

УДК 597.82

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕРОЙ ЖАБЫ, *BUFO BUFO BUFO* (LINNAEUS, 1758) НА ТЕРРИТОРИИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

© Г.А. Лада

Lada G.A. Geographic variation of the Common toad, *Bufo bufo bufo* (Linnaeus, 1758) of the Russian Plain territory. The variation of the common toad from Russian Plain was studied on the basis of the fourteen morphometric indicators and twenty ratios. Overall, the complicated character of geographic variation of the common toad from this region was motivated. Some trends of geographic variation on several ratios and significant sexual dimorphism on linear parameters were found. Sex makes the main contribution into the variability of linear parameters, but intra-group variation has the principal influence on the variation of ratios.

ВВЕДЕНИЕ

Серая, или обыкновенная жаба, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) – широко распространенный вид бесхвостых земноводных, ареал которого захватывает Европу, Западную и Восточную Сибирь [1, 2]. Внутривидовая систематика серой жабы, равно как и систематика надвидового комплекса, центральным членом которого является данный вид, остается во многом неясной. Однако не вызывает сомнения тот факт, что территорию Русской (Восточно-Европейской) равнины населяет номинативный подвид *Bufo bufo bufo*. Северная граница серой жабы в пределах данного региона с запада на восток проходит от Карелии через Архангельскую область и Республику Коми к северному Уралу. Южная граница тянется от дельты Днепра в Херсонской области через Запорожскую, Днепропетровскую, Донецкую, Харьковскую, Белгородскую, Воронежскую, Тамбовскую, Пензенскую, Ульяновскую и Саратовскую области к южному Уралу. Распространение вида связано преимущественно с лесной и лесостепной зонами, где он населяет достаточно увлажненные леса различного типа.

В пределах этой обширной территории популяции вида обитают в достаточно разнообразных биотопических и микроклиматических условиях, что позволяет предположить наличие географической изменчивости. Между тем никто не интересовался этим вопросом на данной территории применительно к серой жабе. В работах Е.М. Писанца [3, 4], посвященных проблемам таксономических взаимоотношений внутри комплекса серых жаб, дается морфометрическая характеристика двух популяций *Bufo bufo* из центральной Украины. Кроме того, в известной мне научной литературе имеется лишь скудная информация о длине тела серых жаб в отдельных областях – Рязанской [5] и Тамбовской [6].

Все это послужило основой для проведения данной работы.

Цель исследования – изучение географической изменчивости морфологических признаков серой жабы на территории Русской равнины.

Задачи исследования – изучение географической изменчивости линейных параметров и индексов про-

порциональности; выявление полового диморфизма; оценка влияния пола, выборки и внутригрупповой изменчивости на изучаемые параметры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили 270 половозрелых особей серой жабы (184 самца и 86 самок) из 16 мест Русской равнины из батрахологических коллекций Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) (ЗИН), Зоологического музея МГУ (ЗММГУ), Национального научно-природного музея НАН Украины (ННПМ), Института зоологии НАН Республики Беларусь (ИЗРБ) (табл. 1).

Были использованы 14 следующих линейных показателей [7–9].

L. (*Longitudo corporis*) – длина тела – расстояние между кончиком морды и центром клоакального отверстия.

F. (*Longitudo femoris*) – длина бедра – расстояние от центра клоакального отверстия до дистального конца бедра (измеряется на согнутой конечности).

T. (*Longitudo tibiae*) – длина голени (измеряется на согнутой конечности).

D. p. (*Digitus primus*) – длина первого (внутреннего) пальца задней конечности – расстояние от дистальной точки основания внутреннего пяточного бугра до конца пальца.

C. i. (*Callus internus*) – длина внутреннего пяточного бугра (измеряется по его основанию).

L. c. (*Longitudo capitis*) – длина головы – расстояние от кончика морды до края (верхней точки) затылочного отверстия.

Lt. c. (*Latitudo capitis*) – ширина головы – наибольшее расстояние между основаниями нижних челюстей.

Sp. oc. (*Spatium oculis*) – ширина рыла – расстояние между передними краями глазных отверстий.

D. r. o. (*Distantia rostri oculi*) – длина рыла – расстояние от кончика морды до переднего края глаза.

Lt. p. (*Latitudo palpebrae*) – наибольшая ширина верхнего века.

Sp. p. (*Spatium palpebralis*) – промежуток между веками – наименьшее расстояние между верхними веками.

Таблица 1

Объем использованного материала

№	Локалитеты выборок	Номера музейных коллекций	♂♂	♀♀	♂ + ♀
1	Калининградская обл., Багратионовск	ЗИН. 7048	–	9	9
2	Минская обл., Рум	ИЗРБ. 557, 558	14	–	14
3	Витебская обл., Бабиничи	ЗЗМГУ. 3111	17	–	17
4	Гомельская обл., Хвоенск	ИЗРБ. 584	15	–	15
5	Житомирская обл., Перга	ННПМ. 847	18	–	18
6	Винницкая обл., Винница	ННПМ. 2780	14	–	14
7	Киевская обл.	ННПМ. 287, 2780	11	5	16
8	Молдавия, Тирасполь	ЗИН. 5125	–	7	7
9	Карелия	ЗИН. 5221, 5672, 6048, 6049, 6065, 6630, 7147, 7148	13	9	22
10	Ленинградская обл.	ЗИН. 5321, 6311, 6569, 6749, 6856, 6992, 7140, 7346, 7347, 7348	17	7	24
11	Тверская обл., Валдай	ЗИН. 5999	–	7	7
12	Тверская обл., Едимново	ЗММГУ. 2667, 2784, 3142, 3670	17	22	39
13	Смоленская обл., Никитенки	ЗИН. 6910	–	6	6
14	Московская обл., Звенигородский р-н	ЗММГУ. 262	11	7	18
15	Московская обл., окрестности Москвы	ЗММГУ. 255, 260	27	7	34
16	Тульская обл.	ЗИН. 6288, 6289	10	–	10
Всего <i>Bufo bufo</i>			184	86	270

L. o. (Longitudo oculi) – длина глаза – наибольшая горизонтальная длина глаза.

Sp. n. (Spatium paris) – промежуток между ноздрями.

