

УДК 597.6 (470.345)

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, РАЗМЕР ГЕНОМА И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) МОРДОВИИ

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

В комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) входит три вида: озерная (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), прудовая (*R. lessonae* Camerano, 1882) и съедобная лягушка (*R. esculenta* Linnaeus, 1758). Все они широко расселены в Центральной и Восточной Европе. Ареалы этих видов на значительной территории перекрываются (Ручин и др., 2005). Многочисленные исследования показали, что гибридная *R. esculenta* благодаря особому полуклональному типу размножения может существовать в смешанных популяционных системах совместно как с одним или обоими родительскими видами, 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 типов так называемых популяционных систем (Цауне, Боркин, 1993; Lada et al., 1995; Лада, 1995; Ананьева и др., 1998; Borokin et al., 2002). 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". С продвижением на восток увеличивается частота встречаемости наиболее сложных трёхвидовых смешанных популяционных систем (т.е. когда все три вида сосуществуют в рамках одного водоема) и снижается численность гибридной формы (Borokin et al., 2002; Боркин и др., 2003).

Следует отметить, что, как правило, оба родительских вида четко различаются по предпочитаемым биотопам, что связано с их происхождением. Озерная лягушка в основном встречается по берегам крупных водоемов открытых ландшафтов, но по руслам рек она может попадать и в лесные массивы; кроме того, она охотно заселяет водоемы антропогенного ландшафта. Прудовая же лягушка предпочитает лесные массивы, в которых обитает в различных типах водоемов — от мелких луж до пойменных водоемов. Съедобная лягушка, имея гибридную природу и особый генетический (неменделевский) механизм наследования, сочетает экологические особенности родительских видов и поэтому экологически очень пластична. Это позволяет ей жить в самых разнообразных биотопах (Ананьева и др., 1998).

Ранее мы рассмотрели распространение трех видов зеленых лягушек в Мордовии (Ручин и др., 2005). В настоящем сообщении дается характеристика морфологической изменчивости, популяционных систем и биотопов этих видов в республике.

Полевое изучение зеленых лягушек проводилось в апреле—сентябре 2001—2003 гг. При составлении карт находок видов пользовались также имеющимися в нашем распоряжении литературными данными. В общей сложности нами было обследовано более 90 географических пунктов. Отлов особей проводился в ходе однократных (точечных) выездов и экспедиций. Всего было добыто более 700 особей всех трех видов. Точную видовую принадлежность и уровень пloidности каждого экземпляра 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.

Материалом для изучения внешних морфологических признаков послужили 157 особей зеленых лягушек, в том числе: *R. lessonae* — 96 экземпляров (50 самцов и 46 самок), *R. ridibunda* — 45 (25 самцов и 20 самок), *R. esculenta* — 16 (12 самцов и 4 самки). Морфометрическая обработка включала измерение 15 линейных показателей: *L* — длина тела; *F* — длина бедра; *T* — длина голени; *D.p* — длина первого пальца задней конечности; *C.i* — длина внутреннего пяточного бугра; *C.h* — высота внутреннего пяточного бугра; *L.c* — длина головы; *Lt.c* — ширина головы; *Sp.oc* — ширина рыла; *D.r.o* — длина рыла; *Lt.p* — ширина века; *Sp.p* — промежуток между веками; *L.o* — длина глаза; *L.tym* — длина барабанной перепонки; *Sp.n* — промежуток между ноздрями (Терентьев, Чернов, 1949; Терентьев, 1950; Банников и др., 1977). На их основе были рассчитаны 22 индекса, отражающие пропорции тела: *L/T*, *L/D.p*, *L/L.c*, *L/D.r.o*, *F/T*, *T/D.p*, *T/C.i*, *D.p/C.i*, *C.i/C.h*, *L.c/Lt.c*, *L.c/D.r.o*, *L.c/L.o*, *L.c/L.tym*, *Lt.c/Sp.oc*, *Lt.c/Sp.p*, *Li.c/Sp.n*, *Sp.oc/Sp.p*, *Sp.oc/Sp.n*, *Sp.oc/D.r.o*, *Lt.c/Sp.p*, *Sp.p/Sp.n*, *D.r.o/Sp.n*. Достоверность различий определяли в пакетах программ Microsoft Excel.

Адекватный количественный анализ географического распространения видов во многом зависит от возможности их определения в полевых условиях. В связи с этим вновь возникает вопрос об использовании внешних морфологических признаков в целях идентификации видов комплекса *R. esculenta*.

