

ПОПУЛЯЦИОННО-ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОКРАСКИ И РИСУНКА КРАСНОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ (*BOMBINA BOMBINA* L.) И ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ПРИЗНАКОВ ТИПА ФЕНОВ

А.И. Масалыкин

Воронежский биосферный заповедник

Популяционный подход имеет много различных методов. Наиболее перспективными на наш взгляд являются бескровные или щадящие методы фенетики популяций, позволяющие изучать животных как в природе так и в лабораторных условиях. Фенетический подход в изучении популяций земноводных в нашей стране используется крайне недостаточно и требуется его дальнейшая разработка, как в плане расширения районов исследования, включая заповедники, национальные парки и другие особо охраняемые территории, а также территории с различной антропогенной нагрузкой, так и в плане использования большего числа видов батрахофауны. Необходима более интенсивная работа по созданию каталогов фенотипов амфибий, в этом плане есть прекрасные наработки по некоторым видам млекопитающих и растений.

Познание изменчивости фенетической структуры видового населения во времени и в пространстве позволяет выделять границы между популяциями и другими внутривидовыми группировками (Титоров и др., 1985; Яблоков, 1987), а также определять направление и скорость отбора, что является важным в изучении микроэволюции вида. Данный подход помогает и в решении некоторых проблем внутривидовой таксономии. Кроме того, как показывают работы А.С. Баранова (1983) исторически последовательное описание ареала, его построение на базе палеогеографических и палеоклиматических данных, с одной стороны, при сравнении с данными по фенотипологии и микросистематике вида - с другой, дают возможность для реконструкции микрофилогенеза, т.е. истории происхождения отдельных популяций и их групп внутри ареала вида, истории формирования его пространственно-генетической структуры.

В наше время истощение природных ресурсов, уменьшение генетического потенциала видов ставит на первый план задачу сохранения генетического фонда, в решении которой важную роль призвана сыграть фенетика, методы которой пригодны не только для определения мер охраны и путей восстановления редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, но и для контроля за популяциями фоновых видов, среди которых есть виды индикаторы состояния окружающей среды.

Наиболее перспективными на наш взгляд в фенетике популяций являются популяционно-морфологические исследования изменчивости окраски покровов земноводных.

С микроэволюционных позиций следует различать два типа биологической изменчивости: групповую - приводящую к возникновению различий между популяциями и индивидуальную - ведущую к возникновению различий между особями внутри одной популяции (Эванс, Яблоков, 1983).

Для решения задач настоящего исследования в качестве модельного объекта был выбран широко распространенный и пластичный вид батрахо-герпетофауны заповедника и прилегающих территорий - краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*). Исследование вышеуказанного вида предполагало: 1) Описание рисунка и окраски покрова. 2). Выделение и описание признаков типа фенотипов окраски и рисунка. 3). Популяционно- фенетический анализ краснобрюхой жерлянки. 4). Особенности признаков маркеров генотипического состава популяций и перспективы их использования.

Окраска кожных покровов амфибий, слагаемая двумя компонентами цветом и рисунком, имеет большое значение при экологических и этологических исследованиях амфибий и рептилий, а также в области систематики. Сочетания элементов окраски образуют ге-

нетически детерминированные фенетические комплексы у многих видов позвоночных животных (Эванс, Яблоков, 1983). Несмотря на относительно большое количество работ в этом направлении по позвоночным, окраска покровов земноводных изучена еще недостаточно. Так для краснобрюхой жерлянки из-за отсутствия системного подхода при ее изучении, разные исследователи по-разному описывают окраску. Например, П.В. Терентьев с С.А. Черновым (1949), А.Г. Банников с соавторами (1971) и Б.А. Кузнецов (1974) описывают окраску брюха жерлянки, как красную или оранжевую с синевато-черными пятнами. А.М. Никольский (1902), Н.Н. Щербак и М.И. Щербань (1980) считают, что окраска брюха синевато-черная с оранжево-красными пятнами. Есть и третья точка зрения С.П. Наумова (1982), который указывает на существование сочетаний оранжевых и красных пятен с синевато-черными.

Для правильного определения, что является окраской (цветом), а что рисунком необходимо уточнить, что подразумевается под пятном - важнейшим элементом окраски и рисунка. Пятно - это участок поверхности тела, выделяющийся по форме, цвету (пигментации), и структуре кожного покрова ограниченного этим пространством.

Для амфибий характерно наличие покровительственной окраски сверху и предупреждающей снизу (Наумов, Карташов, 1979). Интенсивность цветовых тонов поверхности тела у земноводных зависит от возраста, фона субстрата и от сезона (в период икрометания она усиливается).

Польский герпетолог М. Mlynarski (1976) при сравнительном описании внешней морфологии краснобрюхой и желтобрюхой жерлянок отметил упорядоченное расположение пятен спинной и брюшной поверхностей. Для спины он отмечает два луковидных (дуговидных) пятна над лопатками и множественные пятна спины. На брюхе им выделено восемь основных пятен: на нижней стороне плеча, на груди, на брюхе, на поясе, на бедре, а также несколько пятен представленные белыми точками. Мы использовали эту схему в качестве базовой для дальнейшей систематизации элементов окраски краснобрюхой жерлянки.