L. par. – длина паротиды.

Все промеры производились штангенциркулем на правой стороне тела фиксированных животных с точностью до 0,1 мм.

На основании этих линейных показателей рассчитывались следующие индексы пропорциональности (в общей сложности 20 индексов): L/T, L/Dp, L/Lc, L/Dro, F/T, T/Dp, Dp/Ci, Lc/Ltc, Lc/Dro, Lc/Lo, Lc/Lpar, Ltc/Spoc, Ltc/Spp, Ltc/Spn, Spoc/Spp, Spoc/Spn, Spoc/Dro, Ltp/Spp, Spp/Spn, Dro/Spn.

Статистическая обработка результатов производилась следующими методами. Подсчитывались стандартные статистические параметры: min – max, средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение. Характер распределения значений признаков в выборках определялся по критерию Колмогорова – Смирнова с поправкой Лиллифорса. Для изучения изменчивости выборочных совокупностей линейных показателей был использован канонический дискриминантный анализ. Множественные сравнения между выборками проводились с применением критерия Ньюмана – Кейлса. Для выявления вероятного полового диморфизма в выборках использован непараметрический тест Манна – Уитни. Для определения влияния различных факторов (пола, выборки, внутригрупповой изменчивости) на полученные результаты применен модуль «Variance components», в основе которого лежит дисперсионный анализ. Все расчеты производились с помощью стандартных программ (Microsoft Excel 2002, Statistica 6.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты канонического дискриминантного анализа совокупности 14 линейных показателей серой жабы представлены на рис. 1.

На рис. 1 видно, что для вида характерен резко выраженный половой диморфизм: показатели подавляющего большинства выборок самцов и самок располагаются в разных зонах графика. Исключением являются самки из выборки 1 (Калининградская область), которые по своим линейным показателям ближе к самцам, чем к самкам из других выборок. К сожалению, для полноты картины в моем материале не хватает репрезентативной выборки самцов из Калининградской области.

При анализе изменчивости самцов *Bufo bufo* являются следующие особенности. Близки друг другу показатели жаб с северо-запада региона (выборки 9 и 10), а также из географически близких выборок 4 (Гомельская область) и 5 (Житомирская область). В одной зоне графика, хотя и различаясь между собой, располагаются показатели самцов из соседних выборок 12, 14 и 15 (Тверская и Московская области). Вместе с тем, географически близкие выборки 6 (Винницкая область) и 7 (Киевская область) заметно различаются.

Для самок серой жабы, помимо уже упомянутой обособленности особей из самой западной калининградской популяции, можно отметить следующее. Показатели самок из выборок 14 и 15 (Московская область), как и у самцов, лежат в одной и той же зоне графика, а ближе всех к ним располагается показатель выборки 12 (Тверская область). Показатели самок из северо-западных выборок (9 и 10) различаются заметно больше, чем показатели самцов.

При анализе географической изменчивости индексов серой жабы с помощью критерия Ньюмана – Кейлса наиболее многочисленные достоверные различия между популяциями обнаружены по индексам L/T и Ltc/Spoc (табл. 2–5). Результаты анализа этих показателей представлены в табл. 6, 7 и на рис. 2, 3.

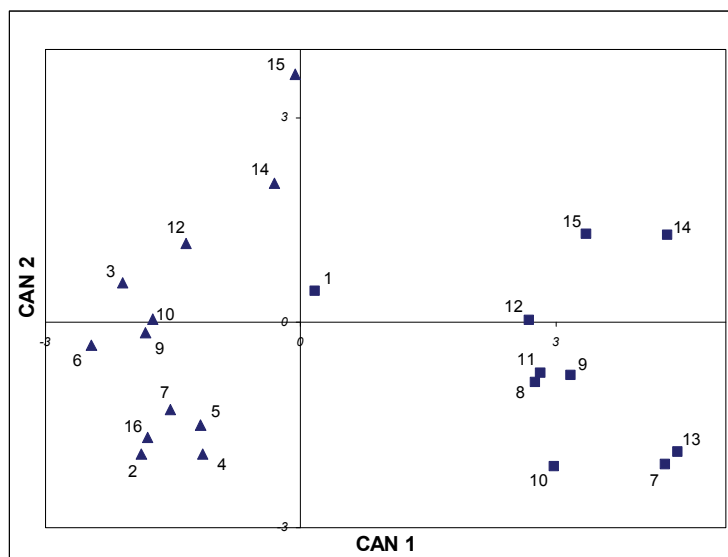


Рис. 1. Результаты канонического дискриминантного анализа выборочных совокупностей размерных показателей серой жабы. Номера выборок – как в таблице 1. ▲ самцы, ■ самки

Таблица 2

Уровень различий (критерий Ньюмана – Кейлса) по индексу L/T между самцами из разных выборок серой жабы (жирным шрифтом выделены достоверные различия)

№№ выборки	2	3	4	5	6	7	9	10	12	14	15	16
2		0.000	0.179	0.246	0.004	0.037	0.002	0.001	0.000	0.000	0.000	0.344
3	0.000		0.014	0.042	0.663	0.299	0.652	0.545	0.577	0.548	0.004	0.013
4	0.179	0.014		0.864	0.151	0.444	0.112	0.072	0.000	0.002	0.000	0.961
5	0.246	0.042	0.864		0.181	0.330	0.178	0.143	0.002	0.008	0.000	0.641
6	0.004	0.663	0.151	0.181		0.428	0.795	0.853	0.266	0.407	0.000	0.114
7	0.037	0.299	0.444	0.330	0.428		0.543	0.543	0.052	0.114	0.000	0.320
9	0.002	0.652	0.112	0.178	0.795	0.543		0.782	0.327	0.448	0.000	0.092
10	0.001	0.545	0.072	0.143	0.853	0.543	0.782		0.376	0.450	0.001	0.062
12	0.000	0.577	0.000	0.002	0.266	0.052	0.327	0.376		0.690	0.016	0.000
14	0.000	0.548	0.002	0.008	0.407	0.114	0.448	0.450	0.690		0.014	0.002
15	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.016	0.014		0.000
16	0.344	0.013	0.961	0.641	0.114	0.320	0.092	0.062	0.000	0.002	0.000	