Наиболее интересные результаты анализа внешних морфологических признаков зеленых лягушек Мордовии представлены в табл. 1. При сравнении морфологических показателей трех видов выяснилось, что они наиболее четко различаются

Таблица 1

Сравнительная характеристика длины тела и индексов пропорциональности трех видов комплекса *R. esculenta* в Мордовии

Признак	Пол	<i>R. lessonae</i>		<i>R. esculenta</i>		<i>R. ridibunda</i>	
		$\bar{X} \pm m$ min—max	t P	$\bar{X} \pm m$ min—max	t P	$\bar{X} \pm m$ min—max	
L	♂♂	$55,35 \pm 0,84$ 41,70—65,10	—	$75,81 \pm 2,06$ 62,50—86,90	—	$82,67 \pm 1,69$ 68,90—99,90	
	♀♀	$62,05 \pm 1,14$ 46,00—75,80	—	$84,78 \pm 10,10$ 59,20—105,20	—	$79,36 \pm 3,11$ 60,80—104,30	
L/T	♂♂	$2,27 \pm 0,01$ 2,10—2,39	8,05 0,001	$2,09 \pm 0,02$ 1,98—2,25	4,92 0,001	$1,98 \pm 0,01$ 1,84—2,10	
	♀♀	$2,30 \pm 0,01$ 2,06—2,47	4,12 0,001	$2,09 \pm 0,05$ 1,97—2,22	2,75 0,05	$1,95 \pm 0,01$ 1,81—2,04	
L/D.p	♂♂	$8,27 \pm 0,08$ 7,15—9,58	8,12 0,001	$7,23 \pm 0,10$ 6,70—7,83	0,67 —	$7,13 \pm 0,11$ 6,17—8,51	
	♀♀	$8,17 \pm 0,08$ 7,12—9,31	5,04 0,001	$7,13 \pm 0,19$ 6,73—7,57	1,30 —	$6,85 \pm 0,10$ 6,14—7,78	
F/T	♂♂	$1,05 \pm 0,01$ 0,94—1,12	1,41 —	$1,03 \pm 0,01$ 0,97—1,11	4,24 0,001	$0,97 \pm 0,01$ 0,87—1,04	
	♀♀	$1,06 \pm 0,01$ 0,96—1,14	2,83 0,01	$1,02 \pm 0,01$ 1,00—1,03	4,24 0,001	$0,96 \pm 0,01$ 0,87—1,03	
T/C.i	♂♂	$6,12 \pm 0,07$ 4,90—7,28	9,08 0,001	$7,46 \pm 0,13$ 6,42—8,12	10,28 0,001	$9,50 \pm 0,15$ 7,76—10,72	
	♀♀	$5,95 \pm 0,06$ 4,52—7,13	8,73 0,001	$7,69 \pm 0,19$ 7,20—8,11	7,31 0,001	$9,76 \pm 0,21$ 7,61—10,94	
D.p/C.i	♂♂	$1,69 \pm 0,02$ 1,23—2,10	8,73 0,001	$2,16 \pm 0,05$ 1,80—2,48	21,47 0,001	$2,64 \pm 0,05$ 2,14—3,19	
	♀♀	$1,68 \pm 0,02$ 1,32—2,00	10,58 0,001	$2,25 \pm 0,05$ 2,17—2,38	6,79 0,001	$2,78 \pm 0,06$ 2,12—3,16	
C.i/C.h	♂♂	$1,94 \pm 0,03$ 1,50—2,40	3,06 0,01	$2,26 \pm 0,10$ 1,71—2,94	4,98 0,001	$2,93 \pm 0,09$ 2,10—3,90	
	♀♀	$1,87 \pm 0,04$ 1,26—2,63	3,22 0,01	$2,13 \pm 0,07$ 2,00—2,31	5,36 0,001	$2,70 \pm 0,08$ 2,14—3,67	

по пропорциям конечностей, причем показатели гибридов промежуточны между показателями *R. lessonae* и *R. ridibunda*. По другим признакам достоверные различия либо отсутствуют, либо они есть, но их проявление носит сложный (часто противоречивый) характер у особей разного пола, причем показатели *R. esculenta* далеко не всегда промежуточны между показателями родительских видов.

Наивысшую достоверность ( $P < 0,001$ ) имели различия средних величин индексов *T/C.i* и *D.p/C.i*. Почти столь же достоверные различия были выявлены по индексам *C.i/C.h* и *L/T*. По индексу *L/D.p* достоверно различались *R. lessonae* и *R. esculenta* ( $P < 0,001$ ), но не *R. esculenta* и *R. ridibunda*. Напротив, индекс *F/T* оказался полезным при сравнении *R. esculenta* и *R. ridibunda* ( $P < 0,001$ ), однако с его помощью удалось различать только самок, но не самцов *R. lessonae* и *R. esculenta*.