Цветовой фон спинной поверхности жерлянки варьирует от светло-серой или буроватой до почти черной. По всей спине расположены пятна, которые иногда сливаются между собой, образуя своеобразный рисунок.

В некоторых популяциях встречаются особи с разноокрашенными пятнами. Их цветовая гамма варьирует от черного и темных тонов коричневого, серого, зеленого до, в некоторых случаях, салатного и светло-зеленого. Пятна зеленых тонов окраски, как правило, парные и расположены между лопатками и в области крестца. Если эти пятна отсутствуют, то на их месте тон окраски всегда более светлый, чем тон всей спинной поверхности. Встречаются экземпляры, у которых такие зеленые пятна разнятся по длине и ширине. В некоторых случаях они сливаются, образуя сплошную центральную спинную полосу.

Вся дорсальная поверхность тела была разбита на несколько топографических зон, в которых рисунок анализировался по следующим признакам (рис.1). *Голова*: 1 - дуговидные пятна между ноздрей и концом морды, 2 - дуговидные пятна между ноздрей и глазом, 3 - переднее дуговидное пятно между глазами, 4 - заднее дуговидное пятно между глазами, 5 - боковые пятна верхней челюсти, 6 - заглазничное пятно между глазом и паротидной железой, 7 - затылочное пятно-угольник между паротидными железами.

Спина: 8 - пятно на лопатке, 15 - дуговидные пятна на позвоночнике, 16 - боковые пятна спины, 17 - пятна крестца, 18 - верхние пятна надбедренной области, 19 - средние пятна надбедренной области, 21 - нижние пятна надбедренной области, 22 - надклоакальные пятна.

Передние конечности: 9 - пятна лапки и пальцев, 10 - полоса у основания лапки, 11 - пятно предплечья, 12 - полоса у основания предплечья, 13 - пятно плеча, 14 - полоса у основания плеча.

Задние конечности: 23 - верхняя полоса бедра, 24 - нижняя полоса бедра, 25 - верхние пятна голени, 26 - средние пятна голени, 27 - нижние пятна голени, 28 - верхние пятна стопы, 29 - средние пятна стопы, 30 - нижние пятна стопы, 31 - полоса у основания пальцев, 32 - пятна на пальцах.

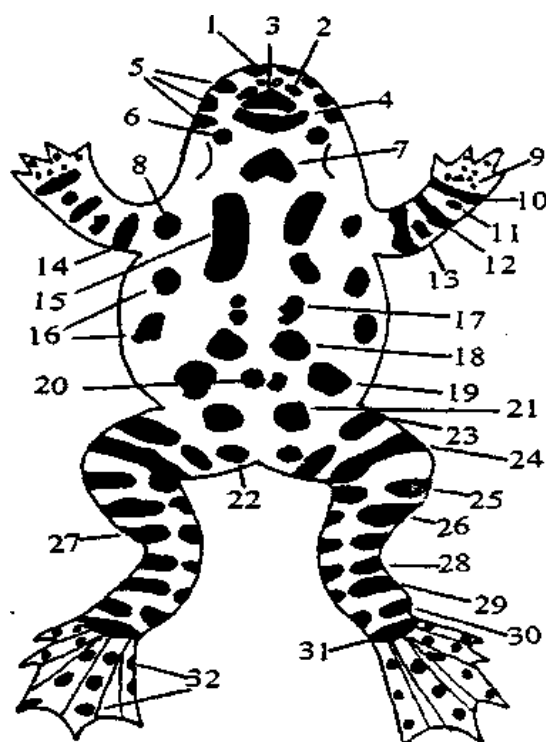


Рис. 1. Пятнистость дорсальной стороны тела краснобрюхой жерлянки (обозначения по тексту).

Вентральная поверхность тела краснобрюхой жерлянки, как и у других видов земноводных, состоит из 13 зон: поверхность нижней челюсти, подъязычная поверхность, поверхность гортани, область груди, область ключицы, область предплечья, область лапки передней конечности, область брюха или живота, область поясницы, область бедра, область голени, область стопы, область пальца передней конечности.

Окраска и рисунок брюшной поверхности сформированы мелкими, напоминающими точки непигментированными белыми пятнами и красными или оранжевыми более крупными, в некоторых случаях сливающимися между собой. Названия пятен соответствуют той зоне на которой они встречаются. Пятна зоны: нижней челюсти, подъязычные, грудные, лапки передней конечности, пальцев передней конечности, предплечья, ключицы, брюшка, поясницы, бедра, приклоакальные, голени, стопы, пальцев у основания задних конечностей, на концах пальцев задних конечностей.

