

**СОДЕРЖАНИЕ**

**Ботаника**

Капитонова О. А. Некоторые результаты изучения семейства Рясковых (*Lemnaceae* S. Gray) в Удмуртии ..... 3

Казанцева Н. А. Особенности возрастной структуры ценопопуляций грушанок (*Pyrola*) в Волжско-Камском крае..... 8

**Зоология**

Захаров В. Ю., Сабурова Н.Ю., Ценёва Ю.А. Эколого-фаунистическая характеристика зоопланктона двух малых водоёмов ..... 16

Ермолаев И. В., Наумов А. Ю., Баранчиков Ю.Н. Особенности биологии чехликовой моли *Coleophora sibiricella* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) в лесостепных лиственничниках юга Центральной Сибири..... 25

Басов В. М. Энтомофауна соцветий лопухов (*Asteraceae*, *Arctium*) в Среднем Поволжье..... 35

Зиновьев Е. А., Бакланов М.А. Ихтиофауна бассейна Верхней и Средней Камы..... 41

Котегов Б. Г. Морфобиологические особенности европейского хариуса

*Thymallus thymallus* (L.) ручья Шутинка (Верхняя Волга)..... 47

Костицын В. Г. Ихтиоценологические сукцессии в динамике экосистемы Воткинского водохранилища..... 55

Котегов Б. Г. К вопросу о существовании двух экологических форм плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в озере Глубокое ..... 62

**МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗЕЛЁНЫХ ЛЯГУШЕК (КОМПЛЕКС *RANA ESCULENTA*) УДМУРТИИ****Введение**

Европейские зелёные лягушки являются объектом изучения уже более 250 лет. Однако в последние десятилетия они привлекают к себе особенно пристальное внимание исследователей разных стран в качестве модели необычного видообразования среди позвоночных животных. В конце 60-х годов польский зоолог Лешек Бергер (Berger, 1967) высказал предположение о том, что довольно обычный вид съедобная лягушка (*Rana esculenta*), описанный еще К. Линнеем в 1758 году, имеет гибридное происхождение. Эта гипотеза противоречила, как тогда казалось, основным принципам видообразования и потому была встречена с некоторым недоверием. Впоследствии она получила подтверждение в исследованиях многих ученых (см. обзоры: Günther, 1990; Лада, 1995).

В настоящее время общепринято, что съедобная лягушка (*R. esculenta*) как вид является результатом гибридизации озерной (*R. ridibunda* Pallas, 1771) и прудовой (*R. lessonae* Camerano, 1882) лягушек. Исторически эта гибридная форма возникла довольно давно, вероятно, еще в плейстоцене при контактах родительских видов, расселявшихся из рефугиумов. Палеонтологические данные указывают, что *R. esculenta* достоверно обитала в Германии, по крайней мере, 5000 лет назад (Böhme, Günther, 1979).

Однако *R. esculenta* оказалась не менделевским гибридом (Бергер, 1976), она обладает особым так называемым полуклональным типом наследования, при котором во время гаметогенеза один из родительских геномов избирательно элиминируется. Детали этого необычного типа цитогенетического процесса были изучены с помощью проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987; Виноградов и др., 1988; Vinogradov et al., 1990, 1991).

Все три вида комплекса широко расселены в центральной и восточной Европе, и ареалы их заметно перекрываются. Благодаря своей необычной генетике *R. esculenta* может сосуществовать в популяционных системах как с двумя родительскими видами, так и только с одним или даже вообще без них. *R. esculenta* может быть представлена в популяциях самцами и самками или в ряде случаев только одним из полов. Помимо диплоидных, встречаются также триплоидные гибриды. Поэтому зеленые лягушки могут образовывать различные типы популяционных систем. На территории бывшего СССР к настоящему времени выявлены четыре типа популяций с участием гибридов (Цауне и др., 1993; Лада, 1995; Боркин, 1999; Lada et al., 1995; Borokin et al., 1986).