Несмотря на достоверные различия средних величин по 6 перечисленным индексам, пределы

изменчивости этих показателей у сравниваемых форм заметно перекрываются. Это свидетельствует о том, что рассматриваемые признаки внешней морфологии не являются диагностическими, т.е. не могут быть использованы для надежной видовой идентификации зеленых лягушек. Для более точного определения видов комплекса *R. esculenta* необходимо использовать всю совокупность перечисленных выше индексов, а не какой-то один из них. Конечно, наиболее точные результаты дает применение метода проточной ДНК-цитометрии.

Интересно отметить, что в нашем материале представлена самка *R. esculenta*, пойманная О.Н. Артаевым в оз. Чардынки у с. Слободиновка Ковылкинского р-на, которая, как оказалось, имела максимальные для этого вида в пределах бывшего СССР размеры (длина тела 105,2 мм). Ранее для этого вида в качестве максимальной длины тела указывали 97 мм (Ананьева и др., 1998). Это обстоятельство в совокупности с небольшим

числом самок (4) этого вида в выборке, безусловно, повлияло на средний показатель, и самки *R. esculenta* в данном случае (и по Мордовии в целом) в среднем оказались крупнее самок *R. ridibunda*. Отметим, что в пределах всего ареала в целом максимальная длина тела самцов 100 мм, а самок — 120 мм (Günther, 1990).

Известно (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998), что длина голени у *R. ridibunda*, как правило, превышает длину бедра, а у *R. lessonae*,

напротив, бедро длиннее голени. В связи с этим интересно отметить, что в нашем материале из Мордовии достаточно велика доля особей *R. ridibunda*, у которых голень короче бедра: они составляют 22,2% всей выборки этого вида. В то же время среди *R. lessonae* также довольно часто (5,2%) попадаются экземпляры, у которых голень длиннее бедра.

В таблицах 2 и 3 представлены результаты измерения количества ДНК на ядро. Все изученные

Таблица 2

Размер генома у зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии в разных выборках (в пикограммах)

№ вы-борки	Вид	Местонахождение	Число особей, пол	X	σ	Min	Max
1	<i>R. lessonae</i>	Шингарино	4♂ + 10♀	13,89	0,04	13,83	13,97
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1♂ + 2♀	14,90	0,02	14,88	14,92
2	<i>R. ridibunda</i>	Курнино	5♂	16,06	0,09	15,96	16,17
	<i>R. esculenta</i>	— " —	4♂	14,95	0,02	14,93	14,98
3	<i>R. ridibunda</i>	Рыбный	6♂ + 3♀	16,05	0,09	15,90	16,18
4	<i>R. ridibunda</i>	Саранск	5♂	16,01	0,04	16,03	15,94
5	<i>R. lessonae</i>	Молочница	2♂ + 5♀	13,87	0,03	13,84	13,94
6	<i>R. lessonae</i>	Потьма	4♂ + 3♀ + 1sad	13,89	0,05	13,82	14,00
7	<i>R. lessonae</i>	Симкино	7♂ + 2♀	13,93	0,05	13,87	14,00
	<i>R. ridibunda</i>	— " —	4♂ + 3♀	16,11	0,08	15,95	16,17
8	<i>R. lessonae</i>	Шалы	1♂ + 3sad	13,95	0,03	13,94	13,97
9	<i>R. lessonae</i>	Парца	1♂ + 1♀	13,95		13,93	13,97
10	<i>R. lessonae</i>	Слободиновка	2♂ + 3♀	13,79	0,07	13,68	13,84
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1♂ + 1♀	14,88		14,78	14,97
11	<i>R. lessonae</i>	Смольный	2♀	13,80		13,77	13,83
12	<i>R. lessonae</i>	Лесной	1♂ + 3♀	13,78	0,06	13,70	13,83
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1♂	14,81			
13	<i>R. lessonae</i>	Удево	7♂ + 5♀	13,92	0,04	13,85	13,98
14	<i>R. lessonae</i>	Старое Шайгово	2♀	13,84		13,82	13,86
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1sad	14,96			
15	<i>R. ridibunda</i>	Атемар	3♀	15,99	0,07	15,92	16,05
16	<i>R. lessonae</i>	Зубова Поляна	10♂ + 3♀ + 1sad	13,89	0,08	13,74	14,04
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1♂	14,96			
17	<i>R. lessonae</i>	Котрокс	1♀	13,88			
18	<i>R. lessonae</i>	Старое Зубарево	1♂	13,82			
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1♂	14,85			
19	<i>R. lessonae</i>	Пушта	3♂ + 2♀ + 2sad + 1 ad	13,87	0,14	13,68	14,10
	<i>R. ridibunda</i>	— " —	1ad	16,25			
20	<i>R. ridibunda</i>	Карнай	4♂	16,01	0,05	15,93	16,05
21	<i>R. lessonae</i>	Мордовская Поляна	2♂	13,94		13,88	14,00
22	<i>R. ridibunda</i>	Комсомольский	4♀	16,12	0,10	16,01	16,20
23	<i>R. ridibunda</i>	Инсар	1♀	15,75			
	<i>R. esculenta</i>	— " —	1♂	14,87			
24	<i>R. lessonae</i>	Умет	2♂ + 1♀	14,00	0,06	13,93	14,03
25	<i>R. esculenta</i>	Озерный	1♂	14,92			
26	<i>R. lessonae</i>	Клемшей	1♀	13,92			
27	<i>R. ridibunda</i>	Ромоданово	4♂	15,98	0,10	15,92	16,11
28	<i>R. ridibunda</i>	Старая Авгура	1♂	16,21			