Как известно, для некоторых видов земноводных установлена наследуемость некоторых признаков рисунка и отдельных типов окраски (Яблоков, Ларина, 1985). Эти данные косвенно подтверждаются и нашими исследованиями проведенными как в естественных условиях, так и в лабораторных экспериментах. На основании изучения краснобрюхой жерлянки (1500 особей) Центрально - Черноземного региона были выделены и описаны признаки окраски и их вариации, касающиеся числа, расположения, формы пятен, а также их феноккомплексы.

Выделение и описание признаков типа фенов окраски и рисунка краснобрюхой жерлянки. Система признаков дорсальной и вентральной сторон тела описывает встреченные на имеющемся материале вариации (рис. 2, а) А1. Заднее пятно-перетяжка между глазами (цельное или дробится на 2, 3, 4). А.2. Заглазничное пятно между глазом и паротидной железой (цельное или дробится, п/л). А.3. Слияние пятен между глазами и заглазничным пятном (сливаются или не сливаются, п/л). А.4. Пятно-угольник на затылке

между паротидными железами (цельное или дробится на 2, 3, 4 и более, л/п). А.5. Слияние пятна-угольника на затылке с пятном-перетяжкой между глазами (сливаются или не сливаются, л/п). А.6. Слияние пятна-угольника на затылке с заглазничным (сливаются или не сливаются, л/п). А.7. Дуговидные пятна на позвоночнике (цельное или дробится на 2, 3, 4, л/п). А.8. Слияние пятна-угольника с дуговидным на позвоночнике (сливаются или не сливаются, л/п). А.9. Пятно на лопатке (цельное или дробится, л/п). А.10. Слияние пятна на лопатке с дуговидным на позвоночнике (сливаются или не сливаются, л/п). А.11. Верхнее боковое пятно (цельное или дробится, л/п). А.12. Слияние верхнего бокового с дуговидным на позвоночнике (сливаются или не сливаются, л/п). А.13. Среднее боковое пятно (цельное или дробится, л/п). А.14. Слияние боковых пятен (сливаются л/п или не сливаются, л/п). А.15. Пятна крестца (цельное или дробится, л/п). А.16. Слияние пятен крестца с дуговидными на позвоночнике (сливаются или не сливаются, л/п). А.17. Верхние пятна надбедренной области (цельное или дробится, л/п). А.18. Слияние верхних пятен надбедренной области между собой (сливаются или не сливаются). А.19. Слияние пятен крестца с верхним надбедренной области (сливаются или не сливаются, л/п). А.20. Средние пятна надбедренной области (Цельное или дробится, л/п). А.21. Слияние верхнего и среднего пятен надбедренной области (сливаются или не сливаются, л/п). А.22. Слияние пятен среднего бокового и среднего надбедренной области (сливаются или не сливаются, л/п). А.23. Нижние пятна надбедренной области (цельное или дробится, л/п). А.24. Центральные пятна надбедренной области (цельное или дробится, л/п). А.25. Слияние верхних и центральных пятен надбедренной области (сливаются или не сливаются, л/п). А.26. Слияние центральных и нижних пятен надбедренной области (сливаются или не сливаются, л/п). А.27. Надклоакальные пятна (цельное или дробится, л/п). А.28. Слияние надклоакальных пятен с нижними надбедренной области (сливаются или не сливаются, л/п).