В свете новой концепции образования *R. esculenta* многие данные, полученные прежними авторами без адекватных методов идентификации, нуждаются в пересмотре. По-видимому, во многих случаях под этим названием скрывались, по крайней мере, два вида: собственно *R. esculenta* в современном понимании и *R. lessonae*.

К сожалению, следует отметить, что распространение гибридов на территории европейской части России до сих пор изучено явно недостаточно. Достоверные гибриды *R. esculenta* были обнаружены на западе (Калининградская область), северо-западе (Псковская область), в Брянской и Ивановской областях, а также в пяти областях Центрально-Черноземного района (Боркин, 1999, Lada et al., 1995).

---

<sup>1</sup> Удмуртский университет. Институт прикладной экологии. Университетская, 1. Ижевск, 426034. E-mail: ag@uni.udm.ru.

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербургский союз ученых, Санкт-Петербург.

<sup>3</sup> Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург.

На территории Удмуртской Республики проходят северо-восточные границы ареалов зеленых лягушек, поэтому представляет большой интерес изучение особенностей их экологии и биологии. Однако до настоящего времени достоверных сведений о распространении видов комплекса *R. esculenta* в этом регионе было недостаточно. Прежде всего, это связано с отсутствием надёжной методики определения видов.

Сейчас наиболее точная идентификация видов комплекса возможна лишь при использовании таких методов, как электрофоретический анализ белков или проточная ДНК-цитометрия. Это относительно дорогостоящие и сложные методы, которыми к тому же невозможно пользоваться во время полевых исследований, когда часто необходимо идентифицировать вид. Поэтому неизбежно возникает вопрос о том, можно ли четко определить видовую принадлежность особей при помощи внешних морфологических признаков?

Для разработки морфометрических критериев определения вида очень важно иметь изначально надёжно идентифицированный материал. Следует также помнить, что данными, полученными другими исследователями в других регионах, нужно пользоваться с большой осторожностью из-за возможной географической изменчивости зеленых лягушек, которые к тому же практически не изучены (особенно у *R. esculenta* и *R. lessonae*). Показано, что триплоидные гибриды *R. esculenta* не только занимают промежуточное положение между видами, но по пропорциям тела заметно перекрываются с соответствующим родительским видом благодаря удвоенному геному (RRL или LLR). Все это может очень осложнить определение зеленых лягушек по внешним признакам в поле или в лаборатории.

Данная статья посвящена анализу морфометрических признаков у лягушек всех трех видов, обитающих на территории Удмуртии, и выбору оптимальных критериев для их идентификации. Географическое распространение видов комплекса и структура популяций будут описаны в отдельной статье.

## Материалы и методы

Полевое изучение зелёных лягушек в Удмуртии проводилось в июле и августе 1999 года. Отлов особей проводился в ходе экспедиций на западе (Сюмсинский район) и юго-востоке (Каракулинский район) республики. Всего было добыто 60 экземпляров лягушек из следующих географических точек (рис. 1):

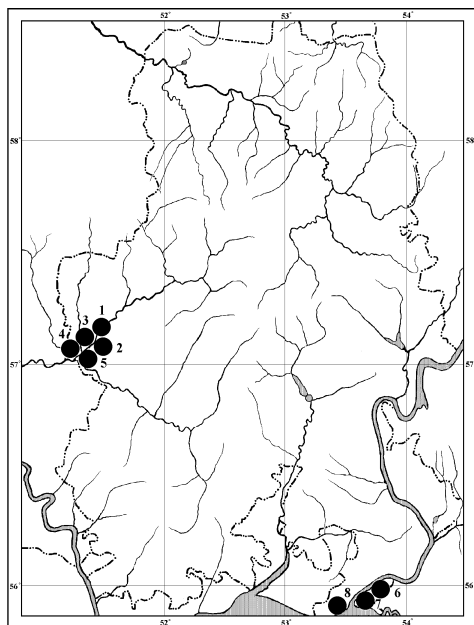


Рис. 1. Точки отлова зелёных лягушек на территории Удмуртии

Сюмсинский район (1-5) -

- 1 - деревня Русская Бабья (*R. lessonae*, *R. ridibunda*);
- 2 - деревня Удмуртские Вишорки (*R. lessonae*, *R. ridibunda*, *R. esculenta*);
- 3 - деревня Балма (*R. lessonae*, *R. ridibunda*);
- 4 - устье реки Лумпун (*R. lessonae*, *R. ridibunda*);
- 5 - посёлок Кильмезь (*R. lessonae*, *R. ridibunda*, *R. esculenta*).