особи были диплоидами. Несмотря на некоторую изменчивость, каждый вид имел свой размер генома, значения, которых не перекрывались (табл. 3). Это позволило провести точную видовую идентификацию каждой особи. В соответствии с гибридной природой *R. esculenta* геном этой формы занимал промежуточное положение между геномами родительских видов, отличаясь от них соответственно на 7,5% (*R. lessonae*) и 7,2% (*R. ridibunda*).

Таблица 3

**Изменчивость размера генома у зеленых лягушек Мордовии (в пикограммах)**

Вид	N	X	$\sigma$	min—max
<i>R. lessonae</i>	98	13,87	0,09	13,40-14,10
<i>R. esculenta</i>	15	14,91	0,06	14,78-14,98
<i>R. ridibunda</i>	44	16,05	0,10	15,75-16,25

Как сказано выше, зеленые лягушки могут образовывать в природе разные комбинации. Различают так называемые одновидовые (или "чистые") и смешанные (с участием двух или всех трех видов) типы популяционных систем, которые обозначаются по первым буквам латинских названий видов. В Мордовии нами выявлено 6 типов популяционных систем (табл. 4; рис. 1).

Таблица 4

**Встречаемость разных типов популяционных систем у зеленых лягушек (*R. esculenta* complex) в Мордовии (по нашим и литературным данным; всего 108 пунктов)**

Популяционная система	Число местонахождений	
	n	%
<i>R. ridibunda</i> (R)	70	64,8
<i>R. lessonae</i> (L)	12	11,1
<i>R. esculenta</i> (E)	нет	—
L + R	16	14,8
L + E	3	2,8
R + E	1	0,9
L + E + R	6	5,6

**1. L-тип:** "чистая" популяционная система, представленная только особями *R. lessonae*. Такой тип систем встречен нами в 12 пунктах, основная часть которых находится на западе республики. Это явно связано с предпочтением прудовой лягушкой лесных массивов, расположенных именно на западе Мордовии. Достоверность полевых данных была подтверждена анализом количества ядерной ДНК у 37 лягушек, собранных в ходе экспедиции в семи точках как раз на западе (табл. 2). Характерно, что такой тип популяционных систем был обнаружен только в неболь-

ших водоемах, вдали от мелких и средних рек или ручьев.

**2. R-тип:** "чистая" популяционная система, представленная только особями *R. ridibunda*. Этот наиболее часто встречаемый тип систем имеет значительное распространение на территории Мордовии. В общей сложности он был обнаружен в 70 пунктах, из которых большая часть (65 точек или 92,9%) получены именно в ходе наших полевых исследований (табл. 4).

**3. RL-тип:** обитание в пределах одного водоема обоих родительских видов без образования гибридной *R. esculenta*. На территории Мордовии встречается достаточно часто (отмечен в 16 пунктах). Выявление такого типа смешанных систем требует тщательного анализа ситуации в природе с достоверным определением видов в лабораторных условиях (Боркин и др., 2003). Поэтому укажем, что 7 точек из 16 взяты из литературных источников (Астрадамов и др., 1970, 2002; Душин, 1974; Gaganin, 2000) и соответственно нуждаются в проверке. Остальные данные получены нами в последние годы. Однако только два пункта (5 и 26, рис. 1) были изучены нами достаточно подробно. В первом из них популяционная система обитала в двух соседних прудах, находящихся в лесном массиве на небольшом пересыхающем ручье. Численность прудовых лягушек была здесь не очень большой (около 1 особи на 100 м береговой линии), причем основную часть вида составляли неполовозрелые особи, которые концентрировались в зарослях белокрыльника *Calla palustris* L. Озерная лягушка в данной популяции была чрезвычайно редка (0,02 особи на 100 м береговой линии) и предпочитала открытую воду, а также место слива воды из прудов.