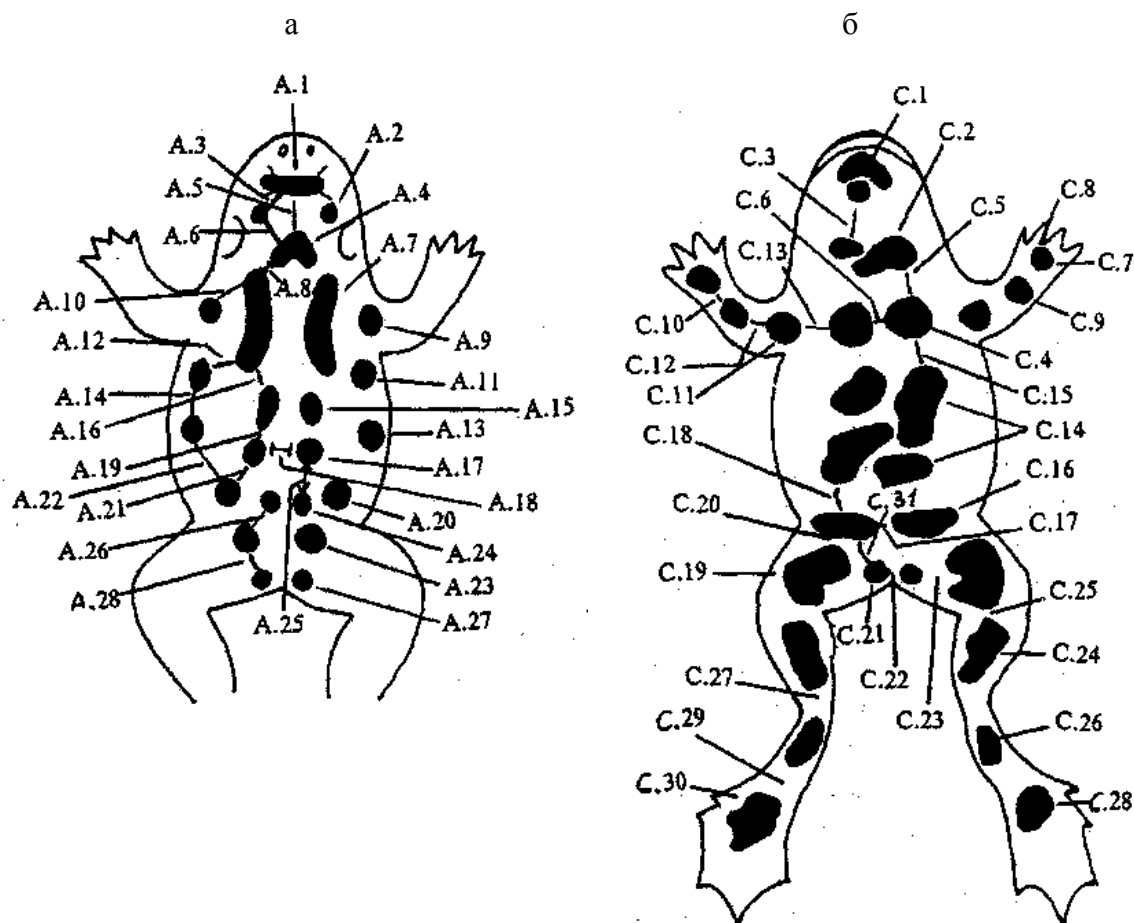


Рис. 2. Признаки рисунка спинной (а) и брюшной (б) поверхностей краснобрюхой жерлянки (обозначения по тексту).

Кроме этого для салатных пятен и зеленой центральной полосы были выделены следующие признаки и их вариации (рис. 3.):

В.1. Салатные пятна на лопатках (нет или есть, л/п). В.2. Салатные пятна в области крестца (нет или есть, л/п). В.3. Слияние пятен между лопатками, (сливаются или не сливаются). В.4. Слияние пятен в области крестца между собой (сливаются или не сливаются).

В.5. Наличие центральной зеленой полосы (нет или есть; цельная, прерывистая, узкая, широкая).

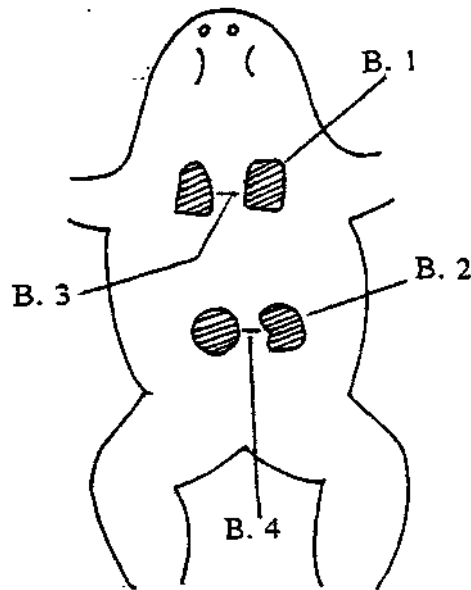


Рис. 3. Салатные пятна на спинной поверхности краснобрюхой жерлянки (обозначения по тексту).

Для брюшной поверхности была разработана следующая схема выделения признаков и их вариаций по пятнам и рисунку (рис. 2, б).

С.1. Пятна нижней челюсти (сливаются или не сливаются). С.2. Пятна подъязычные (сливаются или не сливаются). С.3. Слияние пятен горла (нижней челюсти и подъязычных) (сливаются или не сливаются). С.4. Пятна груди (цельное или делится на два, три, четыре). С.5. Слияние пятен груди и подъязычных (сливаются или не сливаются). С.6. Слияние пятен груди между собой (сливаются или не сливаются). С.7. Пятна лапки (кисти) (цельное или делится, л/п). С.8. Слияние пятна лапки и пятна на первом пальце (сливаются или отдельные, л/п). С.9. Пятно предплечья (цельное или делится, л/п). С.10. Слияние пятна лапки и предплечья (сливаются или не сливаются, л/п). С.11. Пятно ключицы (цельное или делится, л/п). С.12. Слияние пятна предплечья и ключицы (сливаются или не сливаются, л/п). С.13. Слияние пятен ключицы и груди (сливаются или не сливаются, л/п). С.14. Пятна брюха (живота) (сливаются или не сливаются). С.15. Слияние пятен брюха и груди (сливаются или не сливаются, л/п). С.16. Пятна пояса (цельное или делится на 2, 3, 4, 5, л/п). С.17. Слияние пятен пояса между собой (сливаются или не сливаются). С.18. Слияние пятен пояса и брюха (сливаются или не сливаются, л/п). С.19. Пятна бедра (цельное или делится, л/п). С.20. Слияние пятен пояса и бедра (сливаются или не сливаются, л/п). С.21. Приклоакальные пятна (цельное или делится, л/п). С.22. Слияние приклоакальных пятен между собой (сливаются или не сливаются). С.23. Слияние пятен приклоакальных и пятен бедра (сливаются или не сливаются, л/п). С.24. Пятно голени (цельное или делится, л/п). С.25. Слияние пятен голени и бедра (сливаются или не сливаются, л/п).