Каракулинский р-н (6-8) -

- 6 - деревня Козловка (*R. lessonae*, *R. ridibunda*);
- 7 - село Каракулино (*R. lessonae*, *R. ridibunda*, *R. esculenta*);
- 8 - деревня Быргында (*R. ridibunda*, *R. esculenta*).

Видовая принадлежность особей и степень плоидности определялись в Институте цитологии РАН с помощью метода проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987).

Животные умерщвлялись медицинским эфиром и фиксировались в 70-процентном этиловом спирте. После этого материал выдерживался в спирте не менее двух месяцев. Далее с помощью штангенциркуля

(точность 0,1 мм) были проведены измерения животных по схеме П.В. Терентьева (Терентьев и др., 1949) с дополнениями С.И. Тарашука (1989).

Были измерены - длина тела (L.), длина головы (L.c.), длина рыла (D.r.o.), расстояние между передними краями глазных отверстий (Sp.oc.), длина глаза (L.o.), ширина века (Lt.p.), ширина головы (Lt.c.), промежуток между веками (Sp.p.), длина барабанной перепонки (L.tym.), длина бедра (F.), длина голени (T.), длина первого (внутреннего) пальца задней конечности (D.p.), длина внутреннего пяточного бугра (C.int.l.), длина дополнительной голени (C.s.).

Результаты измерений были пересчитаны относительно длины тела (L.) в процентах. Использовались следующие индексы: L./L.c., L./D.r.o., L./Sp.oc., L./L.o., L./Lt.p., L./Lt.c., L./Sp.p., L./L.tym., L./F., L./T., L./D.p., L./C.int.l., L./C.s., F./T., T./C.int.l. и D.p./C.int.l. Кроме того, на основе полученных данных вычислялся мультипликативный индекс  $I_x = T.^2 \times D.p./C.int.l.^2 \times C.s.$  (Тарашук, 1985).

При анализе данных использовались стандартные методики статистической обработки данных с применением программного пакета Excel 98.

## Результаты

В результате анализа собранного материала методом проточной ДНК-цитометрии собранные особи были идентифицированы как *R. ridibunda* (23 экземпляра), *R. lessonae* (27) и *R. esculenta* (10). Все изученные особи оказались диплоидами.

Длина тела (L.) у исследованных экземпляров лягушек варьировалась в пределах: *R. ridibunda* - 44,0-97,2 мм; *R. lessonae* - 40,7-78,8 мм; *R. esculenta* - 50,5-77,2 мм. В выборках отмечено следующее соотношение полов (♂;♀, экз.): *R. ridibunda* - 10: 13; *R. lessonae* - 15: 12; *R. esculenta* - 7: 3.

Анализ морфометрических характеристик (табл.1) показывает, что наибольшие различия между видами наблюдаются в паре *R. ridibunda* - *R. lessonae*. *R. ridibunda* имеет относительно меньшую ширину века ( $p < 0,05$ ) и длину барабанной перепонки ( $p < 0,05$ ). Относительная длина внутреннего пяточного бугра у *R. ridibunda* также значительно меньше, чем у *R. lessonae* ( $p < 0,001$ ). Это влечет за собой различия и по всем индексам, связанным с данным параметром, а именно по T./C.int.l. ( $p < 0,001$ ), D.p./C.int.l. ( $p < 0,001$ ) и мультипликативному индексу  $I_x$  ( $p < 0,001$ ). В то же время *R. ridibunda* по сравнению с *R. lessonae* имеет относительно большее расстояние между глазами ( $p < 0,05$ ), большую длину голени ( $p < 0,001$ ) и первого пальца задней конечности ( $p < 0,001$ ). Для *R. ridibunda* характерно также меньшее значение индекса F./T. ( $p < 0,001$ ). В целом по сравнению с *R. lessonae* *R. ridibunda* имеет более длинное тело и задние конечности.

