

УДК 597.8 (282.247.41)

**О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ТРЕХ ВИДОВ
ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ESCULENTA* COMPLEX)
В БАССЕЙНЕ р. ВОЛГИ**

**А.Б. Ручин¹, Г.А. Лада², Л.Я. Боркин³, С.Н. Литвинчук⁴,
Ю.М. Розанов⁴, М.К. Рыжов¹, Р.И. Замалетдинов⁵**

¹ *Мордовский государственный университет
Россия, 430005, Саранск, Большевикская, 68
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru*

² *Тамбовский государственный университет
Россия, 392000, Тамбов, Интернациональная, 33*

³ *Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1*

⁴ *Институт цитологии РАН
Россия, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4*

⁵ *Казанский государственный университет
Россия, 420008, Казань, Кремлёвская, 18*

Поступила в редакцию 03.10.08 г.

О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги. – Ручин А.Б., Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К., Замалетдинов Р.И. – Приводятся сведения о биотопах трех видов зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*. Озерная лягушка (*Rana ridibunda*) – эвритопный вид, обитающий в самых различных по площади, происхождению и характеру водоемах, избегающий небольших водоемов, находящихся в глубине лесных массивов. В лесных ландшафтах местами обитания озерной лягушки обычно являются пруды, карьеры и другие крупные водоемы. Прудовая лягушка (*R. lessonae*) предпочитает водоемы, находящиеся в лесной местности, заселяя водоемы естественного и антропогенного происхождения. В антропогенных открытых водоемах явно преобладает *R. ridibunda*, а *R. lessonae* немногочисленна. Съедобная лягушка (*R. esculenta*) чаще встречается в опушечных и лесных урочищах. Она обычна в антропогенных водоемах. Несмотря на свое гибридное происхождение, *R. esculenta* характеризуется наименьшим спектром разнообразия занимаемых биотопов как в естественных, так и урбанизированных ландшафтах, по сравнению с обоими родительскими видами.

Ключевые слова: комплекс *Rana esculenta*, *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*, биотопы.

On habitat distribution of three green frog species of the *Rana esculenta* complex in the Volga River basin. – Ruchin A.B., Lada G.A., Borkin L.Ya., Litvinchuk S.N., Rozanov Yu.M., Ryzhov M.K. and Zamaletdinov R.I. – The habitat distribution of three species of the *Rana esculenta* complex is considered. *Rana ridibunda* was recorded in water bodies of various size, origin, and character. However, the species avoids small water bodies situated deeply in a forest. In forest landscapes, the lake frog inhabits ponds, sand pits, and other water bodies. In contrast, *R. lessonae* prefers various forested water bodies of natural and anthropogenic types. In open anthropogenic water bodies, *R. ridibunda* predominates, whereas *R. lessonae* is not numerous. *R. esculenta* more often occurs in forest and edge sites; the species is common in anthropogenic water bodies as well. Despite its hybrid origin, the edible frog is characterized by the least diversity of habitats in both natural and urbanized landscapes, in comparison with both the parental species, *R. ridibunda* and *R. lessonae*.

Key words: complex *Rana esculenta*, *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*, biotopes.

ВВЕДЕНИЕ

В комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) входят три таксона: два родительских вида – озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), прудовая лягушка (*R. lessonae* Camerano, 1882), а также съедобная лягушка (*R. esculenta* Linnaeus, 1758), имеющая гибридное происхождение. Все они широко распространены в центральной и восточной Европе. Ареалы видов на значительной территории перекрываются (Ананьева и др., 1998). Многочисленные исследования показали, что гибридная *R. esculenta* благодаря особому полуклональному типу наследования может существовать как совместно с одним или обоими родительскими видами (в смешанных популяционных системах), так и без них самостоятельно (в «чистых» популяциях). В зависимости от того, какие виды зеленых лягушек обитают в данной местности, на территории европейской части бывшего СССР выделяют 7 главных типов популяционных систем, которые обозначаются по первым буквам латинских названий видов (Цауне, Боркин, 1993; Лада, 1995; Ананьева и др., 1998; Борисовский и др., 2001; Lada et al., 1995; Borkin et al., 2002, 2004).