С.26. Пятно стопы (цельное или делится, л/п). С.27. Слияние пятен голени и стопы (сливаются или не сливаются, л/п). С.28. Пятно у основания пальцев задней конечности (цельное или делится, л/п). С.29. Слияние пятен стопы и основания пальцев задней конечности (сливаются или не сливаются, л/п). С.30. Слияние пятна у основания пальцев и пятна на 1 пальце задней конечности (сливаются или не сливаются, л/п). С.31. Слияние пятен пояса и приклоакальной зоны (сливаются или не сливаются, л/п).

Популяционно-фенетический анализ краснобрюхой жерлянки. На основании популяционного исследования по выделенным признакам и их вариациям (Животовский, 1982) был показан их различный масштаб в зависимости от уровня исследования видовой иерархии. Применение набора одних признаков-маркеров позволяет идентифицировать отдельную особь, т.е. работать на индивидуальном уровне, набор других - различать внутри-популяционные и межпопуляционные группировки особей краснобрюхой жерлянки (табл. 1). Всего было описано 64 признака и 143 вариации.

Так, на имеющемся материале вариации признаков пятнистости и рисунка спинной поверхности: А.8.2 (пятно-угольник и дуговидные пятна не сливаются), А. 10.2 (пятна на лопатке не сливаются с дуговидными пятнами на позвоночнике), А. 11.1 (верхнее боковое пятно цельное), А. 12.2 (неслияние пятен верхнего бокового с дуговидным на позвоночнике), А.13.1 (среднее боковое пятно цельное), А.14.2 (боковые пятна не сливаются), А.16.2 (пятна крестца не сливаются с дуговидными на позвоночнике), А. 17.1 (верхние пятна надбедренной области цельные), А. 18. 2 (верхние пятна надбедренной области не сливаются), А.20.1 (средние пятна надбедренной области цельные), А.22.2 (средние пятна боковой и надбедренной области не сливаются), А.23.1 (нижние пятна надбедренной области цельные), А.25.2 (верхние и центральные пятна надбедренной области не сливаются), А.26.2 (центральные и нижние пятна надбедренной области не сливаются), А.28.2 (надклоакальные и нижние пятна надбедренной области не сливаются) - являются признаками межпопуляционного(видового) уровня и могут использоваться при исследованиях в области систематики.

Таблица 1

Частоты вариаций (%) признаков рисунка спины в поло-возрастных группах краснобрюхой жерлянки

№ признака и вариации	Самцы (n = 304)		Самки (n = 346)		Неполовозрелые (n = 154)		Сеголетки (n = 106)	
	п	частота	п	частота	п	частота	п	частота
1	2	3	4	5	6	7	8	9
А 1.1.	4	1.3	8	2.3	0	0	0	0
А 1.2	300	98.7	338	97.7	154	100.0	106	100.0
А.1.2.1	46	15.3	80	23.7	30	19.5	12	11.3
А.1.2.2	212	70.7	206	60.9	78	50.6	82	77.4
А.1.2.3	42	14.0	46	13.6	44	28.6	14	13.2
А. 4.1	4	1.3	6	1.7	0	0	0	0
А. 4.2	300	98.7	340	98.3	154	100.0	106	100.0
А. 4.2.1	152	50.7	174	51.2	64	41.6	34	32.1
А. 4.2.2	94	31.3	120	35.3	60	38.9	44	41.5
А.4.2.3	52	17.3	46	13.5	30	19.5	28	26.4
А.4.2.4	2	0.7	0	0	0	0	0	0
А.5.1	78	25.7	76	22.0	8	5.2	18	17.0
А.5.2	226	74.3	270	78.0	146	94.8	88	83.0
А.6.1	8	2.6	5	1.4	1	4.4	2	1.9
А.6.2	296	97.4	351	98.6	153	95.6	104	98.1

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
A.7.2Л	116	38.2	130	36.6	58	36.5	32	30.2
A.7.2.2	182	53.3	209	58.8	96	59.6	64	60.4
A.7.2.3	26	8.6	17	4.5	6	3.8	10	9.4
A.8.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.8.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.10.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.10.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.11.1	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.11.2	0	0	0	0	0	0	0	0
A.12.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.12.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.13.1	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.13.2	0	0	0	0	0	0	0	0
A.14.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.14.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.15.1	66	21.6	89	25.0	35	21.9	35	32.9
A.15.2	238	78.4	267	75.0	125	78.1	71	67.1
A.15.2.1	231	97.1	252	94.4	124	99.1	65	92.1
A.15.2.2	7	2.9	15	5.6	1	0.9	6	7.9
A.16.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.16.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.17.1	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.17.2	0	0	0	0	0	0	0	0
A.18.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.18.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.19.1	7	2.3	7	2.3	4	2.5	2	1.9
A.19.2	297	97.7	349	98.0	150	97.5	104	98.1
A.20.1	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.20.2	0	0	0	0	0	0	0	0
A.21.1	112	36.8	111	31.2	22	14.1	31	29.2
A.21.2	192	63.2	245	68.8	132	85.9	75	70.8
A.22.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.22.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.23.1	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.23.2	0	0	0	0	0	0	0	0
A.25.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.25.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.26.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.26.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0
A.28.1	0	0	0	0	0	0	0	0
A.28.2	304	100.0	356	100.0	154	100.0	106	100.0

Анализ частот вариаций признаков рисунка спинной поверхности в разных половозрастных группах краснобрюхой жерлянки показал, что вариации признаков A1.1 (заднее пятно-перетяжка между глазами цельное) и A.4.1 (пятно-угольник на затылке между паротидными железами цельный) встречаются очень редко (12 экз.) у половозрелых особей. Вариации признаков AЛ .2 (дробление заднего пятна-перетяжки между глазами), A.4.2 (дроб-

ление пятна-угольниц на затылке между паротидными железами), А.5.2 (не слияние пятна-угольника на затылке с пятном-перетяжкой между глазами), А.6.2 (не слияние пятна-угольника на затылке с заглазничными пятнами), А12.2 (дробление пятна на позвоночнике на два), А. 15.2 (дробление пятна крестца), А. 19.2 (не слияние пятен крестца с верхним пятном надбедренной области), А.21.2 (не слияние верхнего и среднего пятен надбедренной области), а также В. 1.1 и В. 1.2 (отсутствие или наличие салатных пятен на лопатках), В.2.1 и В.2.2 (отсутствие или наличие салатных пятен в области крестца), В.5.1 (отсутствие центральной зеленой Полосы), (табл. 2) не связаны с полом и возрастом (сравнение средних значений частот).

Таблица 2

Частоты вариаций (%) признаков рисунка спины в половозрастных группах краснобрюхой жерлянки (наличие салатных пятен и центральной зеленой полосы)

№ признака и вариации	Самцы (n = 304)		Самки (n = 356)		Неполовозрелые (n=160)		Сеголетки (n=106)	
	п	частота	п	частота	п	частота	п	частота
В.1.1.	208	68.4	254	71.3	108	67.5	64	60.4
В.1.2.	96	31.6	102	28.7	52	32.5	42	39.6
В.2.1.	264	86.8	160	89.9	160	100.0	94	88.7
В.2.2.	40	13.2	36	10.1	0	0 70.0	12	11.3
В.5.1.	256	84.2	292	82.1	112	30.0	68	64.2
В.5.2.	48	5.8	64	17.9	48		38	35.8

На вентральной поверхности тела краснобрюхой жерлянки вариации признаков С.2.2 (пятна подъязганные не сливаются), С.7.1 (пятно лапки цельное), С. 14.2 (пятна брюха не сливаются), С. 15.2 (пятна брюха и груди не сливаются), С.22.2 (приклоакальные пятна не сливаются между собой), С.25.2 (пятна голени и бедра не сливаются), С.27.2 (пятна голени и стопы не сливаются) можно отнести к признакам видового уровня (табл. 3).

Таблица 3

Частоты вариаций (%) признаков рисунка брюха в половозрастных группах краснобрюхой жерлянки

№ признака и вариации	Самцы (n =126)		Самки (n =172)		Неполовозрелые (n =124)		Сеголетки (n =100)	
	п	частота	п	частота	п	частота	п	частота
1	2	3	4	5	6	7	8	9
С.1.1.	16	12.7	8	4.7	10	8.1	0	0
С.1.2.	ПО	87.3	164	95.3	114	91.9	0	0
С.2.1.	0	0	0	0	0	0	0	0
С.2.2.	126	100.0	172	100.0	124	100.0	100	100.0
С.3.1.	46	35.6	68	39.5	30	24.2	0	0
С.3.2.	80	63.5	104	60.5	94	75.8	0	0
С.7.1	126	100.0	172	100.0	124	100.0	100	100.0
С. 7.2	0	0	0	0	0	0	0	0
С.8.1.	14	11.9	24	13.4	2	2.4	4	4.0
С.8.2	112	88.1	148	86.6	122	97.6	96	96.0
С.14.1	0	0	0	0	0	0	0	0
С.14.2	126	100.0 _j	172	100.0	124	100.0	100	100.0