В пункте 26 (рис. 1) совместное обитание *R. lessonae* и *R. ridibunda* было отмечено в 10 водоемах, находящихся в пойме р. Сура. В пяти из них были взяты выборки (в общей сложности 16 особей), но *R. esculenta* найти не удалось. Так как в этом месте находится биостанция Мордовского университета, исследования проводились достаточно подробно в разные сезоны (2001—2003 гг.). По нашим наблюдениям, очень интересными оказались здесь выход с зимовок и брачное поведение обоих родительских видов. Сначала на нерестовых (в основном непроточных) хорошо прогреваемых и открытых водоемах появляется озерная лягушка, самцы которой устраивают оглушительные хоры. Чуть позже в аналогичных, но более облесенных водоемах появляются прудовые лягушки. Одно озеро служит местом нереста обоих видов. Обычно нерест происходит одновременно (5—17.05). После этого отнерестившиеся особи остаются в этих же водоемах. Однако в ряде озер по мере пересыхания в маловодные годы и зарастания телорезом *Stratiotes aloides* L. и рдестами рода

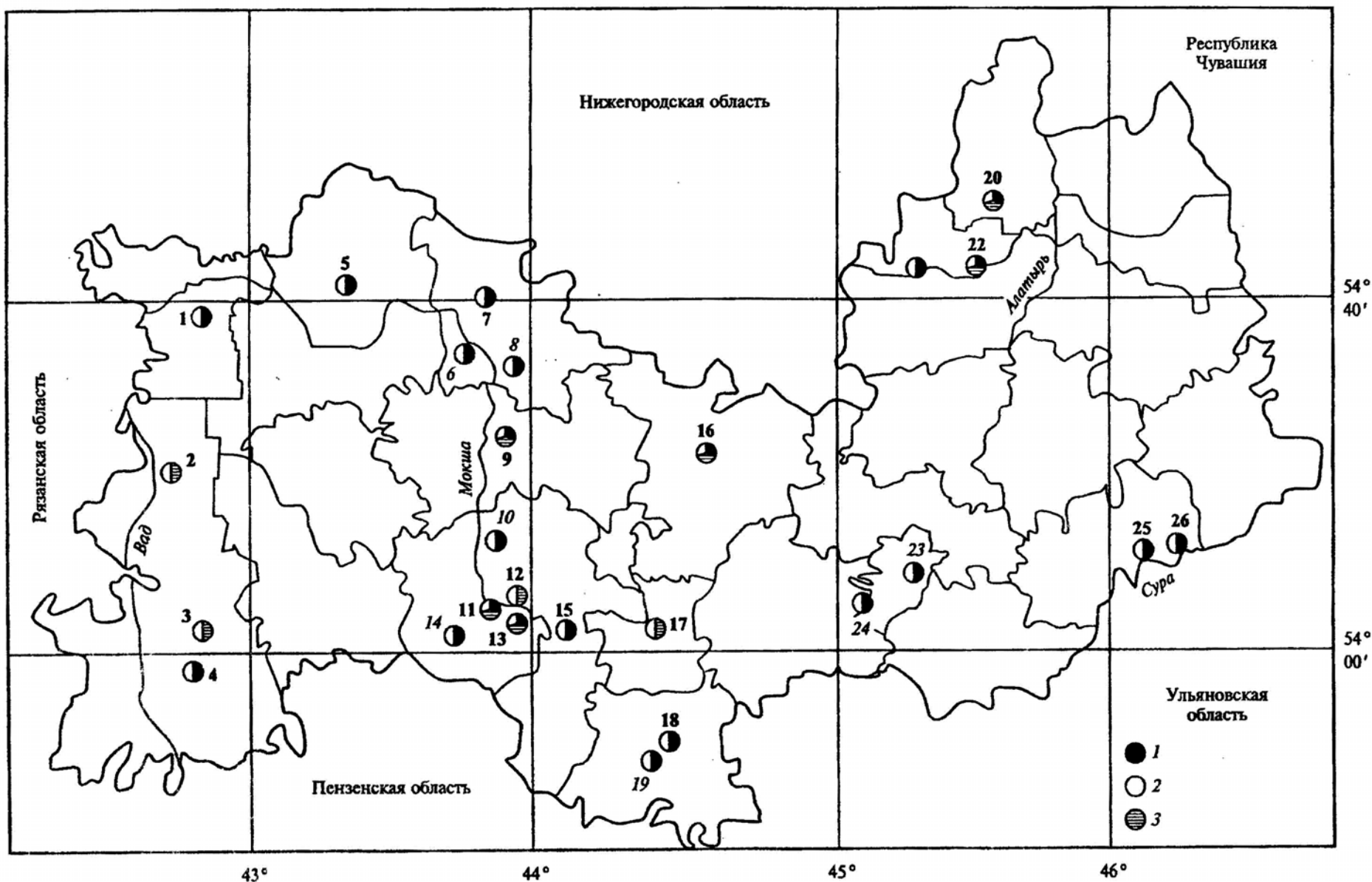


Рис. 1. Распространение различных типов смешанных популяционных систем зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* на территории Мордовии (курсивом выделены точки, взятые только из литературных источников). Черным цветом показано присутствие в данной точке *R. ridibunda*, белым — *R. lessonae*, серым — *R. esculenta*. Звездочкой помечены пункты, в которых анализ лягушек проводился методом ДНК-цитометрии. 1 — с. Телимерки\*; 2 — пос. Озерный\*; 3 — пос. Зубова Поляна\*; 4 — с. Мордовская Поляна\*; 5 — Мордовский заповедник, пос. Пушта\*; 6 — с. Стародевичье; 7 — с. Большой Уркат; 8 — оз. Инорка; 9 — с. Старое Зубарево\*; 10 — с. Новая Резеповка, оз. Сурино; 11 — с. Курнино\*; 12 — с. Шингарино\*; 13 — с. Слободиновка\*; 14 — дер. Ежовка; 15 — с. Андреевка; 16 — с. Старое Шайгово\*; 17 — пос. Инсар\*; 18 — г. Инсар; 19 — р. Инсарка; 20 — НП Смольный, Александровское лесничество, пос. Лесной\*; 21 — пос. Смольный; 22 — НП Смольный, Баракмановское лесничество, кварталы 106, 111, 112; 23 — г. Саранск; 24 — с. Левжа; 25 — с. Ясная Поляна; 26 — с. Симкино\*

*Potamogeton* озерная лягушка мигрирует в проточные и менее заросшие водоемы, тогда как прудовая подобных перемещений не совершает. Осенью эти же проточные водоемы служат местами зимовки для *R. ridibunda*. Таким образом, в поймах рек, для которых характерно наличие большого числа разнообразных по гидрологическому режиму и облесенности озер, популяционные системы в конкретных водоемах, состоящие из двух родительских видов, могут быть довольно неустойчивыми во времени и претерпевать определенные изменения в зависимости от сезона и состояния биотопа.

