С. 5 – 10.
64. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2008. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies // Glandt D., Jehle R. (eds.). Der Moorfrosch / The Moor Frog (*Rana arvalis*). Tagungsband zur Veranstaltung "Praxisorientierte Arten-schutzbiologie im Europa des 21. Jahrhunderts – am Beispiel des Moorfrosches (*Rana arvalis*)", Zentrum für Umweltkommunikation, Osnabrück, 11 – 13 September 2008. Bielefeld : Laurenti-Verlag. P. 95 – 112 (Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie, 13).
65. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2009. Genome size and allozyme variation in Eurasian gray toads (*Bufo bufo* complex) // The Sino-Russian Seminar "Study and Conservation of Eurasian Amphibians and Reptiles: Results and plans of cooperation". St. Petersburg. P. 13 – 15.

66. Писанец Е. М., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Реминный В. Ю., Пасынкова Р. А., Сурядная Н. Н., Матвеев А. С. 2008 – 2009. Серые жабы (*Amphibia*, *Bufo* *bufo* complex) Предкавказья и Северного Кавказа: новый анализ проблемы // Збірник праць Зоологічного музею. Київ. № 40. С. 83 – 125.
67. Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2009. Видовой состав зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (*Amphibia*, *Ranidae*) Днепропетровской области (восточная Украина) // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ. № 2. С. 37 – 44.
68. Ручин А. Б., Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., Замалетдинов Р. И. 2009. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волга // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 137 – 147.
69. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2009. Размер генома // Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский Дом. С. 120 – 126.
70. Ручин А. А., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. 2010. О фауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Чувашии // Научные труды Национального парка «Чаваш варнаме». Чебоксары. Т. 3. С. 102 – 110.
71. Резванцева М. В., Лада Г. А., Аксенов Д. С., Шабанов Д. А., Коришунов А. В., Чихляев И. В., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2010. Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области // Теоретические и практические проблемы паразитологии: материалы Международной научной конференции (30 ноября – 3 декабря 2010 г., Москва). М. : Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. С. 308 – 312.
72. Litvinchuk S. N., Kazakov V. I., Pasyukova R. A., Borkin L. J., Kuranova V. N., Rosanov J. M. 2010. Tetraploid green toad species (*Bufo pewzowi*) from the Altay Mountains: The first record for Russia // Russian Journal of Herpetology. Vol. 17, № 4. P. 290 – 298.
73. Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2011 а. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины // Вопросы герпетологии: материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (12 – 17 октября 2009 г. Казань) / ред. Н. Б. Ананьева. СПб. : Русская коллекция. С. 142 – 148.
74. Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2011 б. Видовой состав и популяционные системы зеленых лягушек, *Rana esculenta* complex (*Amphibia*; *Anura*) бассейна реки Псел // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ. № 3. С. 76 – 83.
75. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2011. Систематика тритонов комплекса *Lissotriton vulgaris* (*Salamandridae*) // Вопросы герпетологии: материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (12 – 17 октября 2009 г. Казань) / ред. Н. Б. Ананьева. СПб. : Русская коллекция. С. 235 – 240.
76. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2011. Полиплоидное видообразование у амфибий горно-аридной зоны Палеарктической Азии: эволюционные, генетические и географические особенности // Отчётная научная сессия Зоологического института РАН по итогам работ 2010 г.: тезисы докладов (12 – 14 апреля 2011 г.) СПб. : Зоологический институт РАН. С. 6 – 8.
77. Litvinchuk S. N., Mazepa G. O., Pasyukova R. A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu. A., Shabanov D. A., Crottini A., Borkin L. J., Rosanov J. M., Stöck M. 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 49, № 3. P. 233 – 239. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00612.x>
78. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мазепа Г. А., Пасынкова Р. А., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. 2012. Западные Гималаи как арена необычного триплоидного видообразования у зелёных жаб группы *Bufo viridis* // Отчётная научная сессия Зоологического института РАН по итогам работ 2011 г.: тезисы докладов (3 – 5 апреля 2012 г.). СПб. : Зоологический институт РАН. С. 10 – 12.
79. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В., Мазепа Г. А., Пасынкова Р. А., Дедух Д. В., Красикова А. В., Розанов Ю. М. 2012. Необычное триплоидное видообразование у зелёных жаб комплекса *Bufo viridis* высокогорной Азии // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (25 – 28 сентября 2012 г. Минск, Беларусь) / ред. Р. В. Новицкий. Минск : Право и экономика. С. 160 – 165.
80. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Schepina N. A., Kazakov V. I., Skorinov D. V., Borkin L. J. 2012. The first case of natural triploidy in the Mongolian toad, *Bufo raddei* // Russian Journal of Herpetology. Vol. 19, № 4. P. 333 – 336.
81. Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (*Anura*: *Pelobatidae*), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // Organisms Diversity and Evolution. Vol. 13, № 3. P. 433 – 451.
82. Dedukh D., Mazepa G., Shabanov D., Rosanov J., Litvinchuk S., Borkin L., Saifudinova A., Krasikova A. 2013. Cytological maps of lampbrush chromosomes of European water frogs (*Pelophylax esculentus* complex)