Таблица 3

Уровень различий (критерий Ньюмана – Кейлса) по индексу Ltc/Spos между самцами из разных выборок серой жабы (жирным шрифтом выделены достоверные различия)

№№ выборки	2	3	4	5	6	7	9	10	12	14	15	16
2		0.539	0.885	0.738	0.690	0.776	0.638	0.717	0.194	0.000	0.000	0.962
3	0.539		0.567	0.898	0.891	0.818	0.951	0.710	0.506	0.000	0.000	0.568
4	0.885	0.567		0.656	0.682	0.593	0.601	0.726	0.223	0.000	0.000	0.980
5	0.738	0.898	0.656		0.899	0.733	0.716	0.953	0.624	0.000	0.000	0.823
6	0.690	0.891	0.682	0.899		0.863	0.940	0.932	0.676	0.000	0.000	0.740
7	0.776	0.818	0.593	0.733	0.863		0.760	0.909	0.478	0.000	0.000	0.886
9	0.638	0.951	0.601	0.716	0.940	0.760		0.986	0.753	0.000	0.000	0.707
10	0.717	0.710	0.726	0.953	0.932	0.909	0.986		0.554	0.000	0.000	0.754
12	0.194	0.506	0.223	0.624	0.676	0.478	0.753	0.554		0.001	0.000	0.204
14	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001		0.007	0.000
15	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007		0.000
16	0.962	0.568	0.980	0.823	0.740	0.886	0.707	0.754	0.204	0.000	0.000	

Таблица 4

Уровень различий (критерий Ньюмана – Кейлса) по индексу L/T между самками из разных выборок серой жабы (жирным шрифтом выделены достоверные различия)

№ выборка	1	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1		0.525	0.832	0.264	0.787	0.136	0.242	0.359	0.035	0.240
7	0.525		0.977	0.107	0.983	0.037	0.170	0.191	0.007	0.083
8	0.832	0.977		0.116	0.853	0.033	0.264	0.240	0.005	0.082
9	0.264	0.107	0.116		0.137	0.784	0.788	0.646	0.550	0.811
10	0.787	0.983	0.853	0.137		0.044	0.263	0.259	0.008	0.103
11	0.136	0.037	0.033	0.784	0.044		0.678	0.674	0.511	0.673
12	0.242	0.170	0.805	0.788	0.263	0.678		0.845	0.361	0.805
13	0.359	0.191	0.240	0.646	0.259	0.674	0.845		0.388	0.763
14	0.035	0.007	0.005	0.550	0.008	0.511	0.361	0.388		0.526
15	0.240	0.083	0.082	0.811	0.103	0.673	0.805	0.763	0.526	

Таблица 5

Уровень различий (критерий Ньюмана – Кейлса) по индексу Ltc/Spos между самками из разных выборок серой жабы (жирным шрифтом выделены достоверные различия)

№ выборка	1	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1		0.011	0.549	0.611	0.068	0.057	0.882	0.011	0.024	0.028
7	0.773		0.523	0.738	0.183	0.136	0.593	0.045	0.010	0.023
8	0.549	0.523		0.919	0.396	0.275	0.470	0.150	0.002	0.006
9	0.611	0.738	0.919		0.307	0.153	0.578	0.127	0.002	0.006
10	0.068	0.183	0.396	0.307		0.974	0.076	0.461	0.000	0.000
11	0.057	0.136	0.275	0.153	0.974		0.059	0.720	0.000	0.000
12	0.882	0.593	0.470	0.578	0.076	0.059		0.013	0.029	0.050
13	0.011	0.045	0.150	0.127	0.461	0.720	0.013		0.000	0.000
14	0.024	0.010	0.002	0.002	0.000	0.000	0.029	0.000		0.658
15	0.028	0.023	0.006	0.006	0.000	0.000	0.050	0.000	0.658	

Таблица 6

Индекс L/T в различных популяциях серой жабы

№	Локалитеты выборок	♂♂			♀♀		
		lim	X	SD	lim	X	SD
1	Калининградская обл., Багратионовск	–	–	–	2.73–2.93	2.85	0.07
2	Минская обл., Рум	2.30–2.79	2.47	0.13	–	–	–
3	Витебская обл., Бабиничи	2.49–2.89	2.70	0.09	–	–	–
4	Гомельская обл., Хвоенск	2.38–2.69	2.53	0.10	–	–	–
5	Житомирская обл., Перга	2.37–2.71	2.56	0.09	–	–	–
6	Винницкая обл., Винница	2.51–3.01	2.64	0.15	–	–	–
7	Киевская обл.	2.52–2.76	2.60	0.07	2.60–2.98	2.80	0.15
8	Молдавия, Тирасполь	–	–	–	2.61–2.93	2.79	0.11
9	Карелия	2.52–2.80	2.65	0.10	2.79–3.08	2.98	0.09
10	Ленинградская обл.	2.48–2.95	2.67	0.13	2.58–2.98	2.80	0.15
11	Тверская обл., Валдай	–	–	–	2.88–3.33	3.03	0.15
12	Тверская обл., Едимново	2.51–3.06	2.74	0.15	2.62–3.20	2.93	0.15
13	Смоленская обл., Никитенки	–	–	–	2.77–3.09	2.95	0.13
14	Московская обл., Звенигородский р-н	2.54–2.91	2.72	0.11	2.91–3.42	3.08	0.19
15	Московская обл., окрестности Москвы	2.19–3.11	2.86	0.18	2.84–3.20	3.00	0.13
16	Тульская обл.	2.42–2.90	2.53	0.14	–	–	–

