

УДК 597.6 (470.345)

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) В МОРДОВИИ

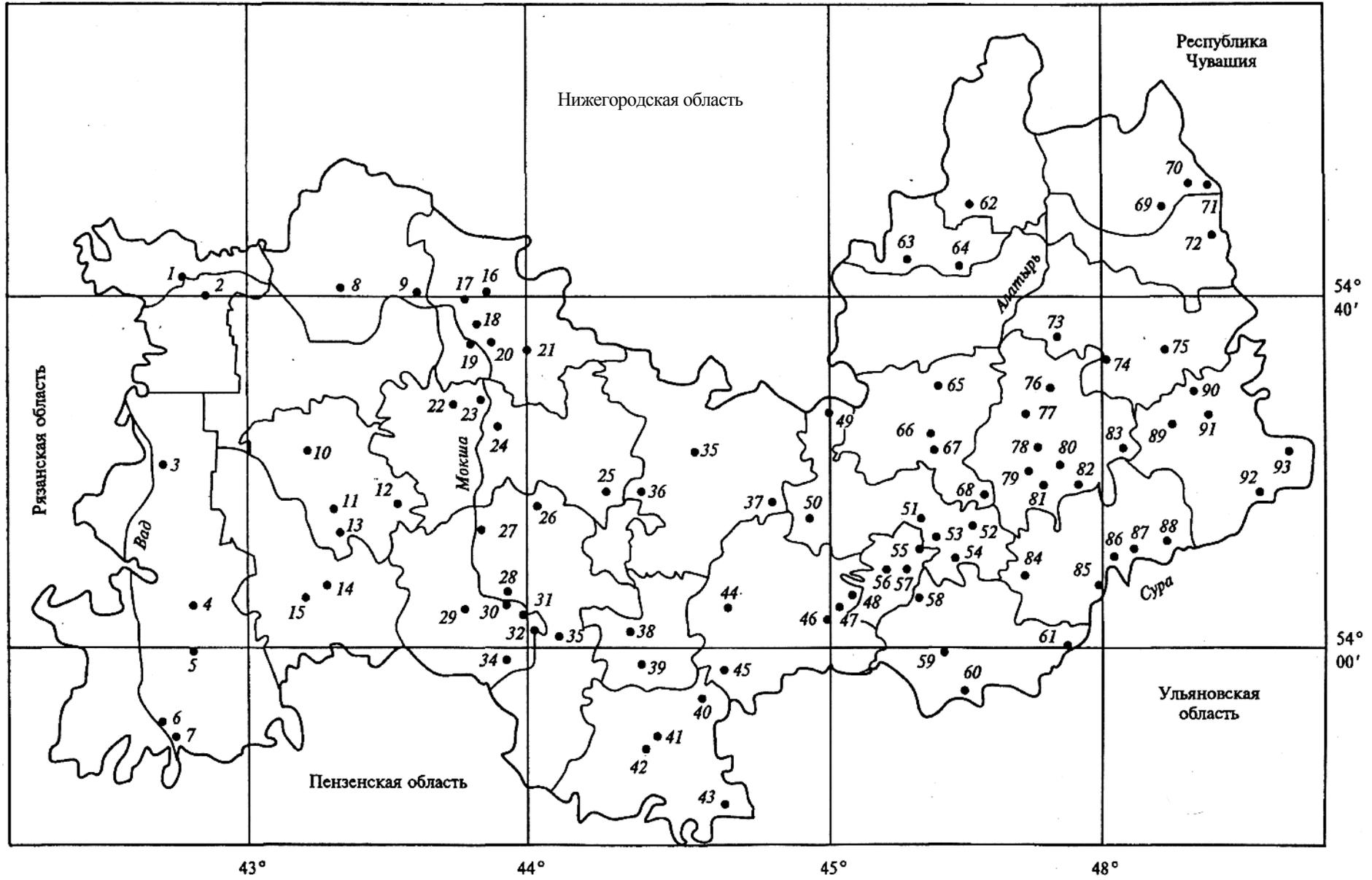
А.Б. Ручин, Л.Я. Боркин, Г.А. Лада,
С.Н. Литвинчук, Ю.М. Розанов, М.К. Рыжов

Комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) включает три вида — озерную лягушку (*R. ridibunda* Pallas, 1771), прудовую лягушку (*R. lessonae* Camerano, 1882) и съедобную лягушку (*R. esculenta* Linnaeus, 1758). Первые два вида являются "нормальными" диплоидными менделевскими видами, тогда как третий имеет необычное гибридное происхождение от двух предыдущих и характеризуется особым механизмом наследования (Graf, Polls Pelaz, 1989; Günther, 1991). После более чем 200-летнего изучения этой группы лягушек новый виток интереса к ним был вызван именно удивительным открытием гибридной природы *R. esculenta*. К этому выводу на основании экспериментов по скрещиванию различных форм зеленых лягушек пришел польский зоолог Л. Веггер (1967). В последующем это открытие было подтверждено методом электрофореза белков (Tunner, 1970), другими цитогенетическими (Heppich, 1978) и молекулярными (Ragghianti et al., 1995; Hotz et al., 2001) методами, в том числе с помощью проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987). Дальнейшие исследования показали, что гибридной форме свойствен необычный так называемый полуклональный тип размножения, для которого были предложены различные названия (Heppich, 1978; Боркин, Даревский, 1980; Боркин и др., 1987). При этом *R. esculenta* может генетически и экологически успешно существовать вместе с родительскими видами (как только с одним из них, так и с обоими) или реже самостоятельно (т.е. без них), образуя различного рода популяционные системы, двуполые или однополые, диплоидные или с примесью полиплоидов. Таким образом, гибридогенный комплекс *R. esculenta* представляет собой уникальную модель необычного так называемого неортодоксального видообразования (Боркин, 1984). Все это вызывает большой интерес у исследователей многих стран, подтверждением чему служит проведение уже трех международных симпозиумов по генетике и экологии зеленых лягушек, а также нескольких рабочих семинаров в нашей стране (Боркин, 1983).