В двух точках (7 и 15, рис. 1) совместное обитание *R. lessonae* и *R. ridibunda* было зафиксировано в реках (соответственно Большой Уркат и Мокша), что довольно необычно. В первом случае *R. lessonae* придерживалась небольшого залива, а *R. ridibunda* обитала по всему берегу и в одном близлежащем мелком водоеме. Других водоемов вблизи не найдено. В р. Мокша оба вида сосуществовали в довольно большом заливе. В пойме реки находится несколько озер, большей частью пересыхающих; их населяет в большом количестве *R. ridibunda*. Не исключено, что в последнем случае в этом пункте может обитать и *R. esculenta*, но, к сожалению, добыть живой материал для ДНК-цитометрии нам не удалось.

**4. LE-тип:** гибриды сосуществуют только с *R. lessonae*. Это — наиболее распространенный в Европе вариант смешанных популяционных систем у зеленых лягушек. Соответственно он был найден и в различных регионах России (Lada et al., 1995; Okulova et al., 1997; Борисовский и др., 2000, 2001; Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003). В Мордовии мы обнаружили лишь три местонахождения с подобным типом смешанных систем

(рис. 1 и 2). Одна система была отмечена в двух пойменных озерах (точка 12, рис. 1) в 1,9 км от р. Мокша. Берега водоемов были практически полностью покрыты ивой и ольхой. Оба вида лягушек держались вдаль от берега на открытой воде с ряской и рдестом. В точке 2 (рис. 1) находится озеро полупроточного типа, также имеющее облесенные берега.

Ранее (Ручин и др., 2005) мы указывали, что в окрестностях пос. Зубова Поляна (точка 3, рис. 1) обитают все три вида зеленых лягушек. Однако полевые наблюдения показали, что в действительности они образуют здесь не тройную смешанную популяционную систему, как можно было бы ожидать исходя из самого факта выявления всех трех видов, а два разных типа систем. Одна из них включала только *R. lessonae* и *R. esculenta*, т.е. относится к LE-типу, а другая — это чистая R-система. Такая выявленная нами ситуация, несомненно, связана с четким биотопическим разделением видов. Так, озерная лягушка обитает только по берегам р. Парца и в водоемах поймы. Два других вида отмечены в придорожной канаве, не имеющей связи с рекой и отделенной от поймы довольно значительным расстоянием и автострадой. Озерная лягушка в этом водоеме не зарегистрирована. Этот случай красноречиво указывает на то, что надежная идентификация популяционных систем требует сочетания как лабораторных, так и тщательных полевых исследований.