Таблица 7

Индекс Ltc/Spoc в различных популяциях серой жабы

№	Локалитеты выборки	♂♂			♀♀		
		lim	X	SD	lim	X	SD
1	Калининградская обл., Багратионовск	—	—	—	1.17–1.44	1.31	0.08
2	Минская обл., Рум	1.03–1.48	1.22	0.11	—	—	—
3	Витебская обл., Бабиничи	1.09–1.53	1.28	0.12	—	—	—
4	Гомельская обл., Хвостенск	1.01–1.32	1.22	0.08	—	—	—
5	Житомирская обл., Перга	1.14–1.44	1.27	0.09	—	—	—
6	Винницкая обл., Винница	1.11–1.52	1.29	0.12	—	—	—
7	Киевская обл.	1.14–1.45	1.28	0.09	1.27–1.43	1.36	0.06
8	Молдавия, Тирасполь	—	—	—	1.05–1.45	1.23	0.15
9	Карелия	1.02–1.74	1.34	0.22	1.15–1.45	1.33	0.10
10	Ленинградская обл.	1.14–1.47	1.31	0.11	1.25–1.52	1.41	0.10
11	Тверская обл., Валдай	—	—	—	1.13–1.56	1.35	0.15
12	Тверская обл., Едимново	1.11–1.45	1.28	0.10	1.03–1.32	1.19	0.08
13	Смоленская обл., Никитенки	—	—	—	1.08–1.41	1.26	0.15
14	Московская обл., Звенигородский р-н	1.12–1.55	1.36	0.13	1.19–1.52	1.31	0.13
15	Московская обл., окрестности Москвы	1.03–1.50	1.22	0.12	1.06–1.34	1.22	0.09
16	Тульская обл.	1.12–1.30	1.21	0.07	—	—	—

Таблица 8

Половой диморфизм в популяциях серой жабы (Z – непараметрический критерий Манна – Уитни;
p – уровень значимости; н. д. – недостоверные различия)

№	Признак	Выборка											
		Киевская обл.		Карелия		Ленинград. обл.		Тверская обл., Едимново		Московская обл., Звен. р-н		Окрестности Москвы	
		Z	p	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p	Z	p
1	L	3,12	0,01	3,91	0,001	3,78	0,001	4,90	0,001	3,60	0,001	3,49	0,001
2	F	3,12	0,01	3,24	0,001	3,49	0,001	4,11	0,001	2,88	0,01	2,31	0,05
3	T	3,12	0,01	2,68	0,01	3,37	0,001	4,05	0,001	3,26	0,001	1,86	н. д.
4	Dp	2,89	0,01	1,77	н. д.	2,96	0,01	3,22	0,001	0,47	н. д.	0,73	н. д.
5	Ci	3,13	0,01	2,22	0,05	3,20	0,001	4,41	0,001	2,40	0,05	2,86	0,01
6	Lc	3,12	0,01	3,84	0,001	3,78	0,001	4,59	0,001	3,50	0,001	2,99	0,01
7	Ltc	3,12	0,01	3,91	0,001	3,78	0,001	4,96	0,001	3,96	0,001	3,40	0,001
8	Spoc	3,13	0,01	3,88	0,001	3,63	0,001	5,15	0,001	3,37	0,001	3,50	0,001
9	Dro	3,07	0,01	3,58	0,001	3,79	0,001	3,90	0,001	3,31	0,001	0,41	н. д.
10	Ltp	3,14	0,01	3,61	0,001	3,79	0,001	4,54	0,001	3,82	0,001	3,46	0,001
11	Spp	3,13	0,01	3,11	0,01	3,48	0,001	3,73	0,001	3,33	0,001	3,32	0,001
12	Lo	3,00	0,01	3,04	0,01	3,79	0,001	4,26	0,001	2,90	0,01	3,27	0,001
13	Spn	3,13	0,01	3,85	0,001	3,80	0,001	4,90	0,001	4,02	0,001	3,51	0,001
14	Par	3,12	0,01	2,81	0,01	3,57	0,001	4,82	0,001	3,45	0,001	3,22	0,001
15	L/T	2,55	0,01	3,84	0,001	2,06	0,05	3,46	0,001	2,07	0,05	3,40	0,001
16	L/Dp	2,89	0,01	3,24	0,001	2,19	0,05	3,77	0,001	3,66	0,001	3,49	0,001
17	L/Lc	0,62	н. д.	0,03	н. д.	1,75	н. д.	3,23	0,001	0,19	н. д.	2,13	0,05
18	L/Dro	0,28	н. д.	1,84	н. д.	1,49	н. д.	2,69	0,01	0,32	н. д.	3,49	0,001
19	F/T	0,96	н. д.	2,50	0,01	0,03	н. д.	1,22	н. д.	1,43	н. д.	1,31	н. д.
20	T/Dp	1,64	н. д.	1,17	н. д.	0,03	н. д.	2,12	0,05	2,83	0,01	1,40	н. д.
21	Dp/Ci	2,66	0,01	0,77	н. д.	0,67	н. д.	3,22	0,001	2,19	0,05	2,76	0,05
22	Lc/Ltc	0,85	н. д.	1,84	н. д.	1,94	н. д.	3,97	0,001	2,62	0,01	2,58	0,01
23	Lc/Dro	0,28	н. д.	1,97	0,05	2,19	0,05	0,99	н. д.	0,36	н. д.	2,58	0,01
24	Lc/Lo	0,85	н. д.	2,30	0,05	0,98	н. д.	1,81	н. д.	0,00	н. д.	2,58	0,01
25	Lc/Par	1,76	н. д.	0,23	н. д.	2,00	0,05	2,80	0,01	0,66	н. д.	0,95	н. д.
26	Ltc/Spoc	1,53	н. д.	0,17	н. д.	1,05	н. д.	1,40	н. д.	1,66	н. д.	1,04	н. д.
27	Ltc/Spp	0,40	н. д.	0,50	н. д.	1,49	н. д.	1,76	н. д.	0,62	н. д.	0,50	н. д.
28	Ltc/Spn	0,62	н. д.	2,30	0,05	2,70	0,01	0,45	н. д.	0,53	н. д.	1,22	н. д.
29	Spoc/Spp	0,06	н. д.	1,64	н. д.	0,54	н. д.	2,63	0,01	0,15	н. д.	0,68	н. д.
30	Spoc/Spn	1,98	н. д.	2,50	0,01	0,60	н. д.	0,24	н. д.	1,30	н. д.	0,14	н. д.
31	Spoc/Dro	1,64	н. д.	2,37	0,05	1,75	н. д.	4,42	0,001	0,30	н. д.	3,49	0,001
32	Ltp/Spp	0,85	н. д.	0,10	н. д.	1,49	н. д.	1,42	н. д.	1,34	н. д.	0,64	н. д.
33	Spp/Spn	0,85	н. д.	0,23	н. д.	0,13	н. д.	2,31	0,05	0,23	н. д.	0,82	н. д.
34	Dro/Spn	0,62	н. д.	0,50	н. д.	1,81	н. д.	3,81	0,001	1,60	н. д.	3,22	0,001