При сравнении родительских видов *R. ridibunda* и *R. lessonae* с *R. esculenta* достоверных отличий обнаружено меньше. От *R. ridibunda* *R. esculenta* достоверно отличается по 8 признакам: L./Sp.oc. ( $p < 0,05$ ), L./T. ( $p < 0,001$ ), L./D.p. ( $p < 0,05$ ), L./C.int.l. ( $p < 0,001$ ), F./T. ( $p < 0,05$ ), T./C.int.l. ( $p < 0,001$ ), D.p./C.int.l. ( $p < 0,001$ ),  $I_x$  ( $p < 0,001$ ).

От *R. lessonae* *R. esculenta* достоверно отличается по 6 индексам: L./T. ( $p < 0,001$ ), L./D.p. ( $p < 0,01$ ), L./C.int.l. ( $p < 0,001$ ), T./C.int.l. ( $p < 0,001$ ), D.p./C.int.l. ( $p < 0,001$ ),  $I_x$  ( $p < 0,001$ ).

Максимальные и минимальные значения большинства индексов заметно перекрываются у всех трёх видов (табл. 1), и лишь по единичным индексам, связанным с относительной длиной внутреннего пяточного бугра, виды обособлены. Так, в паре *R. lessonae* - *R. ridibunda* трансгрессия признаков нами не обнаружена лишь по трем индексам (T./C.int.l., D.p./C.int.l. и  $I_x$ ). В парах *R. lessonae* - *R. esculenta* и *R. ridibunda* - *R. esculenta* полностью не совпадают границы варьирования только двух индексов (D.p./C.int.l. и  $I_x$ ).

Таким образом, по всем значениям достоверно отличающихся индексов *R. esculenta* занимает промежуточное положение между *R. lessonae* и *R. ridibunda* (табл. 1), что согласуется гибридным происхождением *R. esculenta*.

**Морфометрическая характеристика зелёных лягушек  
(*R. lessonae*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*) из Удмуртии**

Параметры	<i>Rana lessonae</i>					<i>Rana esculenta</i>					<i>Rana ridibunda</i>				
	M	m	min	max	N	M	m	min	max	N	M	m	min	max	N
L./L.c.	2,99	0,023	2,82	3,25	27	3,03	0,035	2,83	3,19	10	3,07	0,039	2,84	3,77	23
L./D.r.o.	6,12	0,060	5,66	6,86	27	5,95	0,095	5,32	6,28	10	6,15	0,062	5,51	6,65	23
L./Sp.oc.	7,24	0,097	6,17	8,68	27	7,17	0,095	6,67	7,73	10	6,85	0,122	5,80	8,08	23
L./L.o.	10,06	0,193	6,26	11,50	27	10,25	0,335	8,74	12,39	10	10,47	0,230	8,56	13,26	23
L./Lt.p.	14,70	0,300	12,07	18,04	27	14,48	0,511	11,46	17,03	10	15,63	0,343	13,33	21,35	23
L./Lt.c.	2,81	0,016	2,64	2,97	27	2,86	0,036	2,65	3,06	10	2,85	0,019	2,70	3,10	23
L./Sp.p.	21,32	0,637	14,03	29,19	27	20,97	1,280	14,71	27,71	10	21,59	1,052	11,00	31,29	23
L./L.tym.	12,94	0,153	11,43	14,71	27	13,25	0,236	11,71	14,13	10	13,49	0,208	12,04	16,68	23
L./F.	2,12	0,019	1,94	2,29	27	2,06	0,043	1,79	2,25	10	2,07	0,022	1,82	2,23	23
L./T.	2,18	0,015	2,00	2,37	27	2,07	0,024	1,98	2,20	10	1,93	0,014	1,80	2,08	23
L./D.p.	7,99	0,111	6,79	9,61	27	7,43	0,166	6,79	8,31	10	7,02	0,070	6,37	7,56	23
L./C.int.l.	12,70	0,151	11,45	15,07	27	14,68	0,354	12,90	16,63	10	18,73	0,389	14,82	22,24	23
L./C.s.	3,69	0,034	3,44	4,08	27	3,67	0,031	3,52	3,83	10	3,66	0,028	3,37	3,96	23
F./T.	1,03	0,010	0,93	1,17	27	1,01	0,027	0,91	1,23	10	0,94	0,010	0,83	1,05	23
T./C.int.l.	5,81	0,058	5,29	6,48	27	7,10	0,184	6,37	7,97	10	9,69	0,189	7,53	11,26	23
D.p./C.int.l.	1,59	0,022	1,38	1,83	27	1,98	0,037	1,85	2,24	10	2,67	0,062	2,28	3,73	23
Ix	15,70	0,358	12,76	19,34	27	24,95	1,101	21,25	30,10	10	49,43	1,984	32,00	71,60	23