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
C.15.1	0	0	0	0	0	0	0	0
C.15.2	126	100.0	172	100.0	124	100.0	100	100.0
C.19.1.	6	4.0	12	6.9	8	6.5	24	25.0
C.19.2.	120	96.0	160	93.1	116	93.5	76	75.0
C.21.1.	100	79.4	148	86.6	118	95.2	12	13.0
C.21.2.	26	20.6	24	13.4	6	4.8	88	87.0
C.22.1	0	0	0	0	0	0	0	0
C.22.2	126	100.0	172	100.0	124	100.0	100	100.0
C.23.1.	16	12.7	20	11.6	20	16.1	16	16.0
C.23.2	110	97.3	152	88.4	104	83.9	84	84.0
C.24.1.	36	27.8	42	24.4	22	18.5	48	48.0
C.24.2.	90	72.2	130	75.6	102	81.5	52	52.0
C.25.1	0	0	0	0	0	0	0	0
C.25.2	126	100.0	172	100.0	124	100.0	100	100.0
C.26.1.	108	86.5	152	87.8	108	87.9	98	99.0
C.26.2.	18	13.5	20	12.2	16	12.1	2	1.0
C.27.1	0	0	0	0	0	0	0	0
C.27.2	126	100.0	172	100.0	124	100.0	100	100.0
C.28.1.	124	98.4	164	95.3	120	96.8	100	100.0
C.28.2.	2	1.6	8	4.7	4	3.2	0	0
C.29.1.	2	1.6	8	4.1	2	1.6	4	5.0
C.29.2.	124	98.4	164	95.9	122	98.4	96	95.0
C.30.1.	4	1.6	8	4.7	0	0	0	0
C.30.2.	121	98.4	164	95.3	124	100.0	100	100.0
C.31.1.	0	0	2	1.7	0	0	2	2.0
C.31.2	126	100.0	170	98.3	124	100.0	98	98.0

Анализ окраски вентральной поверхности тела краснобрюхой жерлянки показывает, что вариации признаков С. 1.1, С. 1.2 (состояние пятен нижней челюсти) С.3.1, С.3.2 (слияние пятен горла), С.5.1, С.5.2 (слияние пятен груди и подъязычных), С.12.1, С.12.2 (слияние пятна предплечья и ключицы) С. 18.1, С. 18.2 (слияние пятен пояса и брюха), С.19.1, С.19.2 (дробление пятен бедра), С.21.1, С.21.2 (состояние приклоакальных пятен), С.24.1, С.24.2 (состояние пятен голени), С.30.1, С.30.2 (слияние пятна у основания пальцев и пятна на 1 пальце задней конечности) проявляют возрастную изменчивость и их нельзя использовать при работе с сеголетками (табл. 3 и табл. 4).

Многолетние исследования окраски как краснобрюхой жерлянки, так и других видов земноводных, показали, что окончательное формирование пигментации рисунка брюшной поверхности завершается после первой зимовки (Масалыкин, 1985). Эта феногенетическая особенность развития окраски, впрочем характерная и для рептилий (Яблоков, Ларина, 1985), может быть использована для определения сеголеток, в тех случаях когда возрастная идентификация по размерам затруднительна (Масалыкин, 1989, 1990, 1992).

Вариации признаков С.4.1, С.4.2 (состояние пятен груди), С.6.1, С.6.2 (слияние пятен груди между собой), С.8.1, С.8.2 (слияние пятна лапки и пятна на первом пальце), С.9.1, С.9.2 (состояние пятна предплечья), С. 10.1, С. 10.2 (слияние пятна лапки и предплечья), С.11.1, С.11.2 (состояние пятна ключицы), С.13.1, С.13.2 (слияние пятен ключицы и груди), С.16.1, С.16.2 (состояние пятен пояса), С.17.1, С.17.2 (слияние пятен пояса) С.20.1, С.20.2 (слияние пятен пояса и бедра), С.23.1, С.23.2 (слияние пятен приклоакальных и пятен бедра), С.26.1, С.26.2 (состояние пятна стопы), С.28.1, С.28.2 (состояние пятен у основания пальцев

задней конечности), С.29.1, С.29.2 (слияние пятен стопы и пятен у основания задней конечности), С.31.1, С.31.2 (слияние пятен пояса и приклоакальной зоны) не зависят от пола и возраста (табл. 3 и 4).

Таблица 4

Частоты вариаций (%) признаков рисунка брюха в половозрастных группах краснобрюхой жерлянки