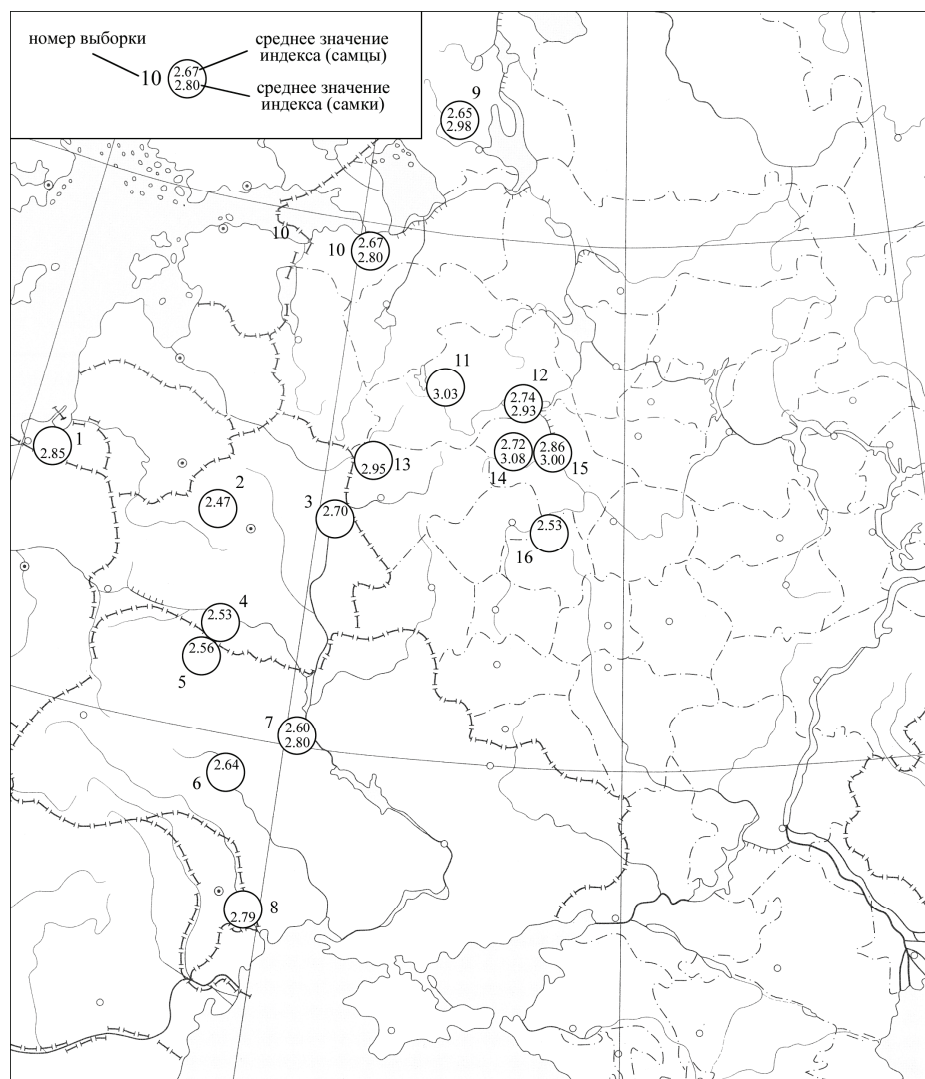


Рис. 2. Средние значения индекса L/T в различных популяциях серой жабы

Рис. 2 демонстрирует наличие довольно заметных направлений географической изменчивости индекса L/T у самцов серой жабы. Наименьший средний показатель имеют самцы жаб из выборки 2 (Минская область). Отсюда показатели самцов возрастают к югу (в ряду выборок 4, 5, 7, 6, 8), северу (выборки 9 и 10) и востоку (выборки 3, 14, 12, 15) Русской равнины. Только выборка самцов из Тульской области (16) выпадает из этой закономерности: низкий показатель индекса L/T сближает эту выборку с наиболее западными в нашем материале. Среди самок большие значения индекса характерны для жаб из центральных районов (выборки 11–15). Напротив, жабы из южных районов (выборки 7, 8) и областей с атлантическим климатом (выборки 1, 10) имеют сравнительно низкие показатели.

Географическая изменчивость средних значений индекса L_{tc}/S_{pro} в выборках самцов серой жабы (рис. 3) в чем-то сходна с таковой для индекса L/T. Показатели самцов возрастают к югу (в ряду выборок 2, 4, 5, 7, 6, 8) и северу (в ряду выборок 2, 10 и 9) от минской попу-

ляции. Однако в направлении к востоку показатели сначала возрастают (в ряду выборок 2, 3, 14), а затем резко падают (выборки 12, 15, 16). В распределении средних значений этого индекса у самок не прослеживается отчетливых тенденций. Обращает на себя внимание исключительная пестрота средних показателей индекса у жаб (как самцов, так и самок) в центре Русской равнины (выборки 11–16).