При сопоставлении данных, полученных в областях Волжского бассейна, с данными по более западным регионам бывшего СССР была замечена определенная тенденция, которая получила название «волжский парадокс» (Боркин и др., 2003). С продвижением на восток увеличивается частота встречаемости смешанных популяционных систем (LER), в которых все три вида сосуществуют в одном водоеме, и снижается численность гибридной *R. esculenta* (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003; Ручин и др., 2005; Замалетдинов и др., 2005).

В данной статье анализируются результаты, полученные, главным образом, в ходе наших обширных исследований. Кроме того, привлечены некоторые литературные сведения о биотопах трех видов, входящих в комплекс *Rana esculenta*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевое изучение проводилось, начиная с 1983 г., но большая часть результатов получена в летние месяцы в 1995 – 2007 гг. В общей сложности было обследовано 512 географических пунктов в 15 областях (Астраханская, Владимирская, Ивановская, Московская, Нижегородская, Орловская, Пензенская, Рязанская, Самарская, Саратовская, Тамбовская, Тверская, Тульская, Ульяновская, Ярославская) и в 4 республиках (Татарстан, Мордовия, Калмыкия, Чувашия) России в пределах Волжского бассейна. Исследования проводили как в естественных ландшафтах (естественные биотопы), так и на урбанизированных, селитебных территориях (урбанизированные ландшафты в городах Владимир, Дзержинск, Ковров, Москва, Саранск, Тамбов, Тула и сельские селитебные ландшафты в различных регионах).

В одном географическом пункте выделялось несколько биотопов. Было обследовано 754 биотопа: 483 – в естественных и 271 – в урбанизированных ландшафтах. Видовая принадлежность зеленых лягушек определялась различными способами: по количеству ядерной ДНК (размеру генома) методом проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987), по внешним морфологическим признакам и голосам самцов (Лада, 1995). На основе сведений о видовом составе зеленых ля-

О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ТРЕХ ВИДОВ

лягушек устанавливался тип популяционной системы в данном месте. В местах исследования зарегистрировано 526 популяционных систем. Тот факт, что это число отличается от числа обследованных географических пунктов и конкретных биотопов, объясняется следующим. Во-первых, на территории одного географического пункта может располагаться не одна, а несколько популяционных систем. Во-вторых, одна популяционная система может занимать несколько биотопов.

Для адекватного сопоставления полевых данных нами была разработана унифицированная система показателей, оформленная в виде анкеты, которой пользовались все участники проекта. Классификация биотопов включала следующее. Во-первых, отмечалось нахождение их в естественном или урбанизированном ландшафте. Во-вторых, учитывалось происхождение водоемов (естественное или антропогенное). В-третьих, регистрировалось местоположение урочищ: открытое, лесное или опушечное для естественных ландшафтов и городское или сельское для урбанизированных ландшафтов.

Оценка численности лягушек проводилась двумя способами: методом маршрутного учета (Новиков, 1953) или в качественной форме. Во втором случае выделялись условные градации численности: встречается единично (вид представлен в водоеме всего 1 – 3 особями); немногочислен (особи вида изредка попадают в водоеме); обычен (особи вида регулярно встречаются в водоеме); многочислен (в поле зрения наблюдателя постоянно находятся хотя бы несколько особей данного вида одновременно).

Распределение видов лягушек в различных биотопах оценивали с использованием разработанной условной шкалы из шести баллов: 0 – вид не встречается в указанном типе биотопов; 1 – вид встречается единичными особями в менее чем 50% от всех исследованных пунктов, в остальных не встречается; 2 – вид немногочислен в менее чем 50% от всех исследованных пунктов, встречается единичными экземплярами в большинстве исследованных пунктов; 3 – вид обычен в менее чем 50% от всех исследованных пунктов, немногочислен в большинстве исследованных пунктов; 4 – вид многочислен в менее чем 50% от всех исследованных пунктов, обычен в большинстве исследованных пунктов; 5 – вид многочислен в большинстве исследованных пунктов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В обследованных нами естественных ландшафтах Волжского бассейна (табл. 1) прудовая и озерная лягушки явно доминируют с небольшим преобладанием первого вида. Так, суммарный балл встречаемости во всех типах биотопов у *R. lessonae* был равен 88, а у *R. ridibunda* – 75. В отличие от родительских видов гибридная *R. esculenta* попадалась значительно реже (суммарный балл 41).