Для определения видовой принадлежности зеленых лягушек могут использоваться различные методы, но наиболее простым и доступным был

бы морфологический анализ, особенно в полевых условиях или при работе с музейными коллекциями. Известно, что все три вида в принципе различаются по ряду индексов и форме пяточного бугра (Бергер, 1976; Борисовский и др., 2000). Однако найденные различия между формами имели статистический характер, причем пределы изменчивости признаков *R. esculenta* с родительскими видами перекрываются (Лада, 1995; Lada et al., 1995; Pagano, Joly, 1999). Поэтому наиболее точными для диагностики являются цитометрические и биохимические методы.

Ареалы родительских видов из комплекса *R. esculenta* в целом достаточно хорошо изучены (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999). Озерная лягушка распространена на огромной территории от Франции до Восточного Казахстана. Для нее характерна высокая способность к расселению, что позволило ей самостоятельно или при помощи человека попасть за Урал. Ареал прудовой лягушки простирается от Франции до Поволжья. Считается (Лада, 1995; Ананьева и др., 1998), что ареал съедобной лягушки в целом почти совпадает с ареалом прудовой лягушки, хотя и не везде. Однако в силу трудностей определения вида в полевых условиях сообщения о находках *R. esculenta* без точных диагностических методов необходимо подвергать некоторому сомнению. К настоящему времени с помощью метода проточной ДНК-цитометрии было достоверно доказано обитание *R. esculenta* в ряде регионов России. Так, съедобная лягушка обнаружена в Калининградской, Псковской, Московской, Тульской, Орловской, Ивановской, Нижегородской, Ульяновской и Самарской областях, в Татарстане, Удмуртии и Чувашии, а также в пяти областях Центрального Черноземья (Borkin et al., 1986, 1999, 2002; Lada et al., 1995; Okulova et al., 1997; Борисовский и др., 2000, 2001; Боркин и др., 2003). Видно, что большинство регионов европейской части страны пока еще остаются "белыми" пятнами в отношении *R. esculenta*. Целью настоящей работы являлось изучение состава и распространения зеленых лягушек комплекса *R. esculenta* на территории Республики Мордовия с помощью точных цитометрических методов.



Полевое изучение зеленых лягушек проводилось нами в апреле—сентябре 2001—2003 гг. За это время было обследовано более 90 географических пунктов. При составлении карт находок видов мы использовали также имевшиеся в нашем распоряжении литературные данные, что позволило расширить количество точек местонахождений до 108. Отлов особей проводился в ходе однократных (точечных) выездов и экспедиций. Всего добыто более 700 экземпляров всех трех видов. Многие из добытых экземпляров находятся на хранении в Зоологическом музее МГУ и Зоологическом институте РАН. Точную видовую принадлежность определяли методом проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987). Количество ядерной ДНК (размер генома) было измерено у 44 особей *R. ridibunda*, 98 особей *R. lessonae* и 15 особей *R. esculenta*. Значения размера генома выражали в пикограммах. Детали метода изложены нами ранее (Borkin et al., 2001).

Первые сведения о видах комплекса *R. esculenta* с территории современной Республики Мордовия были получены Н.А. Варпаховским в 1880-х годах (Гаранин, 1971). Он составил список земноводных Нижегородской губернии, южные уезды которой позже вошли в состав республики. М.Д. Рузский (1894), занимавшийся герпетологическими сборами в Присурье, отметил 6 видов амфибий в Ардатовском уезде (ныне Ардатовский р-н Мордовии). С.А. Предтеченский (1928) внес в список видов бывшей Тамбовской губернии, северо-восточная часть которой отошла к Мордовии, "лягушку речную" (*R. esculenta*) и лягушку озерную (*R. ridibunda*). К сожалению, все эти исследователи не указали конкретных точек находок видов.

В середине 1930-х годов в Мордовском государственном заповеднике работала экспедиция С.С. Турова. В опубликованных списках (Птушенко, 1938) упоминается озерная лягушка "*R. ridibunda ridibunda*" и съедобная лягушка "*R. esculenta lessonae*". Первый вид встречался редко в районе стариц р. Мокши (западная часть заповедника), второй был обычен в высыхающих водоемах, найден по болотам, лужам, небольшим озерам. По всей видимости, в последнем случае речь идет о прудовой лягушке, которая в то время отождествлялась с *R. esculenta*.

В 1950—1960-х годах В.И. Гаранин проводил учеты земноводных Волжско-Камского края. Его исследования затрагивали и восточную часть Мордовии. Итогом явилась монография (Гаранин, 1983), дополненная затем (Garaniin, 2000) списками точек находок видов. В последней работе упоминаются три вида комплекса зеленых лягушек и приводятся несколько местонахождений *R. ridibunda* и *R. lessonae* с территории Мордовии. В 1960—1970-х годах батрахологические исследования проводились сотрудниками Мордовского университета. Были изучены питание и поведение отдельных видов земноводных (Астрадамов и др., 1970; Душин, 1974; Астрадамов, Альшеева, 1979); приводится динамика численности земноводных за многолетний период (Астрадамов, Альшеева, 1979; Вечканов и др., 1998). Среди прочих видов в этих работах упоминаются и представители комплекса *R. esculenta* (озерная лягушка (*R. ridibunda*) и прудовая лягушка ("*R. esculenta*"). Отметим, что основная часть ис-

Рис. 1. Распространение *Rana ridibunda* в Республике Мордовия (звездочкой помечены пункты, в которых анализ лягушек проводился методом ДНК-цитометрии).