### Обсуждение

Средние значения индексов позволяют оценивать различия между видами лягушек только на статистическом уровне, то есть в виде выборок, что, естественно, затрудняет видовую идентификацию по отдельным особям. Поэтому для точного определения отдельных экземпляров лягушек необходимо отобрать признаки, границы изменчивости значений которых, не подвержены трансгрессии у разных видов.

Лишь единичные индексы в наших данных отвечают этому условию (см. выше) и могут быть рекомендованы для определения особей. Однако нельзя исключать, что увеличение объема выборок обнаружит большую изменчивость и обособленности видов не будет даже по этим немногим параметрам. Значения индекса D.p./C.int.l. в наших выборках практически не перекрываются у всех трёх видов (табл. 1). На графике соотношения индексов T./C.int.l. и D.p./C.int.l. (рис. 2) можно видеть хорошее разделение значений на группы в соответствии с видовой принадлежностью особей. На первый взгляд, этот индекс кажется вполне надёжным и к тому же он легко вычисляется, что немаловажно в полевых условиях. Однако известно, что в некоторых регионах на основе большого числа данных по морфометрии зелёных лягушек (Lada et al., 1995) показатели индекса D.p./C.int.l. сильно перекрывались для всех трёх видов. Это говорит о недостаточно высокой надёжности данного критерия и необходимости осторожного его применения.

Наиболее надёжным для определения лягушек комплекса *R. esculenta*, по-видимому, является мультипликативный индекс Ix, значения которого у видов в наших выборках не

перекрываются (табл. 1). Можно также отметить, что при анализе более чем трёх тысяч особей зелёных лягушек из западных районов Русской равнины также не наблюдалось трансгрессии эмпирических показателей  $I_x$  между видами. Перекрывание значений индекса  $I_x$  у прудовой и съедобной лягушек носило лишь теоретический характер (Таращук, 1989).