Следует заметить, что виды зеленых лягушек встречаются в природе в разных комбинациях. Выделяют так называемые одновидовые (или «чистые», L, R и E) и смешанные (с участием двух или всех трех видов, LR, LE, RE и LER) типы популяционных систем (Lada et al., 1995; Ананьева и др., 1998; Borokin et al., 2002, 2004; Ручин и др., 2005). На территории Волжского бассейна в обследованных нами водоемах были выявлены лишь 6 типов: «чистые» L и R, а также смешанные LR, LE,

RE и LER (табл. 2). Среди всех этих типов одновидовые популяции *R. ridibunda* и *R. lessonae* суммарно составили 84.2%, причем R-тип встречался почти в 4 раза чаще, чем L-тип (67.1% против 17.1%). Заметим, что большинство приведенных в нашей статье регионов расположено в зоне симпатрии родительских видов. За пределами этой зоны находятся Астраханская область, Калмыкия, большая часть Саратовской области и юго-восточная часть Самарской области, где живет только *R. ridibunda*. Всего нами обследовано 34 аллопатрические популяции этого вида. Однако «чистые» популяции озерной лягушки были обнаружены и во многих местах зоны симпатрии. Смешанные системы дали лишь 15.8%. Большой частью они принадлежали к LER и LE типу (в сумме 12.4%). Гибридная *R. esculenta* была идентифицирована лишь в 12.6% от всех систем.

Таблица 1

Основные биотопы и примерная оценка численности (в баллах) зеленых лягушек (*L* – *R. lessonae*, *E* – *R. esculenta*, *R* – *R. ridibunda*) в естественных ландшафтах в пределах Волжского бассейна

Происхождение водоема	Тип водоема	Местоположение урочища									Число исследованных биотопов	
		открытое			лесное			опушечное			Абс.	%
		L	E	R	L	E	R	L	E	R		
Естественный	Руслу (берега) рек	0	0	4	2	1	1	2	1	1	73	15.1
	Заливы рек	1	0	4	1	1	2	0	0	2	29	6.0
	Пойменные озера	2	2	4	4	2	1	4	2	4	90	18.7
	Внепойменные озера	0	0	3	4	2	0	5	3	3	28	5.8
	Карстовые озера	2	0	1	4	3	0	3	3	0	10	2.1
	Болота	2	0	5	4	2	0	3	3	4	19	3.9
Антропогенный	Пруды	2	2	5	4	3	1	4	3	4	84	17.4
	Карьеры	2	0	5	5	2	2	1	2	3	21	4.4
	Лужи	0	0	2	4	0	3	2	0	0	86	17.8
	Мелиоративные каналы	0	0	0	2	0	0	2	2	3	14	2.9
	Канавы у обочины дорог (постоянные)	0	0	4	4	0	0	3	0	0	8	1.6
	Канавы у обочины дорог (временные)	0	0	0	3	0	2	2	0	0	13	2.7
	Колее дорог	2	2	2	2	0	0	2	0	0	8	1.6
Итого	Суммарный балл	13	6	39	43	16	12	32	19	24	483	100

Сопоставление данных по биотопическому распределению всех трех видов зеленых лягушек (см. табл. 1) и процентному составу образуемых ими популяционных систем (см. табл. 2) показывает определенное несоответствие между ними. Это явно указывает на то, что, даже несмотря на возможность совместного существования, виды комплекса все же заметно различаются по предпочитаемым биотопам.

