

БЛАГОДАРНОСТИ: Авторы благодарят Г.А. Ладу (Тамбов) и С.Н. Литвинчука (Санкт-Петербург) за помощь в идентификации видов комплекса зеленых лягушек. Таксономические объекты из рациона зеленых лягушек определены при участии И.В. Исаевой (Самара), И.В. Дюжаевой (Самара) и В.Ф. Феоктистова (Тольятти).

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Kuzovenko A.E., Faizulin A.I. ON FEEDING OF WATER FROGS (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) IN REL-POPULATION SYSTEM IN SAMARA PROVINCE

Data on the feeding of water frogs in the REL-population system in the Middle Volga region are given in the paper. Differences in taxonomic composition and share of water and land preys show that species of water frogs differs on hunting strategy and using of trophy stations.

Ключевые слова: feeding; water frogs; Samara Province.

УДК 597.6, 598.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ (ANURA) РУССКОЙ РАВНИНЫ

© Г.А. Лада

Ключевые слова: изменчивость; бесхвостые земноводные; Anura; Русская равнина.

Изучена изменчивость внешних морфологических признаков 9 видов бесхвостых земноводных (Anura) Русской равнины. Анализируются географические, внутривидовые аспекты изменчивости и половой диморфизм.

ВВЕДЕНИЕ

Бесхвостые земноводные играют важную роль в трофических связях экосистем и оказывают существенное влияние на процессы, протекающие в биосфере. Поэтому решение любых вопросов, связанных с их современными ареалами, а также с естественными и антропогенными условиями, в которых эти животные изменяют свои морфологические и генетические показатели, имеет большое значение не только для теоретической, но и для практической биологии.

Русская равнина – это огромная территория, захватывающая ряд природных зон – от тундры до пустыни. Она характеризуется значительным разнообразием физико-географических условий и многочисленными фрагментированными (лесными и степными) ландшафтами. Это объясняется как естественными причинами (например, лесостепным характером местности в южной половине), так и антропогенным влиянием (интенсивным сведением лесов и степей, начиная с XVIII в.). В регионе находится значительная часть ареалов 9 видов Anura. Это позволяет получить сравнительный материал по их изменчивости в различных условиях. Вместе с тем регион характеризуется отсутствием серьезных географических барьеров, препятствующих свободному расселению видов.

Цель работы – комплексный анализ изменчивости модельных видов бесхвостых земноводных Русской равнины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования и сбор материала осуществлялись в течение 32 лет (1982–2013) в 31 административно-территориальном регионе России, Украины, Белоруссии и Молдовы.

Использованы собственные сборы, включающие более 2500 экземпляров 10 видов амфибий, и коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург),

Зоологического музея Московского государственного университета, Национального научно-природного музея НАН Украины (Киев), Музея природы Харьковского национального университета, Научно-природного центра НАН Беларуси по биоресурсам (Минск), зоологического музея Тамбовского государственного университета.

Изучены морфометрические признаки 2776 экземпляров 9 видов бесхвостых амфибий. В качестве сравнительного материала использованы 178 особей желтобрюхой жерлянки – вида, встречающегося за пределами Русской равнины. Измерялись 15 показателей: L, F, T, Dp, Ci, Lc, Ltc, Spoc, Dro, Ltp, Spp, Lo, Ltym, Spn, Lpar [4–6], на их основе рассчитан 21 индекс пропорциональности.

Для статистической обработки результатов применялись: стандартные параметры (min–max, средняя арифметическая, SD); критерий Колмогорова–Смирнова с поправкой Лиллифорса; канонический дискриминантный анализ; критерий Ньюмана–Кейлса; непараметрический тест Манна–Уитни; модуль «Variance components», в основе которого лежит дисперсионный анализ. Расчеты проводились с помощью программ Microsoft Excel 2002, Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Канонический дискриминантный анализ размерных показателей 9 видов Anura показал невозможность диагностики внутривидовых форм этим методом. В качестве примера можно привести внутривидовую изменчивость линейных показателей самцов двух видов жерлянок – краснобрюхой *Bombina bombina* и желтобрюхой *B. variegata* (рис. 1). Если показатели разных видов образуют на графике два изолированных и удаленных друг от друга «облака», то изменчивость в пределах каждого вида носит сложный характер. Показатели турецкой *B. b. arifiensis* (1) и дунайской *B. b. danubialis* (2–7), в целом, находятся в пределах изменчивости *B. b. bombina*. Подобная закономерность отмечена и для

желтобрюхой жерлянки: изменчивость самцов *B. v. scabra* (33) и *B. v. variegata* (30–32) сильно перекрывалась. Между тем подвиды обоих видов жерлянок, как правило, хорошо различаются по размеру генома [7].

У большинства видов (6 из 9) наблюдается сложная картина изменчивости размерных признаков. Различия между выборками из соседних мест нередко выше, чем между географически отдаленными популяциями. Но у ряда видов (*Bufo bufo*, *Rana lessonae*, *R. arvalis*) удалось

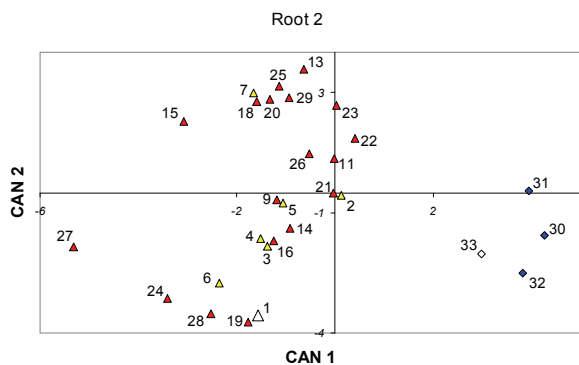


Рис. 1. Результаты канонического дискриминантного анализа выборочных совокупностей размерных показателей самцов двух видов жерлянок: белый треугольник – *B. b. arifien-sis*, желтые треугольники – *B. b. danubialis*, красные треугольники – *B. b. bombina*; синие ромбы – *B. v. variegata*, белый ромб – *B. v. scabra*

выявить некоторые закономерности географической изменчивости. Показатели географически близких популяций этих видов, как правило, сходны между собой. Например, средние показатели *B. bufo* (рис. 2) внутри регионов (северо-запада (выборки 9, 10), запада (4, 5) и центра (12, 14, 15)) ближе, чем у жаб из разных регионов [1].

Анализ географической изменчивости индексов пропорциональности дал сходные результаты. Например, индекс L/T позволяет различать два вида жерлянок (рис. 3), но не разделяет подвиды, особенно у *B. bombina*. Различия между выборками из соседних мест нередко выше, чем между географически отдаленными выборками.

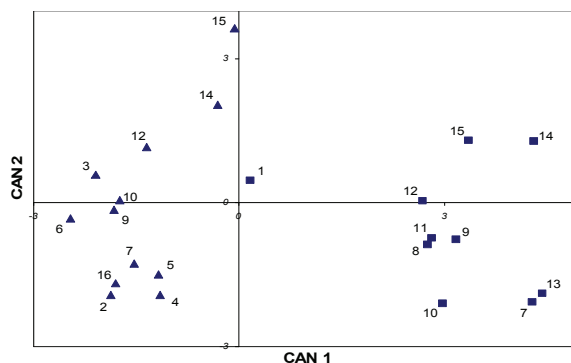


Рис. 2. Результаты канонического дискриминантного анализа выборочных совокупностей размерных показателей серой жабы: ▲ – самцы, ■ – самки

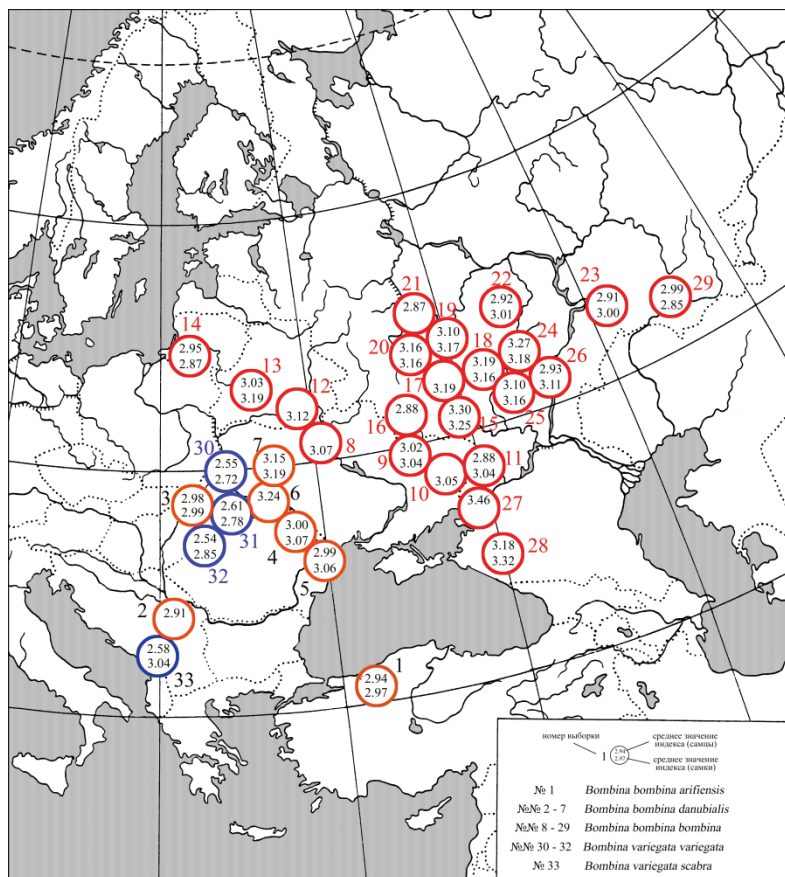


Рис. 3. Средние значения индекса L/T в различных популяциях жерлянок

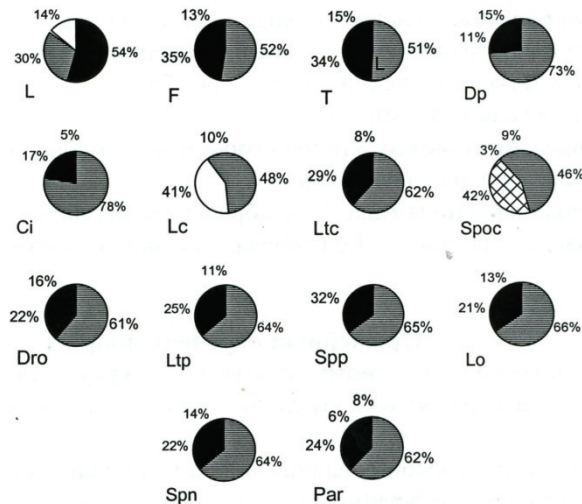


Рис. 4. Вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей зеленой жабы: ▨ – фактор пола; ▩ – межпопуляционная изменчивость; ■ – внутривидовая изменчивость; □ – совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости

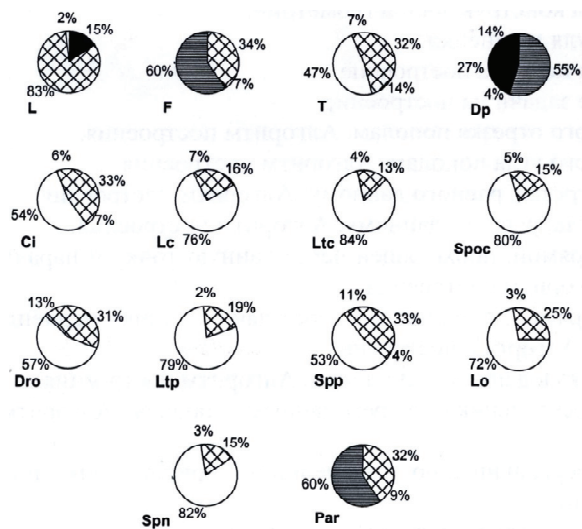


Рис. 5. Вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей серой жабы: ▨ – фактор пола; ▩ – межпопуляционная изменчивость; ■ – внутривидовая изменчивость; □ – совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости

Для ряда видов (*B. bufo*, *Rana esculenta*, *R. arvalis*, *R. temporaria*) удалось выявить направления географической изменчивости отдельных индексов. Так, самцы *B. bufo* демонстрируют заметную клинальную изменчивость индекса L/T: наименьший средний показатель имеют самцы жаб из самой западной выборки (Минская область); показатели возрастают к югу, северу и востоку Русской равнины [1].

Резкий половой диморфизм по размерным признакам выявлен во всех популяциях серой жабы [1]. Для зеленых (комплекс *R. esculenta*) и остромордой лягушек характерна пестрая картина: в одних популяциях различия между полами по линейным параметрам выражены хорошо, в других – плохо или совсем не выра-

жены. Для остальных видов Апуга половой диморфизм по размерным показателям не слишком характерен.

Половой диморфизм по индексам пропорциональности встречается сравнительно редко. Лишь индекс L/T достоверно различается у самцов и самок большинства видов.

Наибольший вклад в изменчивость большинства морфометрических признаков 8 из 9 изученных видов Апуга вносит внутривидовая изменчивость. У чесночницы она дает 100 % вклад по всем параметрам. Вторым по важности фактором является межпопуляционная изменчивость. Типичный пример – вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей зеленой жабы (рис. 4).

Фактор пола вносит главный вклад в изменчивость размерных показателей серой жабы (рис. 5) [1], существенно влияет на изменчивость морфометрических признаков прудовой и съедобной лягушек [2–3]. Его вклад в изменчивость других видов Апуга невелик.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменчивость внешних морфологических признаков у всех изученных видов бесхвостых земноводных носит сложный характер. Эти признаки непригодны для диагностики подвидовых различий у *Bombina bombina* и *Bufo viridis*. Выявлены отдельные закономерности изменчивости по некоторым признакам у ряда видов: большее сходство размерных показателей географически близких популяций, чем при сравнении выборок из различных частей региона; наличие клинальной изменчивости отдельных индексов. В то же время во многих случаях географически близкие выборки одного вида отличаются сильнее, чем географически отдаленные. Половой диморфизм лучше выражен по размерным показателям, чем по индексам. Главный вклад в изменчивость большинства признаков у большей части видов вносит внутривидовая изменчивость.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лада Г.А. Географическая изменчивость серой жабы, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) на территории Русской равнины // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. Тамбов, 2006. Т. 11. Вып. 2. С. 131-148.
2. Лада Г.А. Географическая изменчивость прудовой лягушки, *Rana lessonae* (Camerano, 1882) на территории Русской равнины // Фауна и флора Черноземья: сборник научных статей. Тамбов, 2007. С. 105-126.
3. Лада Г.А. Географическая изменчивость съедобной лягушки *Rana esculenta* на территории Русской равнины // Вопросы герпетологии: материалы 3 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. СПб., 2008. С. 234-241.
4. Писанец Е.М. Основные направления в исследовании р. *Bufo* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 46-72.
5. Таращук С.В. Схема морфометрической обработки представителей семейства настоящих лягушек (Ranidae) // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 73-74.
6. Терентьев П.В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 346 с.
7. Халтурин М.Д., Розанов Ю.М., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Гибридизация между жерлянками *Bombina bombina* и *B. variegata* в Закарпатье // Вопросы герпетологии: материалы 1 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пущино; Москва, 2001. С. 312-313.

БЛАГОДАРНОСТИ:

Я благодарен всем коллегам, оказавшим помощь в проведении полевых исследований.

Работа проводилась при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (госконтракт № 14.В37.21.0202) и в рамках государственного задания (регистрационный № НИР 4.1569.2011).

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Lada G.A. VARIABILITY OF ANURAN AMPHIBIANS (ANURA) OF RUSSIAN PLAIN

Variability of external morphological characters of 9 species of anuran amphibians (Anura) of the Russian Plain was studied. Geographic and intra-population aspects and sexual dimorphism are analyzed.

Key words: variability; anuran amphibians; Anura; Russian Plain.

УДК 575.89:597.5

ТЕТРАПЛОИДНЫЕ ФОРМЫ КАК РЕЗУЛЬТАТ ГИБРИДИЗАЦИИ ПРИ СОСУЩЕСТВОВАНИИ КЛОНАЛЬНО-БИСЕСУАЛЬНЫХ ЩИПОВОК *COBITIS*

© Е.С. Левенкова, В.П. Васильев

Ключевые слова: клонально-бисексуальные комплексы; гибридизация; мейоз; род *Cobitis*.

Мы исследовали мейоз у тетраплоидных самцов щиповок *Cobitis* из клонально-бисексуального комплекса рек Волжского бассейна. Неполная генетическая совместимость форм, участвующих в возникновении таких самцов, приводит к несбалансированности их гамет и отсутствию потенциала для репродукции. По-видимому, стабильные формы в этом комплексе *Cobitis* существуют в динамическом равновесии, спонтанно возникающие тетраплоидные особи маркируют своеобразную «гибридную зону».

ВВЕДЕНИЕ

У щиповок рода *Cobitis* (Cobitidae), обитателей рек и водоемов Евразии наряду с бисексуальными диплоидными видами обнаружены клональные формы, представленные, как правило, триплоидными самками [1, 2, 15, 22]. Уникальный случай существования одноположенного тетраплоидного клона выявлен в бассейне р. Дон [4–5]. Клональные формы щиповок размножаются путем гиногенеза, для стимуляции их яйцеклеток нужна сперма, поэтому они обитают только совместно с близкими двуполовыми видами. В комплексе *Cobitis* из бассейна р. Волга (р. Москва, Ока и Сура), помимо триплоидной формы ($3n = 74$), двуполовых видов *C. taenia* ($2n = 48$) и *C. melanoleuca* ($2n = 50$), обнаружены две тетраплоидные формы, возникающие *de novo* в каждом поколении щиповок. Показано их происхождение в результате гибридизации триплоидной формы с самцом одного из диплоидных видов, когда при нарушении гиногенеза происходит истинное оплодотворение самки [7, 24]. Тетраплоидная форма ($3n + 25$) от скрещивания триплоидов с *C. melanoleuca* представлена только самками, тетраплоидная форма ($3n + 24$) от скрещивания с самцами *C. taenia* – самками и самцами. Исследование методом ДНК-фингерпринтинга подтвердило генетическую неоднородность и гибридное происхождение тетраплоидов из р. Москва, что принципиально отличает их от тетраплоидных самок из бассейна р. Дон. У последних обнаружены практически одинаковые фингерпринтные спектры, свидетельствующие о моноклональности и о клональном наследовании этой формы щиповок [6]. Тетраплоидные формы, представленные самками и единичными самцами, возникающие, по-видимому, *de novo*, выявлены также в клонально-бисексуальных комплексах *Cobitis* из во-

доемов бассейна рек Висла и Одер, в среднем течении р. Дунай, где совместно с триплоидными женскими клонами обитают виды *C. taenia* и *C. elongatoides* ($2n = 50$) [16–18, 21].

Исследование репродуктивных способностей тетраплоидных особей из бассейна р. Волги проводили с помощью экспериментальной гибридизации, оценки развития семенников, качества и подвижности спермы, гистологического и цитогенетического анализа [2, 7, 20, 24]. Тетраплоидные самки обеих форм, как и триплоидная родительская форма, оказались способны к гиногенетическому размножению, однако их плодовитость была снижена: в гонадах выявляли менее 10 зрелых ооцитов, у некоторых самок оогенез был заблокирован на стадии поздней мейотической профазы [2, 20, 24]. У некоторых тетраплоидных самцов гонады отсутствовали, у других были недоразвиты, в их протоках обнаруживали соединительную ткань. Генеративные клетки и, соответственно, сперматозоиды, были сформированы не у всех тетраплоидных самцов, нарушение подвижности и дефекты спермы указывали на стерильность носителей. Тем не менее, сперма оказалась способна к стимуляции гиногенетического развития клональных самок, однако процент развития личинок был намного ниже, чем таковой при использовании самцов бисексуальных видов [2, 24]. Частичная плодовитость тетраплоидных особей вызвала обсуждение гипотезы о возможности восстановления бисексуальности на четно-полиплоидном уровне в комплексах щиповок [2, 8–9].

Целью данной работы было углубленное изучение стадий мейоза у тетраплоидных самцов *Cobitis* с наиболее продвинутым сперматогенезом для оценки генетического качества спермы, а также возможности их участия в дальнейшем размножении.