**5. RE-тип:** гибриды сосуществуют только с *R. ridibunda*. Как уже отмечалось (Лада, 1995), этот тип популяционных систем встречается реже предыдущего. Ранее подобные системы были обнаружены в Центрально-Черноземном районе (Lada et al., 1995). В бассейне Волги они пока достоверно не были найдены (Borkin et al., 2002), хо-

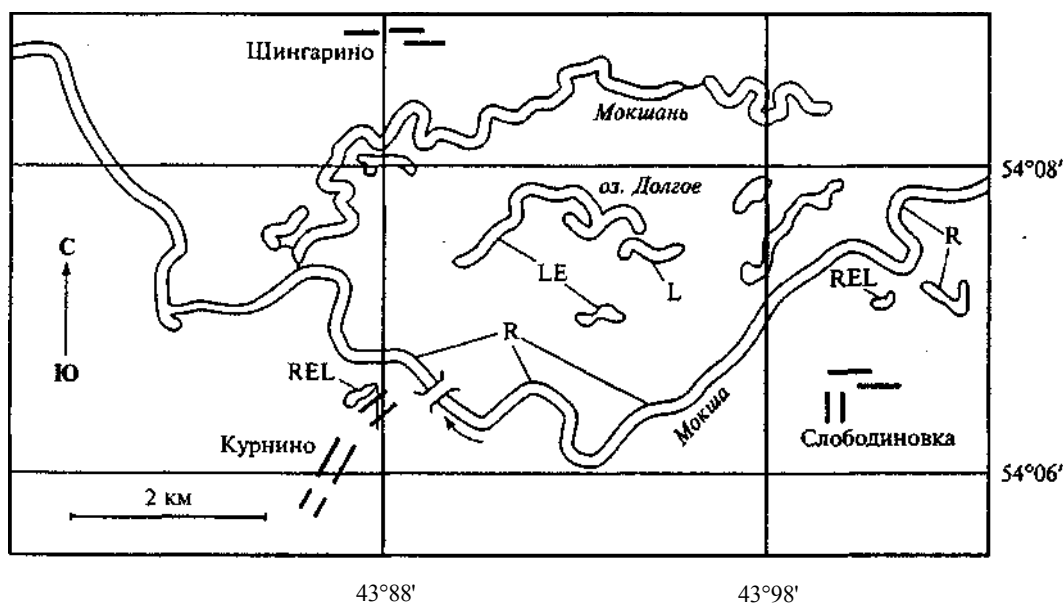


Рис. 2. Смешанные популяционные системы зеленых лягушек комплекса *R. esculenta* в Ковылкинском р-не Мордовии

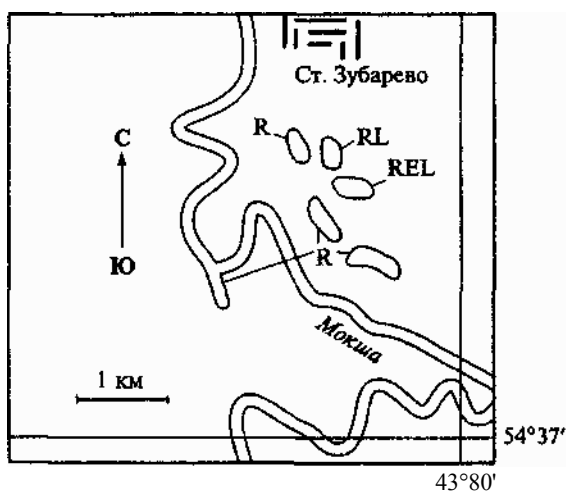


Рис. 3. Смешанные популяционные системы зеленых лягушек комплекса *R. esculenta* в Краснослободском р-не Мордовии

тя их наличие предполагалось в Ульяновской обл. (Боркин и др., 2003). В Мордовии RE-тип был выявлен только в окрестностях пос. Инсар (табл. 1; рис. 1). Таким образом, он является наиболее редким среди всех вариантов, зарегистрированных в республике. В обнаруженной нами системе съедобная лягушка демонстрировала довольно значительное внешнее сходство с *R. ridibunda*, обитающей в этом же водоеме. Этот интересный факт нуждается в дополнительном изучении на большем материале.

**6, REL-тип:** сосуществование в одном водоеме всех трех видов зеленых лягушек. В отличие от Центральной Европы в России этот тип популяционных систем встречается довольно часто и характерен как раз для регионов Волжского бассейна (Боркин и др., 2003). В Мордовии это — основной тип смешанных систем с наличием гибридов, отмеченный в шести пунктах (рис. 1, 2, 3). Интересно, что в большинстве случаев (5 из 6) этот тип систем был зафиксирован в водоемах антропогенного происхождения: бывшие карьеры (точки 9 и 22), придорожные каналы (11 и 16), пруд (20). Нами подтверждено обитание *R. esculenta* в пруду пос. Лесной (Александровское лесничество, Национальный парк Смольный), где ранее этот вид был выделен на основании морфологических признаков (Альба и др., 2000).