Для открытых естественных ландшафтов в пределах Волжского бассейна наиболее характерна озерная лягушка (см. табл. 1). Именно этот вид чаще всего попадает в самых различных водоемах естественного и антропогенного происхождения. Прудовая лягушка также встречается здесь, но в отличие от *R. ridibunda* ее численность всегда ниже (в сумме 13 баллов против 39 у озерной лягушки). Противоположная ситуация наблюдается в естественных лесных ландшафтах, где

О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ТРЕХ ВИДОВ

в водоемах превалирует *R. lessonae* (43 балла против 12). Озерная же лягушка в основном обитает здесь по руслам и заливам рек и в пойменных водоемах, но не достигает высокой численности (всего лишь 1 – 2 балла на биотоп). Для опушечных урочищ в естественных ландшафтах в целом также характерно численное преобладание в биотопах прудовой лягушки над озерной (в сумме 32 против 24 баллов), хотя оно выражено в меньшей степени, чем в лесных водоемах (43 против 12 баллов). Тем не менее, разнообразие занимаемых водоемов опушечного типа у *R. lessonae* явно выше, чем у *R. ridibunda* (см. табл. 1). Съедобная лягушка, по нашим данным, чаще встречается в различных лесных и опушечных урочищах (в сумме 16 и 19 баллов соответственно, против 6-ти в открытых биотопах).

Помимо общей характеристики распределения всех трех видов зеленых лягушек в естественных ландшафтах Волжского бассейна, данные, приведённые в табл. 1, позволяют сопоставить биотопы естественного и антропогенного происхождения. Среди открытых биотопов первой группы *R. ridibunda* заселяет все выделенные нами шесть типов водоемов. В противоположность ей *R. lessonae* (как и *R.*

esculenta) явно избегает русла (берега) рек, а также внепойменные озера. В остальных же типах открытых водоемов естественного происхождения (баллы от 1 до 2) прудовая лягушка, как правило, уступает в численности озерной лягушке (баллы 1 – 5). Среди лесных урочищ естественного происхождения *R. ridibunda* игнорирует внепойменные и карстовые озера, а также болота, тогда как прудовая и съедобная лягушки занимают все шесть типов водоемов данной категории. Любопытно, что *R. esculenta* практически отсутствует в открытых биотопах естественного происхождения (кроме пойменных озёр, 2 балла), но более равномерно распределена по таким же лесным и опушечным биотопам (в сумме 11 и 12 баллов соответственно).

В антропогенных открытых водоемах (см. табл. 1) явно преобладает *R. ridibunda*, причем встречаемость вида примерно такая же, как и в природных открытых водоемах (в сумме 21 против 18 баллов соответственно). По сравнению с озерной, прудовая лягушка была зарегистрирована здесь в меньшем числе биотопов, и везде ее численность была ниже. Однако различий между открытыми биотопами естественного или антропогенного происхождения во встречаемости *R. lessonae* обнаружить не удалось (в сумме 7 против 6 баллов). Среди антропогенных открытых биотопов гибридная *R. esculenta* была обнаружена лишь в двух из семи выделенных нами типов: пруды и колеи дорог, где ее встречаемость была сопоставима с прудовой лягушкой (по 2 балла на биотоп). Следует заметить, что все три вида зеленых лягушек практически избегают два типа антропогенных открытых биотопов – мелиоративные каналы и временные каналы у обочины дорог.

Таблица 2
Встречаемость разных типов популяционных систем зеленых лягушек в местах проведения исследований

Тип популяционной системы	Встречаемость	
	Абс.	%
L	90	17.1
E	0	0
R	353	67.1
LE	28	5.3
RE	1	0.2
LR	17	3.2
LER	37	7.1
Итого	526	100

В противоположность этому в лесных водоемах антропогенного происхождения *R. lessonae* при своей значительной численности (от 2 до 5 баллов на биотоп) занимала все возможные биотопы (7 биотопов, в сумме 24 балла). Озерная лягушка явно уступала ей по разнообразию местообитаний (лишь 4 из 7, в сумме 8 баллов), в которых она к тому же была в меньшем числе (от 1 до 3 баллов). Распределение съедобной лягушки по лесным водоемам антропогенного происхождения не совпадало с обоими родительскими видами. Она обитала в прудах и карьерах, но пренебрегала остальными пятью типами водоемов (см. табл. 1). В отличие от *R. lessonae*, как *R. esculenta*, так и *R. ridibunda* избегали мелиоративных канав и постоянных канав у обочины дорог.