- from the Eastern Ukraine // BMC Genetics. Vol. 14, № 26. P. 1 – 20. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-26>
83. Дедух Д. В., Мазепа Г. А., Шабанов Д. А., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Сайфитдинова А. Ф., Красикова А. В. 2013. Особенности гаметогенеза у самок в гибридном комплексе зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus*) // Эмбриональное развитие, морфогенез и эволюция: сборник тезисов Всероссийской конференции с международным участием. СПб. : Изд-во ВВМ. С. 77 – 79.
84. Dedukh D., Mazepa G., Shabanov D., Rosanov J., Litvinchuk S., Saifitdinova A., Krasikova A. 2013. Peculiarities of oogenesis in hybridogenetic European water frog complex (*Pelophylax esculentus* complex) // 19th International Chromosome Conference. Bologna. P. 128 – 129.
85. Сви́нин А. О., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2013. Распространение и типы популяционных систем зелёных лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843 в Республике Марий Эл // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 137 – 147.
86. Безман-Мосейко О. С., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н. 2014. Массовые аномалии задних конечностей у зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) в Приднестровье: проблема факторов и биоиндикации // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: Методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды: материалы международной школы-конференции (Екатеринбург, 23 – 26 сентября 2013 г.) / ред. В. Л. Вершинин, А. Дюбуа, К. Хенле, М. Пуки. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета. С. 13 – 19.
87. Сви́нин А. О., Литвинчук С. Н., Ермаков О. А., Иванов А. Ю., Розанов Ю. М. 2015 а. Новые данные по распространению съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в Марий Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием (11 – 14 марта 2015 года). Йошкар-Ола : Марийский государственный университет. С. 108 – 111.
88. Сви́нин А. О., Иванов А. Ю., Закс М. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Ермаков О. А. 2015 б. Распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки, *Pelophylax ridibundus*, и их участие в образовании полуклональных гибридов *P. esculentus* в Республике Марий Эл // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 120 – 129.
89. Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Mazepa G., Saifitdinova A., Shabanov D., Krasikova A. 2015. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid European water frogs // PLoS ONE. Vol. 10, № 4. Article number e0123304. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123304>
90. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Litvinchuk Y. S., Rosanov J. M. 2015. Distribution and population systems of green frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in Kaliningrad oblast', Russia (Baltic Sea region) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 22, № 3. P. 188 – 196.
91. Dedukh D. V., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Krasikova A. K. 2015. Di- and triploid hybrids in *Pelophylax esculentus* population systems can replace by crossing with each other // Programme & Abstracts XVIII European Congress of Herpetology / eds. B. Borczyk, M. Ogielska, K. Kolenda, T. Skawiński. Wrocław. P. 116.
92. Kulikova E. A., Korzun E. V., Koloskov M. N., Litvinchuk S. N., Rosanov Y. M., Axenova E. A., Chmielewska M. 2015. Water frogs (*Pelophylax esculentus* complex) distribution in Belarus by using PCR-RFLP-based and DNA flow cytometry methods // Programme & Abstracts XVIII European Congress of Herpetology / eds. B. Borczyk, M. Ogielska, K. Kolenda, T. Skawiński. Wrocław. P. 147.
93. Litvinchuk S. N., Skorinov D. V., Rosanov J. M. 2015. Natural spontaneous autotriploidy in the genus *Pelophylax* (Anura: Ranidae) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 22, № 4. P. 318 – 320.
94. Dedukh D. V., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Krasikova A. K. 2015. Crossing experiments reveal gamete contribution into appearance of di- and triploid hybrid frogs in *Pelophylax esculentus* population systems // Chromosome Research. Vol. 23, № 2. P. 380 – 381.
95. Бирюк О. В., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Пасынкова Р. А. 2015. Изменчивость размеров районов ядрышковых организаторов в кариотипах зеленых лягушек // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Біологія. № 25. С. 145 – 155.
96. Biriuk O. V., Shabanov D. A., Korshunov A. V., Borkin L. J., Lada G. A., Pasyukova R. A., Rosanov J. M., Litvinchuk S. N. 2016. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 54, № 3, P. 215 – 225. <https://doi.org/10.1111/jzs.12132>
97. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. 2016. The first case of natural spontaneous triploidy in the family Bombinatoridae // Amphibia – Reptilia. Vol. 37, № 2. P. 243 – 245.
98. Дедух Д. В., Шабанов Д. А., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Красикова А. В. 2016. Элиминация и эндорепликация геномов в гаметогенезе межвидовых гибридов из комплекса зелёных лягушек *Pelophylax esculentus* // Сборник тезисов V молодежной конференции по молекулярной и клеточной биологии Института цитологии РАН. СПб. С. 9 – 10.
99. Лада Г. А., Гордеев Д. А., Прилипко С. К., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2016. О южной границе ареала прудовой лягушки, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882): достоверное обнаружение вида в Волгоградской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3, биология. Вып. 3. С. 64 – 68.
100. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Скоринин Д. В., Пасынкова Р. А., Розанов Ю. М. 2016. Природная полиплоидия у амфибий // Вестник Санкт-

Петербургского университета. Серия 3, биология. Вып. 3. С. 77 – 86.

101. Сурядная Н. Н., Микитинец Г. И., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н. 2016. Распространение, морфологическая изменчивость и особенности биологии чесночниц (Amphibia, Anura, Pelobatidae) на юге Украины // Збірник праць Зоологічного музею. Київ. № 47. С. 67 – 87.

102. Litvinchuk S. N., Skorinov D. V., Borkin L. J., Pasynkova R. A., Rosanov J. M. 2017. Natural triploidy in two Chinese frogs of the genus *Glandirana* (Anura; Ranidae) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 24, № 3. P. 235 – 237.

103. Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Shabanov D., Krasikova A. 2017. Mutual maintenance of di- and triploid *Pelophylax esculentus* hybrids in R-E systems: Results from artificial crossings experiments // BMC Evolutionary Biology. Vol. 17. Article number 220. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1063-3>

104. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Мазена Г., Скоринов Д. В., Мельников Д. А., Розанов Ю. М. 2017. Особенности распространения амфибий в Западных Гималаях (Индия) // Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра / ред. Л. Я. Боркин. СПб. Европейский Дом. С. 188 – 194.

105. Файзулин А. И., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Корзинов В. А., Свилин А. О., Закс М. М., Розанов Ю. М., Кузовенко А. Е., Замалетдинов Р. И., Ермаков О. А. 2017. О распространении съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) на территории Волжского бассейна // Вестник Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки. Т. 22, № 5. С. 809 – 817. <https://doi.org/10.20310/1810-0198-2017-22-5-809-817>

106. Файзулин А. И., Свилин А. О., Ручин А. Б., Скоринов Д. В., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Кузовенко А. Е., Литвинчук С. Н. 2018. Распространение и зона контакта в Поволжье двух форм зелёных жаб комплекса *Bufo viridis* (Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Современная герпетология. Т. 18, вып. 1/2. С. 35 – 45.

107. Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Ермаков О. А., Ручин А. Б., Лада Г. А., Свилин А. О., Башинский И. В., Чихляев И. В. 2018. Видовой состав и особенности распространения зелёных лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) на особо охраняемых природных территориях Среднего Поволжья (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Vol. 3, suppl. 1. P. 1 – 16. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.056>

108. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Мазена Г. А., Розанов Ю. М. 2018. Размер генома и распространение диплоидных и полиплоидных зелёных жаб рода *Bufo* в Узбекистане и Туркменистане // Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты / ред. Н. Б. Ананьева. СПб. ; М. : Т-во науч. изданий КМК. С. 88 – 101.

109. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Розанов Ю. М. 2019. Гибридизация, клональное наследование, полиплоидия и сетчатое видообразование у амфибий // VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС): сборник тезисов. СПб. : Изд-во ВВМ. С. 199.

110. Литвинчук С. Н., Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Кидов А. А., Матушкина К. А., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2019. Полиплоидное видообразование у азиатских зелёных жаб рода *Bufo* (Bufonidae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 80 – 93. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-9>

111. Dufresnes C., Mazepa G., Jablonski D., Oliveira Ricardo C., Wenseleers T., Shabanov D. A., Auer M., Ernst R., Koch C., Ramirez-Chaves H. E., Mulder K. P., Simonov E., Tiutenko A., Kryvokhyzha D., Wennekes P. L., Zinenko O. I., Korshunov O. V., Al-Johany A. M., Peregontsev E. A., Betto-Colliard C., Denoël M., Borkin L. J., Skorinov D. V., Pasynkova R. A., Mazanaeva L. F., Rosanov J. M., Dubey S., Litvinchuk S. 2019. Fifteen shades of green: The evolution of *Bufo* toads revisited // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 141. Article number 106615. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106615>

112. Dedukh D., Litvinchuk J., Svinin A., Litvinchuk S., Rosanov J., Krasikova A. 2019. Variation in hybridogenetic hybrid emergence between populations of water frogs from the *Pelophylax esculentus* complex // PLoS ONE. Vol. 14, № 11. Article number e0224759. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224759>

113. Dufresnes C., Suchan T., Smirnov N. A., Denoël M., Rosanov J. M., Litvinchuk S. N. 2021. Revisiting a speciation classic: Comparative analyses support sharp but leaky transitions between *Bombina* toads // Journal of Biogeography. Vol. 48, № 3. P. 548 – 560. <https://doi.org/10.1111/jbi.14018>

114. Svinin A. O., Dedukh D. V., Borkin L. J., Eрмаков О. А., Иванов А. Я., Литвинчук С. Н., Замалетдинов Р. И., Михайлова Р. И., Трубянов А. В., Скоринов Д. В., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н. 2021. Genetic structure, morphological variation, and gametogenic peculiarities in water frogs (*Pelophylax*) from northeastern European Russia // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 59, № 3. P. 646 – 662. <https://doi.org/10.1111/jzs.12447>

115. Dufresnes C., Mahony S., Prasad V. K., Kamei R. G., Masroor R., Khan M. A., Al-Johany A. M., Gautam K. B., Gupta S. K., Borkin L. J., Melnikov D. A., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Borzé A., Jablonski D., Litvinchuk S. N. 2022. Shedding light on taxonomic chaos: Diversity and distribution of South Asian skipper frogs (Anura, Dicroglossidae, *Euphlyctis*) // Systematics and Biodiversity. Vol. 20, iss. 1. Article number 2102686. P. 1 – 25. <https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2102686>

116. *Milto K. D., Barabanov A. V., Borkin L. J., Rosanov J. M., Litvinchuk S. N.* 2022. Distribution and population systems of water frogs (the *Pelophylax esculentus* complex) in northwestern Russia // Russian Journal of Herpetology. Vol. 29, № 5. P. 298 – 316. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2022-29-5-298-316>

Благодарности

При написании статьи были использованы личное дело Ю. М. Розанова, хранящееся в Институте цитологии РАН, а также личный архив Л. Я. Боркина. Мы благодарны М. Ю. Розанову, сыну Юрия Михайловича, за уточнение ряда сведений о своём отце.

Работа выполнена в рамках гостемы Зоологического института РАН (№ 122031100282-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Розанов Ю. М., Виноградов А. Е. 1998. Прецизионная ДНК-цитометрия: исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. Т. 40, № 8/9. С. 792 – 799.

Черногрядская Н. А., Розанов Ю. М., Богданова М. С., Боровиков Ю. С. 1978. Ультрафиолетовая флуоресценция клетки. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 216 с.

Mazin A. L., Borkin L. J. 1979. Nuclear DNA content in green frogs of the genus *Rana* // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Bd. 55, H. 1. S. 217 – 224.

Olmo E. 1973. Quantitative variations in the nuclear DNA and phylogenesis of the Amphibia // Caryolo-

gia. Firenze. Vol. 26, № 1. P. 43 – 68. <https://doi.org/10.1080/00087114.1973.10796525>

Olmo E. 2006. Genome size and evolutionary diversification in vertebrates // Italian Journal of Zoology. Vol. 73, № 2. P. 167 – 171. <https://doi.org/10.1080/11250000600680031>

Olmo E., Capriglione T., Odierna G. 1989. Genome size evolution in vertebrates: trends and constraints // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. Comparative Biochemistry. Vol. 92, iss. 3. P. 447 – 453. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(89\)90115-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(89)90115-6)

Stöck M., Schmid M., Steinlein C., Grosse W.-R. 1999. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakorum with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions // Italian Journal of Zoology. Vol. 66, iss. 3. P. 215 – 232. <https://doi.org/10.1080/11250009909356259>

Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Schartl M., Moritz C., Perrin N. 2012. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate // Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences. Vol. 279, iss. 1732. P. 1293 – 1299. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1738>

Uteshev V. K., Borkin L. J. 1985. On interspecific hybridization of European and Far Eastern discoglossid toads of the genus *Bombina* // Zoologischer Anzeiger. Bd. 215, H. 5/6. S. 355 – 367.

Vinogradov A. E. 1994. Measurement by flow cytometry of genomic AT/GC ratio and genome size // Cytometry. Vol. 16, № 1. P. 34 – 40.

Vinogradov A. E. 1998. Genome size and GC-percent in vertebrates as determined by flow cytometry: The triangular relationship // Cytometry. Vol. 31, № 2. P. 100 – 109.

Л. Я. Боркин¹, С. Н. Литвинчук²

¹ Зоологический институт РАН
Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 1
E-mail: Leo.Borkin@zin.ru

² Институт цитологии РАН
Россия, 194064, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, д. 4
E-mail: litvinchukspartak@yandex.ru