Анализ полового диморфизма в шести популяциях серой жабы дал следующие результаты (табл. 8). Во всех популяциях выявлены достоверные различия между полами по подавляющему большинству линейных параметров. Этого следовало ожидать, исходя из значительных различий между самцами и самками по абсолютным размерам тела. Половой диморфизм по индексам пропорциональности встречается гораздо реже. Выявлены только два индекса – L/T и L/Dp, по которым самцы и самки достоверно отличаются во всех выборках.

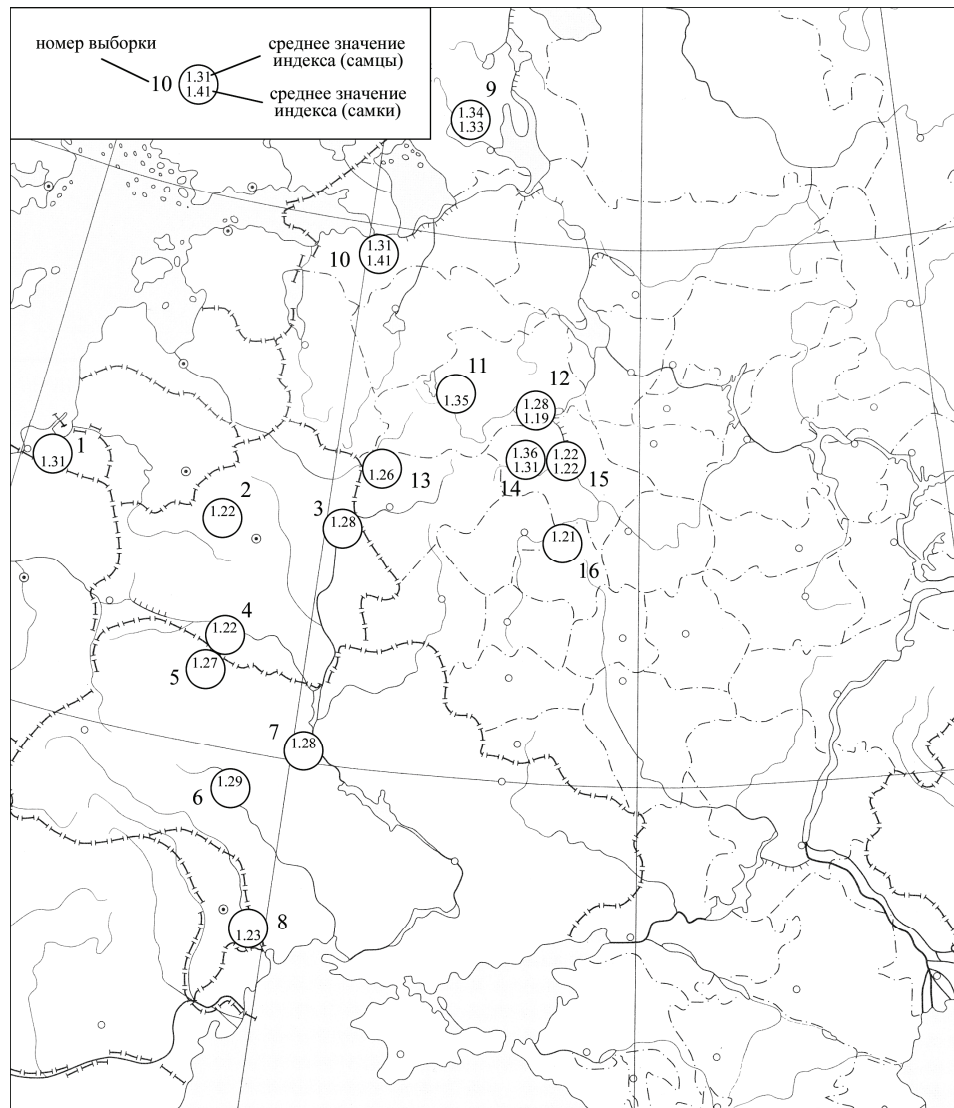


Рис. 3. Средние значения индекса Ltc/Spoc в различных популяциях серой жабы

Наиболее резко половой диморфизм по индексам пропорциональности выражен у жаб из Тверской области (Едимново): достоверные различия выявлены по 12 индексам. Затем следуют выборки из окрестностей Москвы (10 индексов), Карелии (8 индексов), Московской и Ленинградской областей (по 5 индексов). В наименьшей степени половой диморфизм выражен у жаб из Киевской области: достоверные различия выявлены лишь по трем индексам.

На рис. 4 показаны результаты анализа вклада различных факторов в изменчивость линейных показателей серой жабы. Как и предполагалось, наибольший вклад в изменчивость почти всех параметров вносит пол. В большинстве случаев его влияние превышает (часто значительно) суммарный вклад всех остальных факторов. Исключение составляет длина первого (внутреннего) пальца задней конечности: по этому признаку вклад пола меньше, чем вклад внутригрупповой

изменчивости. Последний фактор (внутригрупповая изменчивость) является вторым по значимости вклада. Вклад выборки, а также совместный вклад пола и выборки, как правило, не играют решающей роли, а нередко совсем отсутствуют.

Иная картина имеет место при анализе вклада различных факторов в изменчивость индексов *Bufo bufo* (рис. 5). Пол вносит решающий вклад в изменчивость только двух признаков – L/Dp и L/T (существенно его влияние также на индексы Spoc/Dro, Lc/Ltc, Dro/Spn), в остальных случаях наибольшее значение имеет внутригрупповая изменчивость. По индексу Ltc/Spoc наибольший и равный вклад вносят внутригрупповая изменчивость и выборка. Последний из перечисленных факторов (выборка) также вносит существенный вклад в изменчивость индексов Spoc/Spn, Ltp/Sp, T/Dp, Ltc/Sp и некоторых других.

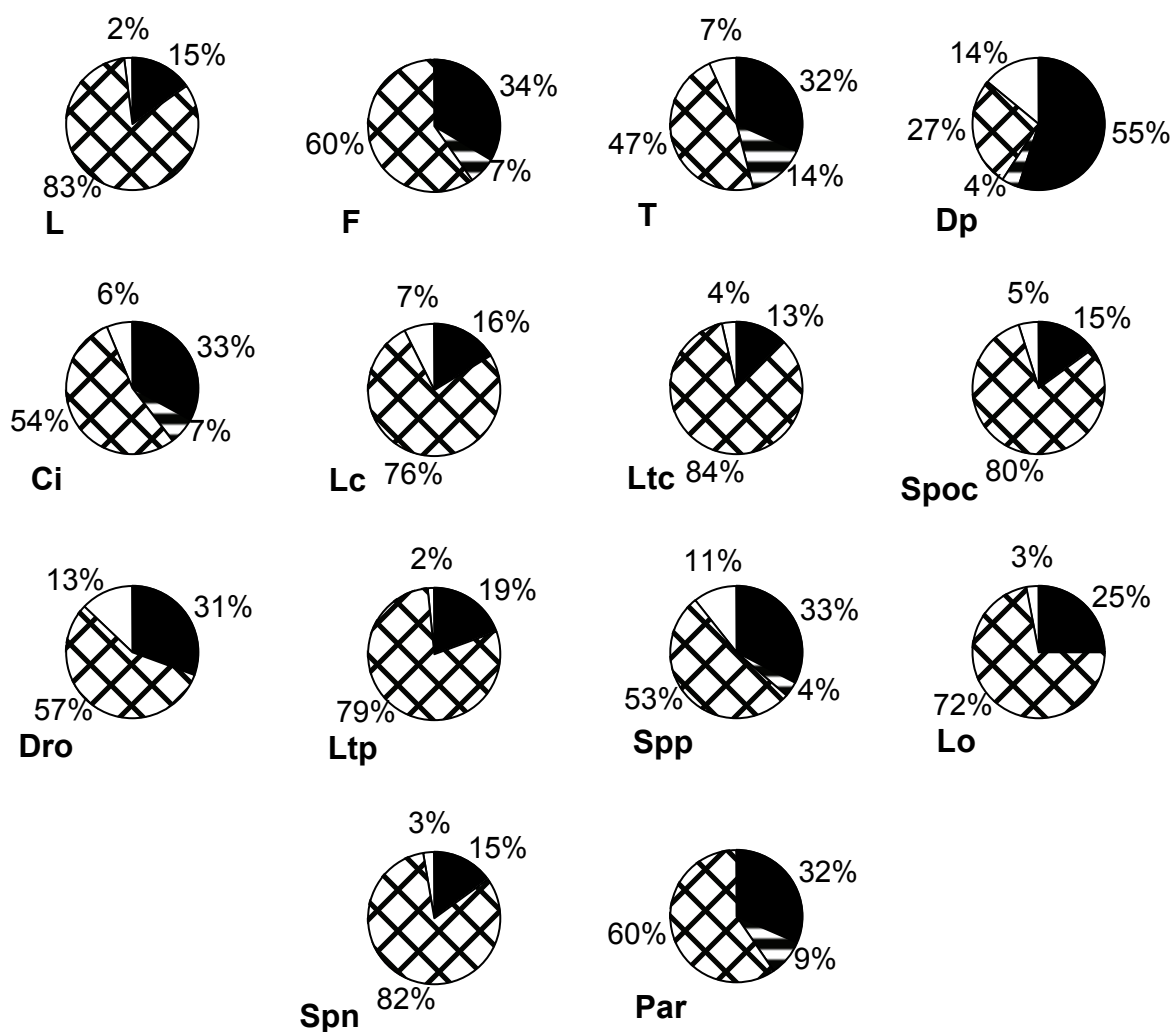
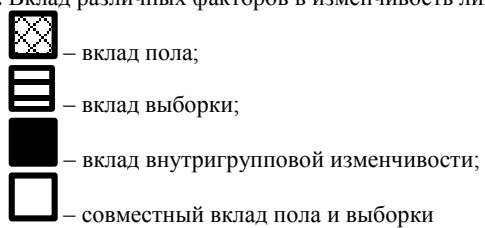


Рис. 4. Вклад различных факторов в изменчивость линейных показателей серой жабы:



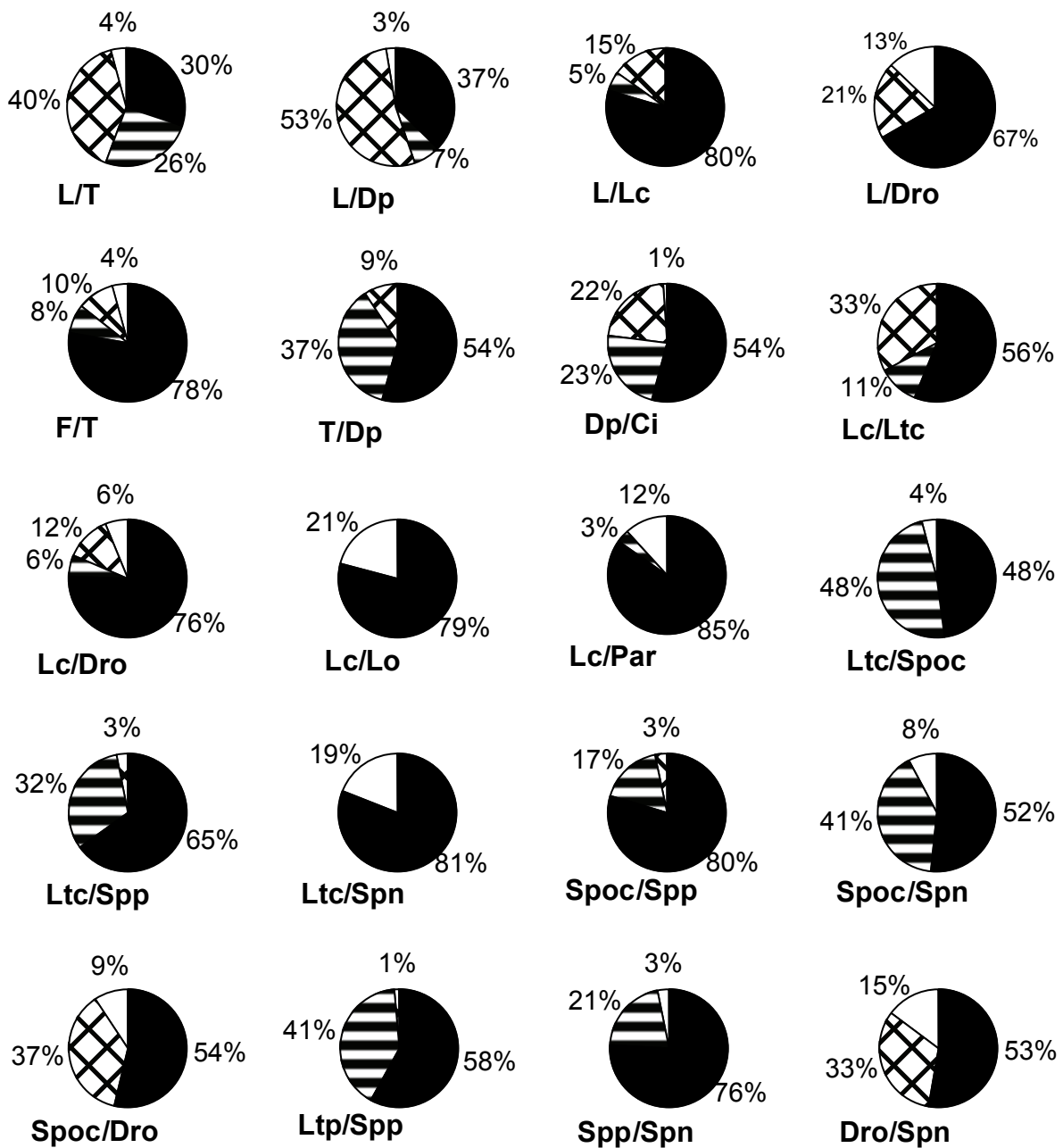
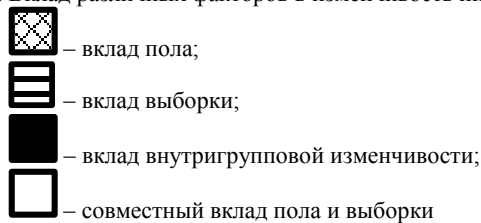


Рис. 5. Вклад различных факторов в изменчивость индексов серой жабы:



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования обнаружена значительная географическая изменчивость всех использованных внешних морфологических признаков серой жабы в пределах Русской равнины. Отмечены некоторые направления географической изменчивости

по некоторым индексам. В ряде случаев обнаружено сходство между выборками, представляющими географически близкие популяции, обитающие в сходных условиях среды. В то же время, в других случаях наблюдается сложная и пестрая картина географической изменчивости, в которой различия между выборками из соседних мест могут превышать таковые между гео-

графически отдаленными выборками. С помощью разных методов статистической обработки результатов выявлен резкий половой диморфизм по размерным показателям; различия между полами по индексам пропорциональности встречаются гораздо реже. Установлено, что решающий вклад в изменчивость большинства размерных показателей вносит пол особей, а в изменчивость индексов – внутригрупповая изменчивость.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л.* Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М., 1998. 576 с.
2. *Кузьмин С.Л.* Земноводные бывшего СССР. М., 1999. 298 с.
3. *Писанец Е.М.* Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые теоретические и практические проблемы систематики. Сообщение 1 // Вестн. зоологии. 2001. Т. 35. № 5. С. 37-44.
4. *Писанец Е.М.* Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые теоретические и практические проблемы систематики. Сообщение 2 // Вестн. зоологии. 2002. Т. 36. № 1. С. 61-68.
5. *Панченко И.М.* Некоторые черты нерестового поведения прудовой лягушки и серой жабы // Материалы 3 Всесоюз. конф. по поведению животных. М., 1983. Т. 2. С. 278-280.
6. *Лада Г.А.* О размножении и развитии серой жабы и остромордой лягушки под Тамбовом // Автореф. докл. 7 Всесоюз. герпетологической конф. Киев, 1989. С. 136-137.
7. *Терентьев П.В.* Лягушка. М., 1950. 346 с.
8. *Писанец Е.М.* Основные направления в исследовании р. *Bufo* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 46-72.
9. *Таращук С.В.* Схема морфометрической обработки представителей семейства настоящих лягушек (*Ranidae*) // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 73-74.

БЛАГОДАРНОСТИ:

Выражаю искреннюю благодарность за неоцененную помощь в проведении работы Н.Б. Ананьевой, Л.Я. Боркину, Л.К. Иогансен, К.Д. Мильто (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), М.Ю. Гильденкову (Смоленский государственный педагогический университет), Е.А. Дунаеву, Р.А. Назарову, В.Ф. Орловой (Зоологический музей Московского государственного университета), Е.В. Корзуну, Р.В. Новицкому (Институт зоологии НАН Республики Беларусь, Минск), А.Г. Ладе (Санкт-Петербургский государственный университет), С.Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург), Е.М. Писанцу, В.И. Радченко, В.Ю. Реминному (Национальный научно-природный музей НАН Украины, Киев).

Работа проводилась при поддержке РФФИ (гранты №№ 05-04-48403, 05-04-48815), а также гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ № 1647.2003.4).

Поступила в редакцию 14 февраля 2006 г.