В опушечных урочищах антропогенного происхождения биотопическое распределение видов, хотя в целом и напоминало таковое в водоемах лесных типов, однако имело свою специфику (см. табл. 1). Так, прудовая лягушка явно преобладала по числу биотопов (всего семь) над двумя другими видами (лишь по 3 биотопа каждый). Озерная и съедобная лягушки не заселяют лужи, постоянные и временные канавы у обочин дорог, а также болота. Однако в остальных биотопах их численность оказалась не ниже, чем у прудовой лягушки. Действительно, если последний вид дал от 1 до 4 баллов на биотоп, то у *R. ridibunda* этот показатель равен 3 – 4 баллам, а у *R. esculenta* – 2 – 3. Например, в прудах, которые составили один из главных (по числу) типов изученных водоемов антропогенного происхождения, численность прудовой лягушки оказалась такой же, что и озерной (по 4 балла каждая); чуть ниже она оказалась у съедобной лягушки (3 балла).

Интересно также сопоставить по своей емкости разные типы водоемов независимо от типа ландшафта. Наши данные (см. табл. 1) показывают, что среди водоемов естественного происхождения к таким можно отнести пойменные озера (в сумме 25 баллов), которые оказались заселены всеми тремя видами зеленых лягушек как в открытых, так и в лесных и опушечных ландшафтах. Важно отметить, что именно эта категория доминировала среди обследованных нами водоемов естественного происхождения, составляя 36% (19% от всей выборки водоемов). Далее, если оценивать по суммарному числу баллов, идут болота (23), внепойменные озера (20), карстовые озера (16), русла (12) и заливы рек (11). Однако, если ранжировать эти типы водоемов по наличию или отсутствию видов, то они распадутся на две близкие группы. В первую входят болота и русла (берега) рек, а во вторую – все остальные.

Среди водоемов антропогенного происхождения, несомненно, лидируют пруды (в сумме 28 баллов) и карьеры (22 балла), где, независимо от типа ландшафта, обитают все три вида комплекса *R. esculenta*. Им явно уступают остальные типы водоемов данной категории (лишь от 7 до 11 суммарных баллов), особенно временные канавы у обочины дорог (см. табл. 1).

Подводя итоги данных, представленных в табл. 1, мы хотели бы обратить внимание на особенности биотопического распределения *R. esculenta* в целом. Исходя из ее гибридного происхождения и, следовательно, сочетания геномов обоих родительских видов, можно было бы ожидать, что спектр занимаемых съедобной лягушкой биотопов будет не только широким, но и заметно перекроет разнообра-

О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ТРЕХ ВИДОВ

зие местообитаний *R. lessonae* и *R. ridibunda*. Однако в действительности ситуация оказалась явно иной. Гибридный вид был обнаружен нами лишь в 19 из 42 возможных вариантов биотопов, а именно в 3 открытых, 8 лесных и 8 опушечных (см. табл. 1). Аналогичные данные для *R. lessonae* составили 32 (7, 13 и 12 соответственно), а для *R. ridibunda* – 25 вариантов биотопов (11, 6 и 8 соответственно). Таким образом, у гибридного таксона спектр местообитаний оказался заметно уже, чем у каждого из родительских видов.

С помощью коэффициента корреляции Брауэ – Пирсона (Коросов, 2007, с. 107) мы попытались количественно оценить, в какой мере совпадает биотопическое распределение (по типам водоемов) трех видов зеленых лягушек. Особый интерес представляет ситуация с *R. esculenta*. Корреляционный анализ наличия (1) или отсутствия (0) каждого из трех видов в данном биотопе ($n = 39$, по 13 типов водоемов в открытом, лесном или опушечном варианте – см. табл. 1) показал следующее. Значение r для пары *R. esculenta* – *R. lessonae* было равно 0.46, для пары *R. esculenta* – *R. ridibunda* – 0.25, тогда как для самих родительских видов – 0.05. Таким образом, значения коэффициента корреляции невелики, а для двух последних пар они к тому же статистически недостоверны. Тем не менее, они все же показывают, что гибридная форма по спектру биотопов ближе к прудовой, чем к озерной лягушке. Какой-либо сопряженности в биотопическом распределении родительских видов не оказалось.