№ признака и вариации	Самцы (n=215)		Самки (n=264)		Неполовозрелые (n=142)		Сеголетки (n=103)	
	n	частота	n	частота	n	частота	n	частота
1	2	3	4	5	6	7	8	9
С.4.1.	174	80.7	218	82.4	128	90.1	90	87.4
С.4.2.	41	19.3	46	17.6	14	9.9	13	12.6
С.5.1.	14	6.3	0	0.	0	0	21	20.4
С.5.2.	201	93.7	215	100.0	215	100.0	82	79.6
С.6.1.	2	0.9	3	1.1	3	2.1	13	12.6
С.6.2.	213	99.1	261	98.9	139	97.9	90	87.4
С.9.1.	209	97.0	254	96.4	137	96.8	103	100.0
С.9.2.	6	3.0	10	3.6	5	3.2	0	0
С.10.1.	3	1.4	4	1.5	2	1.1	2	1.5
С. 10.2.	212	98.6	260	98.5	140	98.9	101	98.5
С.11.1.	213	99.3	261	98.7	141	99.3	103	100.0
С. 11. 2.	2	0.7	3	1.3	1	0.7	0	0
С.12.1.	100	46.3	138	51.9	68	48.2	73	70.4
С.12.2.	115	53.7	126	48.1	74	51.8	30	29.6
С.13.1.	2	0.7	1	0.2	1	0.4	1	0.5
С.13.2.	213	99.3	263	99.8	141	99.6	102	99.5
С.16.1.	116	54.0	143	54.0	73	51.1	64	62.1
С. 16.2.	99	46.0	121	46.0	69	48.9	39	37.9
С.17.1.	1	0.5	2	0.8	0	0	0	0
С. 17.2.	214	99.5	262	99.2	142	100.0	103	100.0
С.18.1.	3	1.2	4	1.5	6	4.2	22	20.9
С.18.2.	212	98.8	260	98.5	136	95.8	81	79.1
С.20.1.	5	2.1	6	2.3	4	2.5	2	1.5
С.20.2.	210	97.9	258	97.7	138	97.5	101	98.5

В результате проведенного анализа вариаций признаков краснобрюхой жерлянки, все они были разбиты на две группы:

1. Индивидуальные. Отдельный признак или его вариация и их сочетание(я), характерные только для данной особи и не встречающиеся у любой другой. Эти индивидуальные показатели позволяют идентифицировать каждое животное из совокупности и являются ее прижизненным "паспортом". К таким признакам относятся вариации пятнистости зоны горла и брюха.

2. Групповые. Отдельный признак или его вариации и их сочетание(я), характерные только для данной совокупности особей и не встречающиеся у любой другой совокупности. Позволяют объединять или различать совокупности особей одного вида на внутривидовом или межвидовом уровнях. По встречаемости в популяционных выборках, групповые признаки можно разделить на три категории:

- а) встречающиеся во всех выборках;
- б) встречающиеся в ряде соседних выборок;

в) встречающиеся в одной выборке.

Таким образом, окраска спины и брюха у краснобрюхой жерлянки не является хаотическими нагромождением элементов рисунка и цвета, а представляют собой систему индивидуальных, групповых и популяционных маркеров, позволяющих дифференцировать население вида на разных уровнях его организации (от ареала в целом, до внутривидовых групп).

Указанные признаки - маркеры более перспективны в работе с редкими видами, обитающими на заповедных территориях, где массовый отлов и другие вмешательства недопустимы, и с видами, содержащимися в лабораторных условиях.

Литература

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. - М.: Мысль, 1971. - 415 с.

Баранов А.С. Феногеография и реконструкция истории вида // Физиологическая и популяционная экология. - Саратов, 1983. - С. 29-31.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. - М.: Наука. 1982. - С. 38-44.

Кузнецов Б.А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. - М.: Просвещение, 1974.-Ч. 1.- 190с.

Масалыкин А.И. Популяционно-фенетический анализ окраски краснобрюхой жерлянки на территории Воронежского заповедника // Фенетика популяций. - М., 1985. - С. 169.

Масалыкин А.И. Формирование рисунка поверхности тела краснобрюхой жерлянки в онтогенезе // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоюз. герпетол. конф. — Киев: Наукова думка, 1989.-С. 155-156.

Масалыкин А.И. Формирование рисунка и окраски внешней поверхности краснобрюхой жерлянки (*Bombina orientalis*) и принципы выделения признаков типа фенотипов // Фенетика природных популяций - М., 1990. - С. 179.

Масалыкин А.И. Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников СССР: Позвоночные животные Воронежского заповедника. - М.,1992. - с. 10-13.

Наумов Н.П., Карташов Н.Н. Зоология позвоночных. - М.: Высшая школа, 1979. - Ч. 1. - 334с.

Наумов С.П. Зоология позвоночных. - М.: Просвещение, 1982. - 470 с.

Никольский А.М. Гады и рыбы. - С.-Петербург, 1902. - 872 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. - М.: Советская наука, 1949. - 340 с.

Титоров Ю.И., Сергеев В.Е., Павлов С.И. Сравнительный генетический анализ населения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) Западной Сибири // Фенетика популяций. - М., 1985.-С. 202-203.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. - Киев: Наукова думка, 1980. - 263 с.

Эванс В., Яблоков А.В. Изменчивость окраски китообразных. - М.: Наука, 1983. -130с.

Яблоков А.В. Популяционная биология. - М.: Высшая школа, 1987. - 303 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. // Введение в фенетику популяций. - М.: Высшая школа, 1985.-159 с.

Mlynarski M. Nasze Plazy // Wydawnictwa szkolne i pedagogiczne. - Warszawa, 1976.- P. 123.

Масалыкин А.И. Популяционно-фенетический анализ окраски и рисунка краснобрюхой жерлянки (*Bombina orientalis* L.) и принципы выделения признаков типа фенотипов // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Труды Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Вып. 2. Тула, 2001. С.250-260.