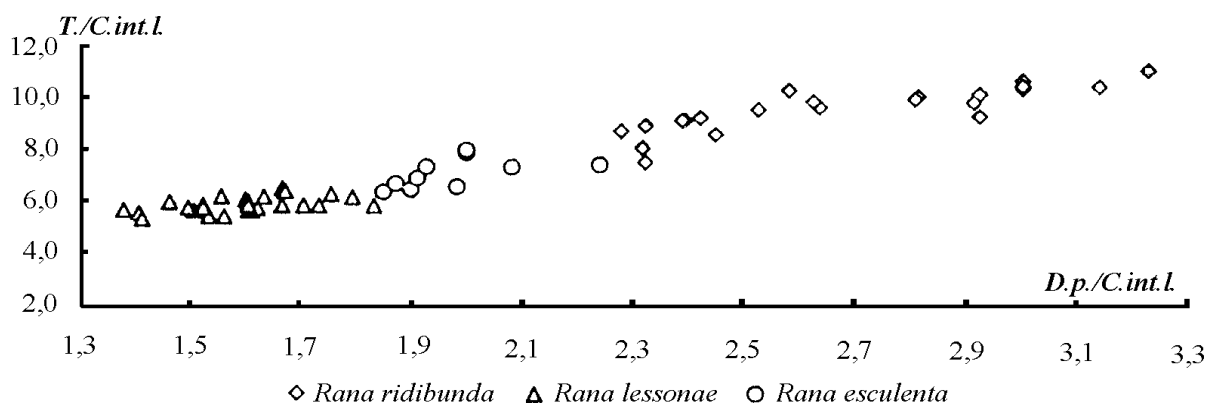


Рис. 2. Распределение особей трёх видов зелёных лягушек (N=60) из Удмуртии по соотношению индексов T./C.int.l. и D.p./C.int.l.

Результаты наших исследований показывают, что наиболее надежным методом идентификации зеленых лягушек по внешнеморфологическим признакам, по крайней мере, в Удмуртии, на северо-востоке их ареалов, является использование одного мультипликативного индекса. К сожалению, этот индекс сложен по своей структуре и в случае больших выборок требуется много времени для обработки. Кроме того, существует географическая изменчивость мультипликативного индекса. Мы сравнили минимальные и максимальные значения  $I_x$  у лягушек из Удмуртии и аналогичные данные, приведённые в работе С.В. Таращука (1985) (табл. 2). Анализ данных, приведённых в таблице 2, показывает, что границы варьирования этого индекса у зелёных лягушек из Удмуртии не совпадают с параметрами из более западных регионов Русской равнины. Это означает, что даже при использовании и данного индекса не исключается вероятность ошибки в идентификации особей зелёных лягушек.

Таблица 2

#### Сравнение интервалов изменчивости значений мультипликативного индекса $I_x$

Источник данных	Значения индекса $I_x$		
	<i>R. lessonae</i>	<i>R. esculenta</i>	<i>R. ridibunda</i>
Удмуртия 07-08.1999	12,76-19,34	21,25-30,10	32,00-71,60
Данные С. В. Таращука (1985)	<21	22< $I_x$ <42	>45

Таким образом, обитание всех трёх видов европейских зелёных лягушек комплекса *R. esculenta* на территории Удмуртии впервые доказано достоверно с помощью метода проточной ДНК-цитометрии. Наши результаты подтверждают мнение некоторых исследователей (Pagano et. al., 1998) о том, что следует очень осторожно подходить к определению видов комплекса только с помощью морфометрии. В условиях Удмуртской Республики из всех морфометрических индексов наиболее надёжно использование мультипликативного индекса.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер Л.* Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом // Экология. 1976. № 2. С. 37-43.
- Боркин Л. Я.* Класс Амфибии, или Земноводные - Amphibia // Ананьева Н.Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов И. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АВФ, 1999. С. 19-174.
- Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д.* Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма, окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979. Т. 89. С. 18-54.
- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А.* Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295, №5. С. 1261-1264.
- Виноградов А. Я., Розанов Ю. М., Цауне И. А., Боркин Л. Я.* Элиминация генома одного из родителей до предмейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. 1988. Т. 30, №6. С. 691-698.
- Лада Г. А.* Среднеевропейские зелёные лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1995. С. 88-109.
- Таращук С. В.* К методике определения европейских зелёных лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) // Вестн. зоологии. 1985: № 3. С.83-85.
- Таращук С. В.* Схема морфометрической обработки представителей семейства настоящих лягушек //Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наук. думка, 1989. С. 73-74.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.* Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е изд. М.: Сов. наука, 1949. 340с.
- Цауне И. А., Боркин Л. Я.* Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зелёных лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1993. С. 34-52.
- Berger L.* Embryonal and larval development of F1 generation of green frogs different combinations // Acta zool. Cracov. 1967. Т. 12, N 7. P. 123-160.
- Böhme G. L., Günther R.* Osteological studies in the European water frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana "esculenta"* (Anura, Ranidae) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd. 55, h. 1. P. 203-215.
- