

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ
В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ АМФИБИЙ:
ЧТО МЫ ИЗУЧАЕМ И КАК ОЦЕНИВАЕМ?**

Л. Я. Боркин

Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург)

**MORPHOLOGICAL ABNORMALITIES
IN NATURAL POPULATIONS OF AMPHIBIANS:
WHAT DO WE STUDY AND HOW DO WE MEASURE?**

L. J. Borkin

Zoological institute, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg)

Some problems of studies of morphological deformities in natural populations of amphibians are discussed. The frequency of malformed animals equal to 5 % of a sample is suggested for the separation between the background and mass occurrence. The distribution of deformity records across species and higher taxonomic groups of amphibians as well as across geographical regions is surveyed. The frequency of malformed animals is higher in aquatic rather than in semiaquatic or terrestrial species. Shared occurrence of deformities in some syntopic species is mentioned. Sampling, statistical methods, unification of terminology, and identification of deformities in cases of so called syndromes are also considered.

Обсуждаются проблемы изучения морфологических аномалий в природных популяциях амфибий. Для разделения фоновых и массовых аномалий предлагается 5 % уровень встречаемости аномальных особей в выборке для условного разделения на фоновые и массовые. Анализируется информация о распространении аномалий у разных видов амфибий и более крупных таксономических категорий, а также в различных географических областях. Частота аномалий у водных видов выше в сравнении полуводными и наземными. Сравнивается встречаемость аномалий у синтопических видов. Также обсуждаются отбор проб, статистические методы, унификация терминологии и идентификация аномалий в случаях так называемых синдромов.

В Европе сведения о находках «монстров» среди амфибий появились еще в первой половине XVIII в. В России первый случай аномалии (полидактилия) был описан Н. А. Холодковским (1896) у двух особей зеленых лягушек *Rana esculenta* (= *Pelophylax ridibundus*), пойманных А. А. Силантьевым в Хреновском бору Воронежской губернии. В XIX и первой половине XX в. ряд ученых придавали «уродствам» важное значение, рассматривая их как проявление особого механизма эволюции организмов.

Начиная с середины прошлого века число зарегистрированных случаев аномалий в природных популяциях амфибий резко возросло, а само это явление привлекло к себе повышенное внимание ученых и вызвало сильную озабоченность населения, особенно в Северной Америке, в контексте качества среды. Признаком последних 50–60 лет стала также массовая встречаемость аномальных особей, чего не было ранее [Lanno, 2008; p. 126]. В СССР первый случай массовых аномалий (полимелия и др.) был обнаружен в 1947 г. у озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* в окрестностях Алма-Аты, Казахстан [Войткевич, 1948]. Он изучался затем в течение 15 лет [Woitkewitch, 1962, p. 754].

Нередко различают две группы отклонений в строении: а) связанные с нарушением морфогенеза; б) травматические. Однако на практике обособить две категории «нетипичной морфологии» подчас весьма трудно, особенно в полевых условиях, когда аномалии чаще всего регистрируются в ходе беглого внешнего осмотра пойманных особей. Поэтому многие авторы под аномалией понимают любое отклонение от нормы, независимо от причины, его вызвавшей. Нарушения могут затрагивать самые разные части и органы тела амфибий, как внешние, так и внутренние. В качестве примера можно привести массовую встречаемость у североамериканских леопардовых лягушек опухолей почки, которая вызывается вирусом Люке [McKinnell, 1973]. Этот же вирус может индуцировать хондросаркомы у амфибий [Mizgirev et al., 1984].

Поскольку теоретически аномалии могут появляться в любой популяции, не затронутой антропогенным воздействием, то важно оценить уровень такой *фоновой* встречаемости, чтобы отделить ее

от массовой. В качестве условного порога предлагались следующие значения: 1 % [Borkin, Pikulik, 1986], 2 % [e. g., Puky, Fodor, 2002; D'Amen et al., 2006] и 5 % [e. g., Боркин и др., 2012]. При частоте меньше этих значений аномалии относились к фоновым, а выше – к массовым [примеры см.: Боркин и др., 2012]. Однако даже в заповедниках ситуация может быть различной. Так, в США в 1997 г. аномальные Anura были обнаружены в 29 из 38 охраняемых территорий. При этом частота в 1 % была выявлена в 10 заповедниках, от 1 до 2 % – в 11 и от 2 до 5 % – также в 11, а от 5,5 до 9,9 % – в 4 охраняемых территориях [Converse et al., 2000]. В 1990-е гг. была замечена тенденция к явному повышению встречаемости фоновых аномалий – более 2 % [Johnson et al., 2003]. Поэтому было рекомендовано обращать особое внимание на случаи, когда частота аномальных амфибий в популяции достигает 10 %, поскольку это, по мнению авторов, указывает на наличие факторов среды, вызывающих аномалии [Fodor, Puky, 2002]. Рекордные значения массовых аномалий были выявлены у сеголеток норковой лягушки (*Rana septentrionalis*, ныне род *Lithobates*) в штате Миннесота, США – до 80 % [Gardiner, Hoppe, 1999], у зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* (ныне род *Pelophylax*) во Франции – до 77 % [Rostand, 1959] и у краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* в Венгрии – до 71 % [Puky, Fodor, 2002].

Сравнительный анализ данных показывает, что аномалии обнаруживаются не у всех видов амфибий. Более того, их встречаемость у бесхвостых амфибий явно выше, чем у хвостатых. Так, различные аномалии были обнаружены у 67 видов Anura в 159 местах и только у 26 видов Caudata в 43 местах. В фауне США аномальные особи зарегистрированы у 50 % (52 из 105) видов бесхвостых амфибий, тогда как у хвостатых амфибий лишь у 10 % (18 из 188) видов [Lannoo, 2008]. Возникает вопрос: чем вызвана такая разница между двумя отрядами амфибий?

В каждом из отрядов аномальные особи найдены также не у всех видов и родов [Ibid.]. Например, в фауне Anura США они отмечены в семействе Ascaphidae у *Ascaphus* (1 из 2 видов), среди Bufonidae у *Bufo* (10 из 23), среди Hylidae у *Acris* (2 из 2), *Hyla* (7 из 10),

Osteopilus (1 из 1) и *Pseudacris* (8 из 14), в семействе Microhylidae у *Gastrophryne* (2 из 2), среди Scaphiropodidae у *Scaphiopus* (2 из 3) и *Spea* (1 из 4), и, наконец, среди Ranidae у «*Rana*» sensu lato (17 из 31 вида). У хвостатых амфибий аномалии обнаружены в семействе Ambystomatidae у *Ambystoma* (8 из 17), в семействе Plethodontidae в родах *Desmognathus* (1 из 19), *Eurycea* (2 из 27) и *Plethodon* (5 из 54), а также в семействе Salamandridae среди тритонов *Noto-phthalmus* (1 из 3) и *Taricha* (2 из 3).

Аналогичная картина просматривается и при анализе фауны бывшего СССР. Случаи массовых аномалий выявлены у 4 из 12 видов хвостатых амфибий (33 %): *Salamandrella keyserlingii*, *Lissotriton vulgaris*, *Triturus cristatus* и *Triturus dobrogicus*. Среди бесхвостых амфибий число видов с аномалиями составляет 43 % (15 из 35 видов), в том числе с массовыми – 11 видов (*Bombina bombina*, *Bufo bufo*, *Bufo gargarizans*, *Bufo viridis*, *Pelophylax esculentus*, *Pelophylax lessonae*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana amurensis*, *Rana pirica*, *Rana arvalis* и *Rana temporaria*). В пределах фоновой встречаемости находятся аномальные особи у еще 4 видов (*Pelobates vespertinus*, *Bufo turanensis*, *Hyla japonica* и *Hyla orientalis*). Почему аномалии известны не у всех видов, родов и даже семейств? Связано ли это с недостатком сведений или биологическими особенностями таксонов?

Географическое распределение массовых аномалий также очень неоднородно. Подавляющее число случаев зарегистрировано в умеренных широтах северного полушария. В Европе это следующие страны: Великобритания, Франция, Испания, Италия, Нидерланды, Германия, Венгрия, Черногория, Беларусь, Украина, Молдавия, Россия. В Азии: Россия (Сибирь и Дальний Восток), Казахстан, Монголия, Япония. В Африке: Марокко [Garcia-Mucoz et al., 2010] и Тунис [Ben Hassine et al., 2011]. Северная Америка (США, Канада) изобилует примерами массовых аномалий у амфибий. В южном полушарии они хорошо документированы в Австралии [Tyler, 1989], но в Южной Америке известны только в Аргентине [Peltzer et al., 2011]. Такой географический дисбаланс можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, Европа, Северная Америка и Австралия относятся к наиболее хорошо изученным территориям. Во-вто-

рых, это регионы с наибольшим техногенным воздействием человека и, соответственно, загрязнением среды. В-третьих, в умеренных широтах климат гораздо менее стабилен, в отличие от тропиков, что может влиять на амфибий. Тем не менее вопрос, действительно ли аномальные амфибии чаще встречаются в умеренных широтах, а если да, то почему, требует своего тщательного изучения, особенно в южных странах. Например, в Японии, где антропогенный пресс на природу весьма сильный, а герпетофауна хорошо изучена, такой широкой картины встречаемости аномалий, как в США, нет.

Имеется определенная связь между образом жизни и нарушениями в строении. Например, в США и Канаде чаще всего аномалиям подвержены водные амфибии (*Rana clamitans*, *Rana septentrionalis*), тогда как у наземных видов, например у лесной лягушки (*Rana sylvatica*), они значительно реже; леопардовая лягушка (*Rana pipiens*) с промежуточной экологией по встречаемости аномалий находится между ними [Gardiner et al., 2003]. Сейчас эти виды относят к роду *Lithobates* Fitzinger, 1843. Сходную тенденцию можно проследить и в европейской фауне, где массовые аномалии чаще всего и/или с наибольшей частотой сообщаются для водных лягушек (*Pelophylax*) или жерлянок и в меньшей степени – для группы наземных бурых лягушек (собственно *Rana*) или, например, для жаб [см. также: Flyaks, Borkin, 2004]. Зеленые лягушки комплекса *Pelophylax esculentus* вообще являются рекордсменами по числу публикаций и встречаемости аномалий.

Интересна также проблема неоднородной встречаемости аномалий внутри ареала вида. Известно много случаев, когда в массе они были отмечены у какого-либо вида в одном или нескольких регионах, а в других нет или вообще только в одном месте. Например, у сибирской лягушки (*Rana amurensis*) массовые аномалии найдены по краям ее огромного ареала – на острове Сахалин [Басарукин, 1984; Mizgirev et al., 1984] и в Курганской области [Гурвич, 2013]. У монгольской жабы (*Bufo raddei*), несмотря на ее также обширный ареал, массовые аномалии (эктромелия в разной форме) известны только в одной популяции на востоке Монголии [Боркин

и др., 2011]. Тем не менее, если вид «склонен» к аномалиям, то они обнаруживаются на разных участках его ареала. Хорошим примером может служить озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus*).

Любопытной и не до конца понятной проблемой следует считать проявление аномалий у так называемых синтопичных видов амфибий, т. е. живущих в одном и том же водоеме (биотопе). Например, на р. Тара в Черногории массовые аномалии обнаружались только у *Rana graeca*, а *Bufo bufo spinosus* и *Bombina variegata* были нормальными [Dubois, 1974]. С другой стороны, в Канаде (Квебек, водоем VE32) экстремелия и эктродактилия были выражены у метаморфизирующих особей *Rana clamitans*, *Rana pipiens* и *Bufo americanus* [Quellet et al. 1997, p. 97]. В Приднестровье массовые аномалии задних конечностей затронули оба вида зеленых лягушек, обитающих совместно [Безман-Мосейко и др., 2013]. Тем не менее вопрос, почему в случае синтопии аномалии встречаются не у всех видов, остается открытым.

В последние годы в нашей стране были предложены новые методы количественной обработки данных по аномалиям у амфибий [Спирина, 2009; Неустроева, Вершинин, 2011; Неустроева, 2012; Боркин и др., 2012]. Эти показатели можно разделить на три группы: а) встречаемость аномальных особей (*Pas*); б) встречаемость самих аномалий (*A*); в) спектр разнообразия аномалий (*S*). Поскольку этот вопрос достаточно детально рассмотрен Л. Я. Боркиным с соавторами (2012), которые разработали свою систему параметров, то здесь я его касаться не буду. Отмечу лишь, что параметр с одинаковым названием «среднее число аномалий на особь» был введен независимо в Екатеринбурге [Неустроева, Вершинин, 2011; Неустроева, 2012] и Санкт-Петербурге [Боркин и др., 2012], однако с разным методом подсчета. В первом случае количество вариантов аномалий надо делить на общее число особей в выборке (т. е. с аномалиями и без них), а во втором, – только на число особей с аномалиями. Для избежания путаницы я предлагаю варианты данного параметра называть *уральским* и *невским* соответственно.

Полагают, что разнообразие аномалий – более объективный показатель, чем встречаемость. Их спектр интересен сам по себе,

а также может использоваться для сравнительных целей (популяции, виды, воздействие различных факторов и т. д.). Например, в Среднем Поволжье у *P. ridibundus* было выявлено 13, у *Bufo bufo* – 5, а у *Rana arvalis* и *Bombina bombina* по 2 типа аномалий [Файзулин, Чихляев, 2006]. Важно также различать анализ разнообразия аномалий на *индивидуальном* и *популяционном* уровнях [Боркин и др., 2012, с. 333]. Сопоставление спектров можно производить с помощью индекса Мориситы, предлагаемого уральцами, или Чекановского – Сёренсена (наш подход).

Несомненно, важной проблемой является так называемая *сочетанность* аномалий. Действительно, если у особей встречается более одной аномалии, то существует ли какая-либо связь между этими аномалиями или их комбинирование имеет случайный характер? Чисто статистически это можно оценивать с помощью коэффициентов взаимной сопряженности. Однако еще больший интерес должен представлять биологический смысл такой сочетанности. В этом отношении полезен метод спектров Е. Е. Коваленко [1996а; 1996б], который в виде таблицы (решетки) позволяет сопоставлять потенциальный и реальный спектры, а также выявлять сочетанные аномалии и возможные синдромы. Получаемый при заполнении таблицы рисунок спектра будет указывать на характер связи между аномалиями. Например, мозаичное распределение заполненных ячеек скорее всего соответствует случайному (независимому) комбинированию нарушений в строении.

Полноценный количественный анализ встречаемости аномальных особей, самих аномалий и их спектра невозможен без адекватного сбора материала в поле. Полагают, что минимальная выборка не может быть менее 25 особей с одного места, лучше иметь 50, а в оптимуме 100, особенно в тех случаях, когда частота аномальных особей превышает 10 % [Fodor, Puky, 2002]. Естественно, чем больше выборка, тем надежнее будут статистические выводы. Поэтому мы советуем для обычных, массовых видов обследовать в популяции не менее 100 особей, что не сложно в случае личинок или сеголеток [Боркин и др., 2012]. Рекомендуют также производить отлов в период массовой активности вида с учетом сезона, вре-

мени суток и стадии развития, например в период размножения для взрослых или в период миграции (расселения) для сеголеток. Так как численность особей также может служить показателем состояния популяции, то желательно оценивать ее на площади не менее 400 м² или на 200 м береговой линии вдоль реки. Полезно также записывать дополнительные сведения, касающиеся водоема (тип, координаты, размеры, растительность, погода, другие амфибии, хищники и паразиты) и самих обследуемых амфибий. Для облегчения таких записей была даже разработана специальная анкета [Fodor, Puky, 2002, p. 40]. При обнаружении аномалий очень важно при возможности повторно обследовать популяцию в разные сезоны и годы.

Во многих работах было показано, что число аномальных особей падает с возрастом (но не всегда), что, по-видимому, связано с их пониженной выживаемостью. Поэтому очень важно указывать стадию развития. Для удобства работы в полевых условиях для бесхвостых амфибий можно использовать четыре главных стадии [Dubois, 1974; Боркин и др., 2012]: 1) головастики с двумя конечностями; 2) головастики с четырьмя конечностями, метаморфоз; 3) сеголетки, *juv.*; 4) особи после первой зимовки, т. е. неполовозрелые, *sad.* и половозрелые, *ad.* Естественно, что нельзя сравнивать частоту аномальных головастиков в одной популяции с аномальными взрослыми в другой.

Острой проблемой является скорейшая унификация терминов, используемых для обозначения аномалий. К сожалению, в литературе имеется заметная разнобой, когда одни и те же термины употребляются для разных аномалий и, наоборот, разные термины для одинаковых [Боркин и др., 2012]. Совершенно ясно, что необходимо разработать «полевой определитель аномалий» [Meteyer, 2000] для их предварительной регистрации на месте работы на основе внешнего вида. Не менее важна более детальная классификация на основе анатомии с помощью изготовления скелетов, рентгенографии, просветления мягких тканей и других методов, позволяющих обнаруживать внешне не выраженные аномалии [см.: Dubois, 1974; Borokin, Pikulik, 1986; Gardiner, Hoppe, 1999].

Сущностная идентификация аномалий – также не простая задача. Как выделять отдельные их категории? Например, считать ли разное число пальцев (или конечностей) в случае полидактилии (или полимелии) разными аномалиями или же относить к одной категории с разной степенью экспрессивности. Очень сложны для идентификации и последующего обсчета так называемые полиморфные синдромы, отражающиеся в разных частях скелета [Dubois, 1974; Коваленко, 2000; Боркин и др., 2012]. Что в таком случае считать за единицу учета (аномалию): весь синдром или его отдельные проявления? Широко известным примером служит аномалия *P* [Rostand, 1971; A. Dubois, 2013].

Библиографические ссылки

Басарукин А. М., 1984. О некоторых морфологических аномалиях у амфибий Сахалина и Курильских островов // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов : тез. докл. II науч.-практ. конф. Ноябрь 1984 г. Южно-Сахалинск : Сахалинский отдел, Географическое общество СССР. С. 62–64.

Безман-Мосейко О. С., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., 2013. 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 междунар. школы-конф.: 23–26 сент. 2013 г., Екатеринбург. Екатеринбург : Изд-во УрФУ.

Боркин Л. Я., Безман-Мосейко О. С., Литвинчук С. Н., 2012. Оценка встречаемости аномалий в природных популяциях (на примере амфибий) // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 316, № 4. С. 324–343.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мунхбаяр Х., Мунхбаатар М., Золжаргал П., 2011. Амфибии и рептилии восточной части Монголии (некоторые результаты совместной российско-монгольской герпетологической экспедиции 2008 года) // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского, 12–17 окт. 2009 г. Казань ; Санкт-Петербург : «Русская коллекция». С. 36–47.

Войткевич А. А., 1948. Феномен наследственного извращения реализации формообразовательной потенции // Докл. АН СССР. Т. 60, № 2. С. 305–308.

Гурвич А. Н., 2013. Изменчивость скелета и аномалии сеголеток сибирской лягушки (*Rana amurensis*) // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. школы-конф., 23–26 сент. 2013 г., Екатеринбург. Екатеринбург : Изд-во УрФУ.

Коваленко Е. Е., 1996а. Анализ изменчивости крестца Anura. Сооб. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. Т. 75, вып. 1. С. 52–66.

Коваленко Е. Е., 1996б. Анализ изменчивости крестца Anura. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. журн. Т. 75, вып. 2. С. 222–236.

Коваленко Е. Е., 2000. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura) : дис. ... д-ра биол. наук в виде науч. докл. СПб. : Санкт-Петербург. гос. ун-т, 117 с.

Неустроева Н. С., 2012. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань. 22 с.

Неустроева Н. С., Вершинин В. Л., 2011. Скелетные отклонения бесхвостых амфибий в условиях урбанизации // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. № 4 (123) / Изд. ГОУ ОГУ. Оренбург. С. 85–90.

Спирина Е. В., 2009. Морфологические аномалии *Rana ridibunda* Pall. как индикаторы качества окружающей среды // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. № 1 (21). С. 228–230.

Файзулин А. И., Чихляев И. В., 2006. Морфологические аномалии бесхвостых амфибий (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Тольятти. Вып. 9. С. 178–182.

Холодковский Н. А., 1896. Два примера полидактилии // Тр. Имп. С.-Петербург. об-ва естествоиспытателей. Т. 27, вып. 1 : протоколы заседаний. № 2. С. 74–80 и 86–87.

Ben Hassine J., de Buffrénil V. & Nouria S., 2011. First record of morphological abnormalities in natural populations of two amphibian species in Tunisia // J. of Herpetology. Vol. 45, Nr 4. P. 465–471.

Borkin L. J., Pikulik M. M., 1986. The occurrence of polymely and polydactyly in natural populations of anurans of the USSR // Amphibia-Reptilia. Leiden. Vol. 7, Nr 3. P. 205–216.

Converse K. A., Mattsson J., Eaton-Poole L., 2000. Field surveys of Mid-western and Northeastern Fish and Wildlife Service lands for the presence of abnormal frogs and toads // J. of the Iowa Academy of Science. Vol. 107, Nr 3. P. 160–167.

D'Amen M., Salvi D., Vignoli L., Bombi P., Bologna M. A., 2006. Malformation occurrence in two *Triturus* species (*T. carnifex* and *T. vulgaris*) from three localities in Central Italy: description and possible causes // M. A. Bologna, M. Capula, G. M. Carpaneto, L. Luiselli, C. Marangoni, A. Venchi (eds.). Riassunti del 6° Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica (Roma, 27 settembre – 1 ottobre 2006). Roma : Stilgrafica. P. 58–59.

Dubois A., 1974. Polydactylie massive, associée à la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo*. (Amphibiens, Anoures) // Bulletin de la Société Zoologique de France. Paris. T. 99, Nr 3. P. 505–521.

Dubois A., 2013. The anomaly P in palaeartic green frogs of the genus *Pelophylax* (Ranidae) // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. школы-конф., 23–26 сент. 2013 г., Екатеринбург. Екатеринбург : Изд-во УрФУ.

Flyaks N. L., Borkin L. J., 2004. Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine // Applied Herpetology. Leiden. Vol. 1. P. 229–264.

Fodor A., Puky M., 2002. Herpetological methods: II. Protocol for monitoring amphibian deformities under temperate zone conditions // Opusc. Zool. Budapest. Vol. 34. P. 35–42.

Garcia-Muñoz E., Jorge F., Rato C., Carretero M. A., 2010. Four types of malformations in a population of *Bufo boulengeri* (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Jbilet Mountains (Marrakech, Morocco) // Herpetological Notes. Vol. 3. P. 267–270.

Gardiner D. M., Hoppe D. M., 1999. Environmentally induced limb malformations in mink frogs (*Rana septentrionalis*) // J. of Experimental Zoology. Vol. 84. P. 207–216.

Gardiner D. M., Ndayibagira A., Grün F., Blumberg B., 2003. Deformed frogs and environmental retinoids // Pure and Applied Chemistry. Vol. 75, Nr 11–12. P. 2263–2273.

Johnson P. T. J., Lunde K. B., Zelmer D. A., Werner J. K., 2003. Limb deformities as an emerging parasitic disease in amphibians: evidence from

museum specimens and resurvey data // Conservation Biology. Vol. 17, Nr 6. P. 1724–1737.

Lannoo M., 2008. Malformed Frogs. The Collapse of Aquatic Ecosystems. Berkeley ; Los Angeles ; London : University of California Press. 270 p.

McKinnell R. G., 1973. The Luckè frog kidney tumor and its herpesvirus // American Zoologist. Vol. 13, Nr 1. P. 97–114.

Meteyer C. U., 2000. Field guide to malformations of frogs and toads with radiographic interpretations // Biological Science Report USGS/BRD/BSR–2000–2005. P. [1–2]+1–16+1–2 (U.S. Geological Survey).

Mizgirev I. V., Flax N. L., Borkin L. J., Khudoley V. V., 1984. Dysplastic lesions and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions // Neoplasma. Vol. 31, Nr 2. P. 175–181.

Ouellet M., Bonin J., Rodrigue J., DesGranges J., Lair S., 1997. Hindlimb deformities (ectromelia, ectrodactyly) in free living anurans from agricultural habitats // J. Wildl. Dis. Vol. 33. P. 95–104.

Peltzer P. M., Lajmanovich R. C., Sanchez L. C., Attademo A. M., Junges C. M., Bionda C. L., Martino A. L., Bassó A., 2011. Morphological abnormalities in amphibian populations from the mid-eastern region of Argentina // Herpetological Conservation and Biology. Vol. 6, Nr 3. P. 432–442.

Puky M., Fodor A., 2002. Occurrence of amphibian deformities along the Hungarian section of the River Danube, Tisza and Ipoly // Brezeanu G., Ştiuc (eds.). Limnological Reports. Vol. 34. Proceedings of the 34th Conference, Tulcea, Romania. Tulcea: International Association for Danube Research. P. 845–852.

Rostand J., 1959. L'anomalie *P* chez la grenouille verte (*Rana esculenta* L.) // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. Paris. T. 93, fasc. 1. P. 7–15.

Rostand J., 1971. Les étangs à monstres. Histoire d'une recherche (1947–1970). Paris : Éditions Stock. 89 p.

Tyler M. J., 1989. Australian Frogs. Viking O'Neil, Penguin Books Australia Ltd, Ringwood. 220 p.

Woitkewitch A. A., 1961. Le développement des extrémités surnuméraires chez les amphibiens // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. Paris. Vol. 95, Nr 4. P. 569–600.