Несмотря на доказанную нами и другими авторами возможность совместного существования, виды комплекса *R. esculenta* все же заметно различаются по предпочитаемым биотопам. Озерная лягушка обычна во многих пойменных водоемах, по берегам рек. Довольно часто она заселяет бывшие торфяные и песчаные карьеры, особенно расположенные в пойме рек. Высокой численности этот вид достигает и в других антропогенных водоемах, различающихся по размеру и происхождению. Прудовая лягушка предпочитает крупные лесные массивы, где она обычно заселяет мелкие лужи, разнообразные пруды, болота, бывшие карьеры. Съедобная лягушка на территории Мордовии отдает предпочтение водоемам антропогенного происхождения (см. выше).

Выявленные нами шесть типов популяционных систем образуют как бы переход от северных волжских областей Европейской России к более южным. Так, ранее в Ивановской обл. были обнаружены 4 типа, в Удмуртии и Нижегородской обл. — по 5 типов, тогда как в областях Центрально-Черноземного района — 7 типов систем (Borkin et al., 2002). Важным отличием изученных волжских областей, включая Мордовию, пока можно считать отсутствие в них "чистых" E-популяций, где гибриды живут без родительских видов (см. Lada et al., 1995). Возможно, одна такая система существует в Нижегородской обл. (дер. Буркове Городецкого р-на), однако достоверность этих данных нуждается в подтверждении (Borkin et al., 2002).

Таким образом, наши сведения по Мордовии находятся в согласии с недавно высказанной гипотезой (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003) о своеобразии популяционных систем Волжского бассейна, которое выражается в пониженной встречаемости здесь гибридной *R. esculenta* и относительно частой встречаемости REL-типа популяционных систем.

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

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.  
 Анянueva Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся // Энциклопедия природы России. М., 1998. 576 с.  
 Астрадамов В.И., Душин А.И., Вечканов В.С. Некоторые зависимости в биоценозах озер систем рек Мок-

ши 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.Е. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Мордовия // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород, 2002. С. 167—185.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рус-  
тамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и  
пресмыкающихся фауны СССР. М., 1977. 415 с.

Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Ро-  
занов Ю.М. Морфометрическая характеристика зеленых  
лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вести.  
Удмурт, ун-та. 2000. № 5. С. 70-75.

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

Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цау-  
не И.А. Полуклональное наследование в гибридогенном  
комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом про-  
точной ДНК-цитометрии // ДАН СССР. 1987. Т. 295.  
№ 5. С. 1261-1264.

Боркин Л.Я., Литвинчук С.Я., Розанов Ю.М., Ла-  
да Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И.  
Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли  
"волжский парадокс"? // Третья конференция герпетоло-  
гов Поволжья. Тольятти, 2003. С. 7—12.

Душин А. И. Питание двух видов лягушек в рыбо-  
водных хозяйствах Мордовской АССР // Экология. 1974.  
№ 6. С. 87-90.

Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гиб-  
ридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в  
проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1995.  
С. 88-109.

Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н.,  
Розанов Ю.М., Рыжов М.К. История изучения и рас-

пространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex)  
в Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110.  
Вып. 1. С. 3—11.

Терентьев П.В. Лягушка. М., 1950. 345 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыка-  
ющихся и земноводных. 3-е изд. М., 1949. 340 с.

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

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

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.

Günther R. Die Wasserfrosche Europas. Wittenberg Lut-  
herstadt. 288 S. (Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 600).

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 Amphi-  
bian Research in the Former Soviet Union. 1997. Vol. 2.  
P. 71-94.

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

## MORPHOLOGICAL VARIATION, GENOME SIZE AND POPULATION SYSTEMS OF THE GREEN FROG (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) OF MORDOVIA

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

f

### Summary

The genome size in hybridogenic *Rana esculenta* is intermediate between that of parental species, differed in 7.5% (*R. lessonae*) and 7.2% (*R. ridibunda*), respectively. In Mordovia, six kinds of population systems were revealed. Two kinds of so-called "pure" (one-species) systems are most widely distributed. Three kinds of mixed population systems with participation of *R. esculenta* were identified: LE (3 localities), RE (1 locality), REL (6 localities). Relatively high occurrence of LR system may be explained by problems with exact species identification of green frogs in the field based on external morphological characters only. Significant differences in six characters were found between species. However, the variation in species markedly overlapped. In our opinion, such external morphological characters could not be used as reliable criteria for species identification (in Mordovia). A female *R. esculenta* with body size equal to 109 mm was collected. This is the maximum record for the species from European part of the former USSR.