В ходе нашего исследования особое внимание было уделено зеленым лягушкам населенных пунктов городского и сельского типа (табл. 3). В пределах городской черты прудовая лягушка занимает большее число биотопов естественного и антропогенного происхождения (11 из 15) по сравнению с озерной (9). Последний вид отсутствовал в болотах, лужах и постоянных канавах у обочины дорог. Однако суммарно оба вида демонстрировали практически одинаковый уровень встречаемости (26 и 27 баллов соответственно). Гибридная *R. esculenta* отмечена лишь в 3 из 15 типов водоемов (пойменные озера, пруды и лужи), где обитала и прудовая лягушка. Численность съедобной лягушки примерно соответствовала таковой *R. lessonae* (от 2 до 3 баллов). Все три вида практически не заселяют в городах временные каналы у обочины дорог, а также такие небольшие водоемы, как бочки с водой и прудики для полива.

В сельских населенных пунктах различия между видами оказались более значительными как по разнообразию занимаемых биотопов, так и по встречаемости (см. табл. 3). Например, озерная лягушка чаще попадает в крупных по площади прудах, а также в пойменных и карстовых озерах, где она наиболее многочисленна. Однако спектр ее биотопов (8 из 15) был заметно уже, чем у прудовой лягушки. Последняя в селах занимает практически все выделенные нами типы биотопов (14 из 15) за исключением только заливов рек. Более многочисленна прудовая лягушка была в озерах различного типа и канавах. В целом по суммарному числу баллов численности в сельских населенных пунктах прудовая лягушка почти вдвое опережала озерную (36 против 19 соответственно). Съедобная лягушка была обнаружена всего лишь в 4 из 15 типов биотопов (пруды, карьеры, постоянные каналы у обочины дорог и бассейны). Небольшое количество достоверных нахо-

док этого вида не позволяет более детально судить о предпочтении им тех или иных биотопов. Однако, как и в случае с городской средой, ее основные места обитания оказались сходными с таковыми прудовой лягушки.

Таблица 3

Основные биотопы и примерная оценка численности (в баллах) зеленых лягушек (*L* – *R. lessonae*, *E* – *R. esculenta*, *R* – *R. ridibunda*) в урбанизированных ландшафтах в пределах Волжского бассейна

Происхождение водоема	Тип водоема	Местоположение урочища						Число исследованных биотопов	
		городское			сельское			Абс.	%
		L	E	R	L	E	R		
Естественный	Русла (берега) рек	2	0	3	1	0	2	25	9.2
	Заливы рек	2	0	3	0	0	2	16	5.9
	Пойменные озера	3	3	3	4	0	3	36	13.3
	Внепойменные озера	3	0	2	4	0	2	33	12.2
	Карстовые озера	3	0	2	3	0	3	13	5.0
	Болота	2	0	0	3	0	0	15	5.5
Антропогенный	Пруды	3	2	3	3	3	4	79	29.2
	Карьеры	1	0	3	3	2	2	19	7.0
	Лужи	2	2	0	1	0	1	5	1.8
	Мелиоративные каналы	0	0	3	3	0	0	1	0.4
	Канавы у обочины дорог (постоянные)	3	0	0	4	1	0	12	4.4
	Канавы у обочины дорог (временные)	0	0	0	2	0	0	2	0.7
	Бассейны	2	0	5	2	2	0	8	2.9
	Бочки с водой	0	0	0	2	0	0	2	0.7
	Прудики для полива	0	0	0	1	0	0	5	1.8
Суммарный балл	26	7	27	36	8	19	271	100	

В урбанизированном ландшафте как городского, так и сельского облика (см. табл. 3) озерная лягушка явно предпочитает водоемы естественного происхождения (5 из 6 типов) и не заселяет многие водоемы антропогенного происхождения (6 из 9 типов), что, вероятно, в первую очередь связано с их небольшими размерами. Альтернативная картина обнаруживается в случае со съедобной лягушкой. Этот вид был отмечен только в водоемах антропогенного происхождения.

В населенных пунктах городского и сельского типа значения коэффициента корреляции (*r*) между спектрами биотопов (типы водоемов) для пары *R. esculenta* – *R. lessonae* составили 0.25, для пары *R. esculenta* – *R. ridibunda* – 0.005 и для пары *R. lessonae* – *R. ridibunda* – 0.15. Таким образом, в урбанизированных ландшафтах корреляция гибридной формы с родительскими видами оказалась ниже, чем в естественных урочищах; одновременно сопряженность последних несколько выше. Следовательно, в биотопическом распределении всех трех видов имеется своя специфика.

Наиболее предпочитаемыми среди водоемов естественного происхождения для зеленых лягушек в целом следует назвать пойменные озера (в сумме 16 баллов), затем внепойменные и карстовые озера (по 11 баллов). Среди же водоемов антропогенного происхождения это, несомненно, пруды (18 баллов), карьеры и бассейны (по 11 баллов каждый).

Изложенные данные о биотопическом распределении зеленых лягушек подкрепляются уже опубликованными сведениями для других территорий Волжского

О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ТРЕХ ВИДОВ

бассейна. Например, на севере региона (в Удмуртии), где видовой состав лягушек также определялся нами с помощью проточной ДНК-цитометрии (Борисовский и др., 2001), выяснилось, что *R. ridibunda* населяет долины всех крупных, средних и малых рек, встречаясь в 100% исследованных озер и по берегам рек. Озерная лягушка обычна также в карьерах, прудах, пойменных водоемах, на урбанизированных территориях. Этот вид не найден только на крайнем севере республики и в малых реках, протекающих в сплошных лесных массивах. Прудовая лягушка встречается почти исключительно в пойменных озерах, болотах, а также в некоторых прудах, расположенных в поселках и лесных массивах. Съедобная лягушка найдена в тех же водоемах, что и прудовая. В качестве местной особенности отмечалось, что *R. esculenta* придерживается берегов с обнаженным грунтом, не затененных деревьями. Найдена она и в поселковых лужах, подчас сильно захлапленных бытовым мусором.

В Ивановской области прудовая лягушка обитает в разных по размеру водоемах в лесных ландшафтах (Окулова, Хелевина, 1990; Okulova et al., 1997). Результаты учетов на 12 водоемах показали, что численность этого вида в них сильно варьирует и отрицательно коррелирует (наши расчеты) с площадью водного зеркала ($r = -0.641$) и средней глубиной ($r = -0.708$). Таким образом, *R. lessonae* отдает предпочтение небольшим водоемам с незначительной глубиной: это в основном болота, лужи и небольшие пруды. Озерная лягушка встречается по берегам крупных рек (Волга и Клязьма), где может быть очень многочисленна. Она может селиться в некоторых крупных прудах и озерах, но избегает болотистых водоемов. Съедобная лягушка доминировала в заливах малых рек, была также отмечена в ряде прудов и в мелких лужах. На юге нашего региона в Астраханской области (Маркузе, 1964) озерная лягушка после выхода с зимовки держится по берегам рек, а затем для размножения перемещается в ильмени (стоячие водоемы).

За пределами Волжского бассейна биотопы всех видов комплекса *R. esculenta* примерно соответствуют указанным нами. Например, на Украине для озерной лягушки свойствен широкий спектр биотопов, который охватывает значительное число типов водоемов. Прудовая лягушка предпочитает слабопроточные, часто покрытые травянистой растительностью лесные водоемы. Съедобная лягушка населяет водоемы, характерные для двух других видов: плавни, каналы, водоемы с открытым, полуоткрытым и закрытым водным зеркалом (Сурядная, 2005).