Теньгушевский р-н: 1 — с. Теньгушево, р. Мокша; 2 — с. Телимерки, оз. Телимерки. **Зубовополянский р-н:** 3 — пос. Явас (Астрадамов и др., 2002); 4 — пос. Зубова Поляна*; 5 — с. Мордовская Поляна*; 6 — с. Жуковка, р. Вад; 7 — с. Ширингуши, р. Вад. **Темниковский р-н:** 8 — Мордовский заповедник, пос. Пушта*; 9 — с. Пурдошки. **Атюрьевский р-н:** 10 — с. Кишалы, р. Явас; 11 — с. Каменка; 12 — с. Оброчное; 13 — с. Дмитриев Усад, р. Шуструй. **Торбевский р-н:** 14 — с. Жуково; 15 — с. Никольское. **Ельниковский р-н:** 16 — с. Большой Уркаг; 17 — с. Старые Русские Пошаты; 18 — с. Ельники, р. Варма; 19 — с. Стародевичье (Астрадамов и др., 2002); 20 — оз. Инорка (Астрадамов и др., 2002); 21 — с. Краснофлотец, р. Кивчей. **Краснослободский р-н:** 22 — с. Желтогоново; 23 — с. Красная Подгора; 24 — с. Старое Зубарево (Астрадамов и др., 2002; наши данные)*; 25 — с. Старая Авгура*. **Ковылкинский р-н:** 26 — с. Мамолаево; 27 — с. Новая Резеповка, оз. Сурино (Астрадамов и др., 1970); 28 — с. Шингарино*; 29 — дер. Ежовка (Душин, 1974); 30 — с. Курнино*; 31 — с. Слободиновка*; 32 — с. Андреевка, р. Мокша; 33 — с. Кочелаево; 34 — с. Парапино. **Старошайговский р-н:** 35 — с. Старое Шайгово; 36 — пос. Никольская Саловка; 37 — с. Красная Рудня, р. Ростанка. **Кадошкинский р-н:** 38 — пос. Инсар*; 39 — с. Адашево, р. Исса. **Инсарский р-н:** 40 — с. Александровка; 41 — г. Инсар; 42 — р. Инсарка (Астрадамов и др., 2002); 43 — с. Шадымо-Рыскино, р. Шишов. **Рузаевский р-н:** 44 — с. Хованщина; 45 — дер. Дягилевка; 46 — г. Рузаевка; 47 — с. Левжа; 48 — пос. Рыбный*. **Лямбирский р-н:** 49 — пос. Дальний; 50 — с. Болотниково; 51 — пос. Большая Елховка; 52 — с. Инят; 53 — с. Аксеново; 54 — с. Атемар*. 55 — г. Саранск (Garaniin, 2000; Астрадамов и др., 2002; наши данные)*. **Октябрьский р-н:** 56 — пос. Ялга; 57 — пос. Озерный. **Кочкуровский р-н:** 58 — с. Воробьевка; 59 — пос. Карнай*; 60 — с. Старые Турдаки; 61 — с. Сабаетово. **Большеигнатовский р-н:** 62 — НП Смольный, Александровское лесничество, пос. Лесной*. **Ичалковский р-н:** 63 — НП Смольный, пос. Смольный; 64 — НП Смольный, Барахмановское лесничество, кварталы 106, 111, 112. **Ромодановский р-н:** 65 — с. Пушкино, р. Инсар; 66 — пос. Атьминский, р. Большая Атьма (Астрадамов и др., 2002); 67 — пос. Ромоданово*; 68 — с. Дмитриевка, р. Аморда (Астрадамов и др., 2002). **Ардатовский р-н:** 69 — бывший Ардатовский уезд Симбирской губернии, р. Алатырь (Житков, 1900, по: Garaniin, 2000); 70 — пос. Октябрьский; 71 — пос. Тургенево; 72 — с. Кученяево. **Атяшевский р-н:** 73 — с. Киржеваны, р. Нуя; 74 — села Большие Манадыши и Чебудасы; 75 — с. Тарасове. **Чамзинский р-н:** 76 — с. Горбуновка; 77 — с. Альза; 78 — пос. Чамзинка и Комсомольский*; 79 — руч. Аморда (Астрадамов и др., 2002); 80 — с. Иванова Поляна; 81 — с. Большое Маресеево (Астрадамов и др., 2002); 82 — с. Пичеуры; 83 — с. Мачказерово. **Болынеберезниковский р-н:** 84 — села Гарт и Дягилевка; 85 — с. Марьяновка; 86 — с. Ясная Поляна; 87 — с. Большие Березники; 88 — с. Симикино (Астрадамов, Альшеева, 1979; Астрадамов и др., 2002; наши данные)*. **Дубенский р-н:** 89 — с. Кочкурово; 90 — дер. Антоновка; 91 — с. Дубенки; 92 — р. Сура (Garaniin, 2000); 93 — с. Пуркаево

следований выполнялась на стационаре биостанции Мордовского университета.

В конце 1990-х годов после организации и предварительного изучения фауны национального парка (НП) Смольный в список его видов Л.Д. Альбой с соавторами (2000) были включены *R. ridibunda* и *R. lessonae*. Кроме того, в качестве интересной фаунистической находки в пруду пос. Лесной (Александровское лесничество) отмечено обнаружение съедобной лягушки, которая была определена так на основании морфометрических параметров (Альба и др., 2000). Таким образом, на основании перечисленных литературных данных можно сделать определенный вывод о том, что если присутствие по крайней мере двух видов комплекса *R. esculenta* в фауне Мордовии не вызывает сомнений, то характер их распространения на территории республики требует существенного уточнения. Наши исследования были проведены в 2001—2003 гг. Первые результаты были опубликованы в кадастровой сводке (Астрадамов и др., 2002).

Республика Мордовия расположена в междуречье Суры и Мокши. Восточная ее часть находится на Приволжской возвышенности, которая на западе республики переходит в Окско-Донскую низменность. На территории Мордовии выделяют три географические зоны. На основании проведенных многолетних исследований было выделено 8 ботанико-географических районов (Астрадамов и др., 2002). Бореальный район охватывает западную, северо-восточную и центральную части Мордовии в долинах рек Мокша, Вад, Алатырь и представлен сосновыми и сосново-широколиственными лесами. Степные районы (Примокшанский, Руднянский, Большеигнатовский и Саранский) характеризуются практически полным отсутствием лесов и значительным антропогенным воздействием. Инсарский дубравный район охватывает значительную территорию в центре Мордовии, которая была занята широколиственными лесами, сохранившимися в настоящее время небольшими участками. Для Присурского соснового района характерны разнообразные сосняки, произрастающие на аллювиальных отложениях р. Сура. Чамзинский карбонатный район охватывает большую часть территории Восточной Мордовии, на которой предположительно была расположена степная растительность и плакорные дубравы и которая сейчас затронута сельскохозяйственной деятельностью.

На рис. 1—3 приведены находки зеленых лягушек в Мордовии за последние 100 лет. В общей сложности, по нашим и литературным данным, они отмечены в 108 пунктах (табл. 1). Хорошо видно, что наиболее широкое распространение в республике имеет озерная лягушка (*R. ridibunda*). Она была обнаружена в 93 точках, что составляет 86,1%. Этот вид встречается во всех ботани-

ко-географических районах по берегам крупных, средних, а также малых водотоков. Исключение составляют малые реки, протекающие в сплошных лесных массивах. Поскольку в республике отсутствуют реки с быстрым течением, вид заселяет берега практически равномерно, но, как и в других регионах Поволжья (Гаранин, 1983), особая концентрация наблюдается в мелких хорошо прогреваемых заливах с обильной водной растительностью. Озерная лягушка обычна во многих пойменных водоемах. Однако этот вид избегает мелких непроточных водоемов, которые в течение лета пересыхают или зарастают телорезом *Stratiotes abides* L.

Таблица 1

Количество точек находок *Rana ridibunda*,
R. lessonae и *R. esculenta* в Мордовии
(по нашим и литературным данным; всего 108 пунктов)

Вид	Число местонахождений	
	N	%
<i>R. ridibunda</i>	93	86,1
<i>R. lessonae</i>	37	34,4
<i>R. esculenta</i>	10	9,3

Довольно часто озерная лягушка заселяет бывшие торфяные и песчаные карьеры, особенно расположенные в пойме рек. Высокой численности *R. ridibunda* достигает в различных по размеру и происхождению других антропогенных водоемах. К таковым в первую очередь относятся пруды, расположенные на небольших реках. В степных районах этот тип водоемов является единственным биотопом вида. В одном случае (пункт 62, рис. 1) озерная лягушка была найдена в двух прудах, находящихся в глубине крупного лесного массива. Примечательно, что в русле вытекающего из пруда ручья и реки, в которую он впадает, она не была обнаружена.

Благодаря высокой экологической пластичности озерная лягушка успешно заселяет урбанизированные территории, на которых встречается в различных постоянных водоемах. Непосредственно в г. Саранск она занимает практически все обследованные нами водоемы (около 50). Единственным лимитирующим фактором в некоторых из них выступает ротан (*Perccottus glenii* Dybowski), охотно поедающий головастика. Пагубное воздействие этой хищной рыбы, интродуцированной в европейскую часть России с Дальнего Востока, на амфибий недавно было доказано в Подмосковье А.Н. Решетниковым (2001). В открытых ландшафтах озерная лягушка может встречаться также в придорожных канавах. Например, в пункте 45 (рис. 1) она обитает в небольшом по площади водоеме (около 20 м²) между лесопосадкой

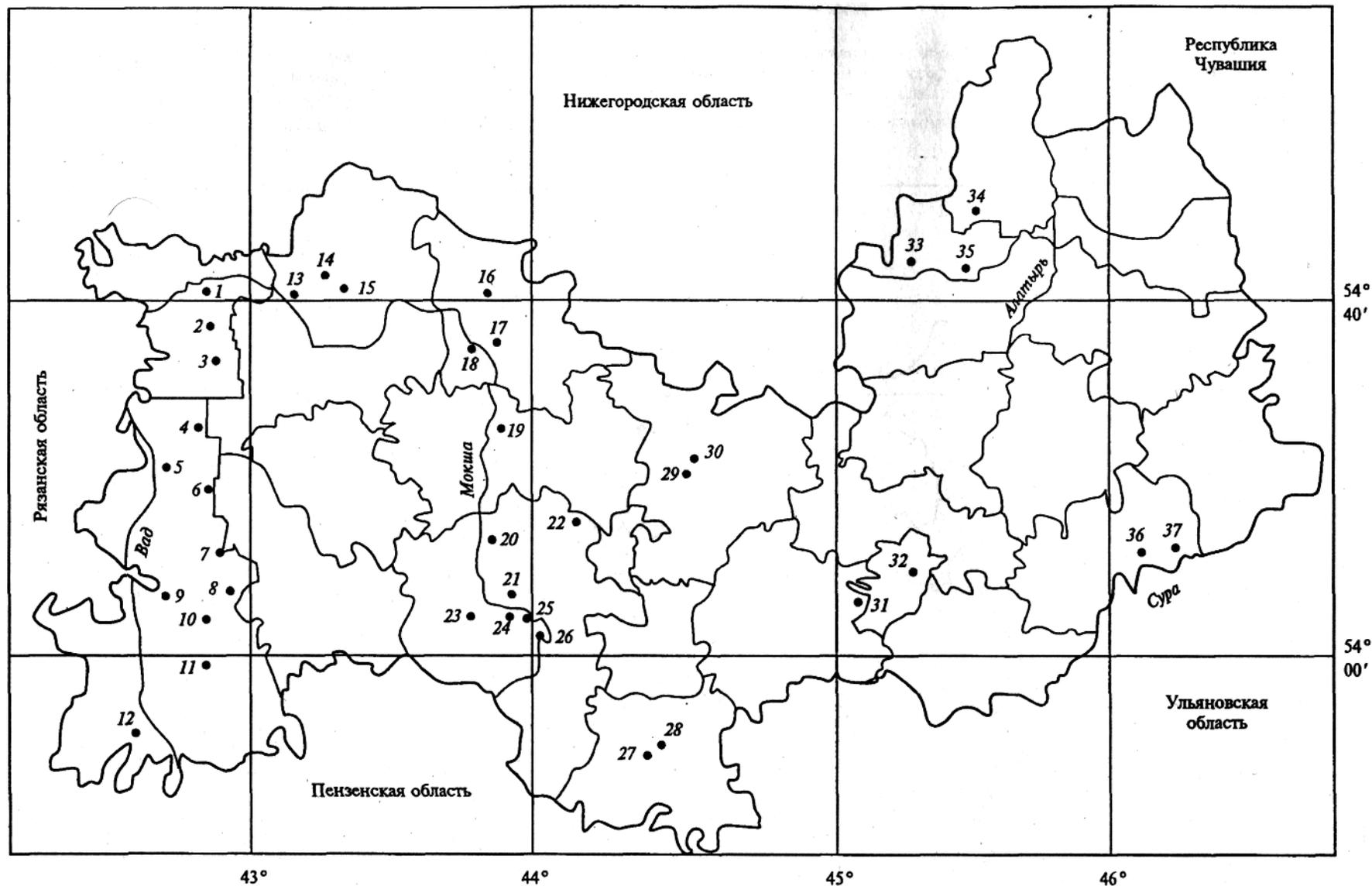


Рис. 2. Распространение *Rana lessonae* в Республике Мордовия (звездочкой помечены пункты, в которых анализ лягушек проводился методом ДНК-цитометрии).

Теньгушевский р-н: 1 — с. Телимерки, оз. Телимерки; 2 — с. Хлебино; 3 — дер. Клемешей*. **Зубовополянский р-н:** 4 — пос. Шалы*; 5 — пос. Озерный, оз. Уржевка*; 6 — пос. Парца*; 7 — пос. Молочница*; 8 — пос. Потьма*; 9 — пос. Умет*; 10 — пос. Зубова Поляна*; 11 — с. Мордовская Поляна*; 12 — с. Удево*. **Темниковский р-н:** 13 — Мордовский заповедник, озера Тучерки, Тарменки, Пичерки, Таратино (Птушенко, 1938); 14 — Мордовский заповедник, оз. Инорское (Птушенко, 1938; наши данные); 15 — Мордовский заповедник, пос. Пушта*. **Ельниковский р-н:** 16 — с. Большой Уркат, р. Уркат; 17 — оз. Инорка (Астрадамов и др., 2002); 18 — с. Стародевичье (Астрадамов и др., 2002). **Краснослободский р-н:** 19 — с. Старое Зубарево (Астрадамов и др., 2002; наши данные)*. **Ковылкинский р-н:** 20 — с. Новая Резеповка, оз. Сурино (Астрадамов и др., 1970); 21 — с. Шингарино*; 22 — с. Котрокс*; 23 — дер. Ежовка (Душин, 1974); 24 — с. Курнино*; 25 — с. Слободиновка*; 26 — с. Андреевка, р. Мокша. **Инсарский р-н:** 27 — р. Инсарка (Астрадамов и др., 2002); 28 — г. Инсар. **Старошайговский р-н:** 29 — с. Старое Шайгово*; 30 — пос. Лесничество. **Рузаевский р-н:** 31 — с. Левжа (Gaganin, 2002). 32 — г. Саранск (Астрадамов и др., 2002). **Ичалковский р-н:** 33 — пос. Смольный; 34 — НП Смольный, Баракмановское лесничество, кварталы 106, 111, 112. **Большеигатовский р-н:** 35 — НП Смольный, Александровское лесничество, пос. Лесной*. **Большеберезниковский р-н:** 36 — с. Ясная Поляна; 37 — с. Симкино (Астрадамов, Алышева, 1979; Астрадамов и др., 2002; наши данные)*

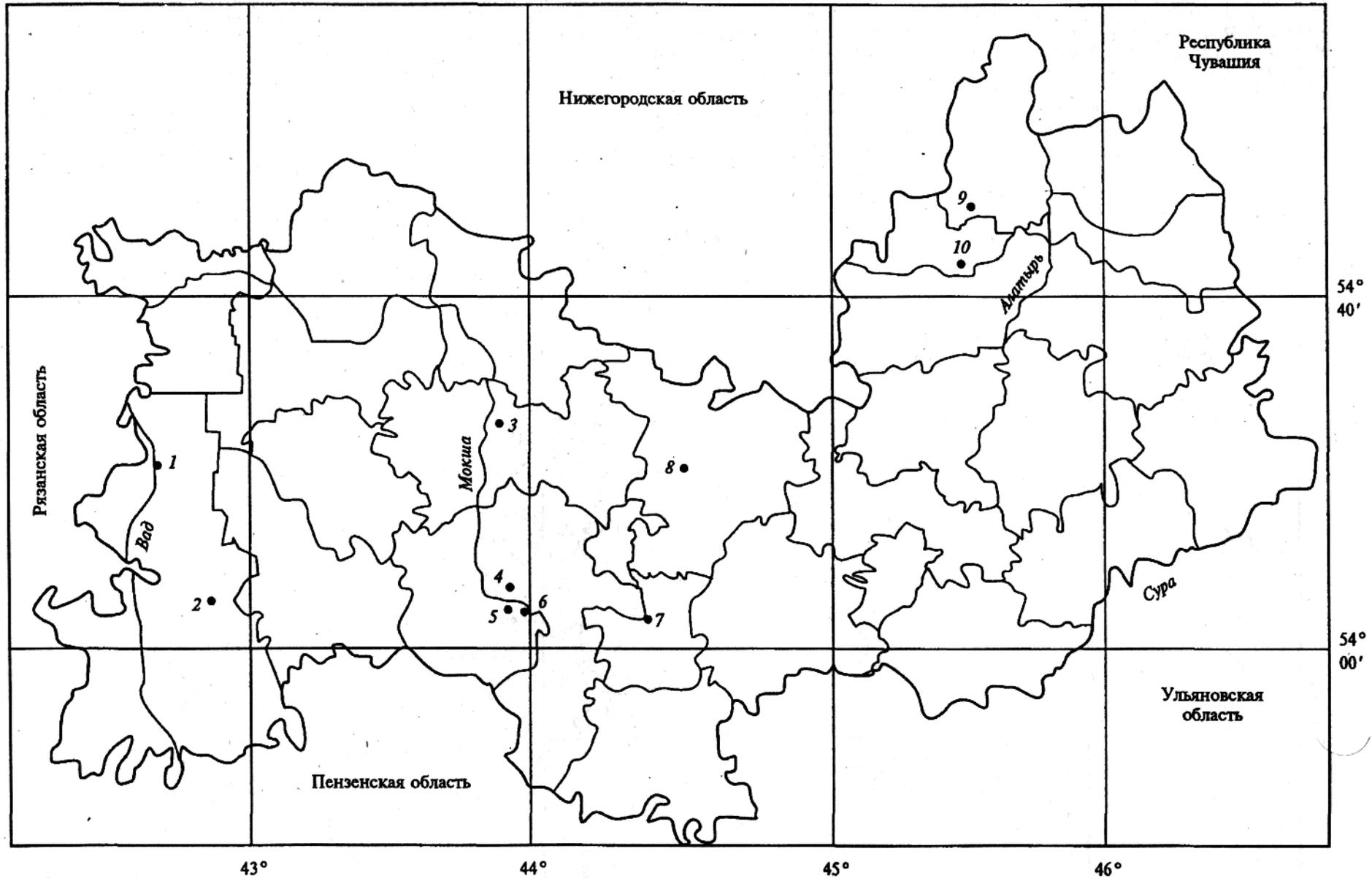


Рис. 3. Распространение *Rana esculenta* в Республике Мордовия (звездочкой помечены пункты, в которых анализ лягушек проводился методом ДНК-цитометрии).

Зубовополянский р-н: 1 — пос. Озерный, оз. Уржевка*; 2 — пос. Зубова Поляна*. **Краснослободский р-н:** 3 — с. Старое Зубарево*. **Ковылкинский р-н:** 4 — с. Шингарино*; 5 — с. Курнино*; 6 — с. Слободиновка*. **Старошайговский р-н:** 7 — с. Старое Шайгово*. **Кадошкинский р-н:** 8 — пос. Инсар*. **Большенгатовский р-н:** 9 — НП Смольный, Александровское лесничество, пос. Лесной*. **Ичалковский р-н:** 10 — НП Смольный, Барахмановское лесничество, кварталы 106, 111, 112

и дорогой. До ближайшего крупного пруда, из которого, по-видимому, произошло расселение, более 1,5 км. Однако в крупных лесных массивах озерная лягушка избегает таких биотопов.

По сравнению с озерной лягушкой распространение *R. lessonae* в пределах Мордовии носит значительно более ограниченный характер. Она отмечена лишь в 37 точках четырех ботанико-географических районов (рис. 2), что составляет немногим более трети всех находок зеленых лягушек (табл. 1). Прудовая лягушка не обнаружена в степных районах (Примокшанский, Руднянский и Большеигнатовский) и в Чамзинском карбонатном районе. Кроме того, в Саранском степном районе она указана только по литературным данным, так как в наших исследованиях 2001—2003 гг. не встречена. Таким образом, хорошо видно, что прудовая лягушка предпочитает крупные лесные массивы, которыми обладают Бореальный, Инсарский дубравный и Присурский сосновый ботанико-географические районы. В долинах рек этот вид встречается в различных по величине пойменных озерах. Он достаточно обычен в глубине лесов, в которых может заселять мелкие лужи, разнообразные пруды, болота, бывшие карьеры. В ходе экспедиции в августе 2003 г., исследовавшей западные районы Мордовии, прудовая лягушка была отмечена в 12 точках, причем большая часть местонахождений приходилась на пруды и небольшие придорожные каналы, в которых отсутствовала озерная лягушка (точки 2—9 и 12 на рис. 2). В Мордовском заповеднике и национальном парке Смольный *R. lessonae* обычна и встречается во многих водоемах (Альба и др., 2000; Астрадамов и др., 2002; наши данные). В г. Саранск, по сообщению В.И. Астрадамова (Астрадамов и др., 2002), этот вид обитает в водоемах поймы р. Инсар. Однако наши трехлетние наблюдения и обследование более 50 водоемов в Саранске прудовую лягушку не выявили.

Съедобная лягушка (*R. esculenta*) обнаружена всего лишь в 10 пунктах трех ботанико-географических районов. В одном месте (пункт 10, рис. 3) вид был идентифицирован по голосу (определение Г.А. Лады), в остальных же определении основано на данных по ДНК-цитометрии. В целом распространение съедобной лягушки в Мордовии оказалось сходным с распространением прудовой. В большинстве местонахождений *R. esculenta* обитает в водоемах антропогенного происхождения (рис. 3): это — бывшие карьеры (точки 3, 10), придорожные каналы (2, 5, 7, 8), пруд (9). Только в четырех пунктах (1, 4, 6, 10) съедобная лягушка встречена в озерах старичного типа. Нами подтверждено обитание *R. esculenta* в пруду пос. Лесной (Александровское лесничество, НП Смольный). В других же местах, где ранее некоторые авторы (Птушенко, 1938; Астрадамов, Алышева,

1979; Вечканов и др., 1998) отмечали наличие "*R. esculenta*", нами съедобная лягушка не обнаружена (по данным ДНК-цитометрии). Поскольку на цитологический анализ особи отлавливались именно из указанных этими авторами точек, но были четко идентифицированы нами как *R. lessonae*, а также в связи с малой численностью гибридной *R. esculenta* в Мордовии, можно с большой долей уверенности утверждать, что определения "*R. esculenta*" предыдущих авторов на самом деле, скорее всего, относятся к прудовой лягушке (*R. lessonae*).

Выявленный нами видовой состав комплекса *R. esculenta*, а также численное соотношение между видами в Мордовии подтверждает выводы, сделанные ранее в отношении трех других областей Волжского бассейна (Borkin et al., 2002). Действительно, встречаемость (число точек находок) гибридной формы в Мордовии составила немногим более 9% (табл. 1), тогда как в Удмуртии она была равна 8% (Борисовский и др., 2001), в Нижегородской области 7 (Borkin et al., 2002), а в Ивановской — 5% (Okulova et al., 1997). Контрастом этому является явно более высокая встречаемость (21%) гибридов в расположенных южнее областях Центрально-Черноземного района России (Lada et al., 1995).

Соотношение между родительскими видами в Мордовии явно сдвинуто в пользу *R. ridibunda* (86,1%) по сравнению с *R. lessonae* (34,4%). В ближайших к республике более северных областях (Нижегородской, Владимирской) это соотношение сдвинуто в другую сторону (табл. 2). Например, в Нижегородской области число находок этих видов составляло 58 и 68% соответственно (Borkin et al., 2002). В Ульяновской области наблюдается

Таблица 2

Распространение *Rana ridibunda* и *R. lessonae* в Мордовии и близлежащих регионах (% от общего числа исследованных точек)

Регион	<i>R. ridibunda</i>	<i>R. lessonae</i>	Общее число исследованных точек	Автор
Республика Мордовия	86,1	34,4	108	Наши данные
Центрально-Черноземный район	84,1	31,6	101	Lada et al., 1995
Нижегородская обл.	58,0	68,0	123	Borkin et al., 2002
Ульяновская обл.	43,9	31,6	114	Кривошеев и др., 2002
Пензенская обл.	29,6	6,5	108	Ермаков и др., 2002
Владимирская обл.	28,6	38,1	42	Мурграф и др., 2002

сходная картина (Кривошеев и др., 2002). Однако в более южной Пензенской обл. и в областях Центрально-Черноземного района России озерная лягушка явно преобладает над прудовой (Lada et al., 1995; Ермаков и др., 2002). В Центрально-Черноземном районе распространение практически равно тому, что мы нашли в Мордовии. Таким образом, по количеству находок *R. ridibunda* начинает преобладать над *R. lessonae* уже в Пензенской обл.

Скорее всего, распределение этих видов зависит от соотношения лесных и открытых ландшафтов. К примеру, в Мордовии и Пензенской обл. леса занимают соответственно 25 и 20% от всей территории, а в Нижегородской и Владимирской областях – 50 и 55%. Таким образом, видно, что

в наиболее облесенных регионах число находок смещено в сторону прудовой лягушки, а в менее облесенных преобладает озерная лягушка. Однако распределение и распространение видов может зависеть и от лесистости регионов в прошлом, если считать наиболее северные популяции озерной лягушки в Поволжье (например, в Нижегородской обл.) реликтами степного прошлого (Vogkin et al., 2002).

Авторы благодарны за помощь в сборе полевого материала студентам Мордовского госуниверситета Е.А. Лобачеву и О.Н. Аргаеву.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы "Интеграция" (проекты Э-0121 и Э-3248), гранта РФФИ (№ 02-04-49631) и гранта Федеральной программы по поддержке научных школ (НШ 1647.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альба Л.Д., Гришуткин Г.Ф., Кузнецов В.А. Животный мир (позвоночные животные) // Мордовский Национальный парк Смольный. Саранск, 2000. С. 21—29.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся // Энциклопедия природы России. М., 1998. 576 с.
- Астрадамов В.И., Альшеева Г.И. Динамика численности и биомасса амфибий Симкинского заказника // Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск, 1979. Вып. 2. С. 77—82.
- Астрадамов В.И., Душин А.И., Вечканов В.С. Некоторые зависимости в биоценозах озер систем рек Мокши и Суры // Экологические комплексы и их зависимости от природных и культурных факторов. Саранск, 1970. С. 181—193.
- Астрадамов В.И., Касаткин С.П., Кузнецов В.А., Потапов С.К., Ручин А.Б., Силаева Т.Б. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Мордовия // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород, 2002. С. 167-185.
- Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом // Экология. 1976. № 2. С. 37-43.
- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вести. Удмурт, ун-та. 2000. № 5 (ботан., зоол., экол.). С. 70—75.
- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.П., Розанов Ю.М. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Там же. 2001. № 5 (зоол., физиол. и экол.). С. 51—63.
- Боркин Л.Я. I семинар по изучению зеленых лягушек // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 3. С. 473—474.
- Боркин Л.Я. Неортодоксальное видообразование у амфибий // Макроэволюция (Материалы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции). М., 1984. С. 43—44.
- Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295. № 5. С. 1261-1264.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 4. С. 485—506.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Лада Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли "волжский парадокс"? // Третья конф. герпетологов Поволжья. Тольятти, 2003. С. 7—12.
- Вечканов В.С., Кузнецов В.А., Кузьмина С.В. Динамика видового состава и численности земноводных в условиях эвтрофикации водоемов Среднего Присурья // Водные и наземные экосистемы и охрана природы Левобережного Присурья. Саранск, 1998. С. 23—27.
- Гаранин В.И. Герпетологические исследования в бассейне р. Суры // Материалы 1 науч. конф. по проблемам фауны, экологии, биоценологии и охраны животных Присурья. Саранск, 1971. С. 65—68.
- Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М., 1983. 176 с.
- Душин А.И. Питание двух видов лягушек в рыбоводных хозяйствах Мордовской АССР // Экология. 1974. № 6. С. 87-90.
- Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., Павлов П.В. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Пензенской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород, 2002. С. 73-96.
- Кривошеев В.А., Салтыкова О.Г., Салтыков А.В. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Ульяновской области // Там же. С. 133—153.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М., 1999. 298 с.
- Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1995. С. 88-109.
- Мурграф Е.Н., Маннапова Е.И., Мясникова Н.А., Черемина О.А., Шеркунов С/А. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Владимирской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород, 2002. С. 154—166.
- Предтеченский С.А. О фауне наземных позвоночных Тамбовского края // Изв. Тамбов, об-ва изучения

природы и культуры местного края. Тамбов, 1928. № 3. С. 3-31.

Птушенко Е.С. Некоторые данные по амфибиям и рептилиям Мордовского заповедника//Фауна Мордовского государственного заповедника. М., 1938. С. 107—111.

Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана, *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces), на земноводных в малых водоемах Подмосквья // Журн. общ. биол., 2001. Т. 62. № 4. С. 352-361.

Русский М.Д. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губернии и местностях с нею смежных // Приложение к протоколу заседания Об-ва естествоисп. при Имп. Казан, ун-те. Казань, 1894. № 139. С. 1-8.

Berger L. Embryonal and larval development of F) generation of green frogs different combinations // Acta zool. cracov. 1967. Vol. 12. N 7. P. 123-160.

Borkin L.J., Caune L.A., Pikulik M.M., Sokolova T.M. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR // Rodek Z. (ed.). Studies in Herpetology. Prague, 1986. P. 675-678.

Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Mannapova E.I., Pestov M. V., Rosanov J.M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, Central European Russia // Russ. J. Herpetol. 2002. Vol. 9. N 3. P. 195-208.

Borkin L.J., Vinogradov A.E., Rosanov J.M., Litvinchuk S.N. Green frogs of Eastern Europe: taxonomy, distribution, population compositions, and genome size variation // Genetics, systematics and ecology of Western Palearctic water frogs. Berlin, 1999. P. 7.

Garanin V.I. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 2000. Vol. 5. P. 79—132.

Graf J.-D., Polls Pelaz M. Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex // Dawley R.M., Bogart J.P.

(eds.). Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. 1989. P. 289-302 (Univ. State New York Mus. Bull. 466).

Günther R. Europäische Wasserfrosche (Anura, Ranidae) und biologisches Artkonzept // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1991. Bd. 67. Hf. 1. S. 39-53.

Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // Z. f. zool. Syst. u. Evolutionsforsch. 1978. Bd. 16. Hf. 1. S. 27-39.

Hotz H., Uzzell T., Guex G., Alpers D., Semlitsch R., Berli P. Microsatellites: a tool for evolutionary genetic studies of western Palearctic water frogs // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 2001. Bd. 77. Hf. 1. P. 43—50.

Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta*) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russ. J. Herpetol. 1995. Vol. 2. N 1. P. 46-57.

Okulova N.M., Borkin L.J., Bogdanov A.S., Guseva A.Y. The green frogs in Ivanovo Province // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 1997. Vol. 2. P. 71-94.

Pagano A., Joly P. Limits of the morphometric method for field identification of water frogs // Alytes. Paris. 1999. Vol. 16. N 3-4. P. 130-138.

Ragghianti M., Guerrini F., Bucci S., Mancino G., Hotz H., Uzzell T., Guex G. Molecular characterization of a centromeric satellite DNA in the hemiclinal hybrid frog *Rana esculenta* and its parental species // Chromosome Research. 1995. Vol. 3. N 8. P. 497-506.

Turner H.G. Das Serumweißbild einheimischer Wasserfrosche und Hybridcharakter von *Rana esculenta* // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1970. Bd. 23. S. 352-358.

Мордовский госуниверситет, 430000, Саранск,
e-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

Зоологический институт РАН,
199034, Санкт-Петербург

Институт цитологии РАН,
194064, Санкт-Петербург

Поступила в редакцию
16.04.04

HISTORY OF STUDIES AND DISTRIBUTION OF THE GREEN FROGS (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) IN MORDOVIA

A.B. Ruchin, L.J. Borkin, G.A. Lada,
S.N. Litvinchuk, Yu.M. Rosanov, M.K. Ryzhov

Summary

The distribution of green frogs in Mordovia is analysed. *Rana ridibunda* is the species with the widest distribution (93 records). The species inhabits diverse habitats, except large forests. In contrast, *R. lessonae* prefers to inhabit forested areas and avoids open landscapes. The hybrid *R. esculenta* is registered at 10 localities. The peculiarities in distribution of each frog taxon in Mordovia is discussed.