В Центральном Черноземье (за пределами Волжского бассейна) распространение озерной лягушки тесно связано с крупными водоемами открытых ландшафтов – реками, озерами, прудами (Лада, 1995). По руслу некоторых рек она может проникать в глубину лесных массивов. Обычно она предпочитает водоемы со стоячей водой, а в самих реках немногочисленна. Прудовая лягушка обычна в лесах, где обитает в стоячих, часто мелких, водоемах естественного и искусственного происхождения, иногда населяет спокойные лесные реки с заводьями и затонами. Съедобная лягушка встречается в пригодных для обитания двух других видов водоемов и избегает только прудов в открытом ландшафте и крупных рек, а также не встречается очень глубоко в лесных массивах (Лада, 1995; Lada et al., 1995). В

Белгородской и Харьковской областях популяции *R. esculenta* занимают пруды, т.е. водоемы антропогенного происхождения (Лада, 1998).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, озерная лягушка является типичным видом открытых ландшафтов. Она обычна во многих пойменных водоемах, по берегам и заливам рек; довольно часто заселяет бывшие торфяные и песчаные карьеры, особенно расположенные в пойме рек. Высокой численности данный вид достигает и в других антропогенных водоемах, различающихся по размеру и происхождению. Прудовая лягушка предпочитает крупные лесные массивы. Она обычна в глубине лесов, в которых может заселять мелкие лужи, разнообразные пруды, болота, бывшие карьеры, каналы, колеи дорог. В ряде случаев *R. lessonae* была найдена нами достаточно далеко от лесных массивов в открытых ландшафтах в водоемах естественного и антропогенного происхождения. По-видимому, такие места выступают своеобразными «индикаторами» бывших лесных массивов. Съедобная лягушка в пределах Волжского бассейна встречается также в различных водоемах и, по-видимому, более похожа по характеру биотопов на прудовую лягушку. Однако более точные представления о биотопическом распределении гибридной *R. esculenta* могут быть получены лишь после накопления большего количества данных, основанных на надежной идентификации вида.

Мы искренне благодарны Л.Ф. Литвинчук, Д.В. Скоринову (Санкт-Петербург), М.В. Пестову (Нижний Новгород), Б.И. Тимофееву и А.С. Цуканову (Москва) за помощь при проведении полевых исследований.

Работа проводилась при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48403, 08-04-00945), а также Центра коллективных исследований «Материаловедение и диагностика в передовых технологиях».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 576 с.

Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестн. Удмурт. ун-та. 2001. № 5. С. 51 – 63.

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., 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 конференция герпетологов Поволжья / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 7 – 12.

Замалетдинов Р.И., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. О структуре комплекса зеленых лягушек в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Тр. Волж.-Камского природного заповедника. 2005. Вып. 6. С. 326 – 333.

Коросов А.В. Специальные методы биометрии: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2007. 363 с.

О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ТРЕХ ВИДОВ

Лада Г.А. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородской и Харьковской областях // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Пенза: Изд-во «Нисса-Поволжье», 1998. С. 333 – 335.

Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов: Изд-во Тамбов. гос. ун-та, 1995. С. 88 – 109.

Маркузе В.К. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) и ее значение в нерестово-вырастных хозяйствах дельты Волги // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1511 – 1516.

Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: Сов. наука, 1953. 602 с.

Окулова Н.М., Хелевина С.А. Земноводные Ивановской области // Адаптации животных в антропогенных и естественных ландшафтах. Иваново: Изд-во Иванов. гос. ун-та, 1990. С. 55 – 66.

Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 2. С. 3 – 10.

Сурядная Н.Н. Зеленые лягушки фауны Украины: морфологическая изменчивость, кариология и особенности биологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2005. 20 с.

Цауне И.А., Боркин Л.Я. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: Наука, 1993. С. 34 – 52.

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

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 // Rus. J. Herpetol. 2002. Vol. 9, № 3. P. 195 – 208.

Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Rus. J. Herpetol. 1995. Vol. 2, № 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.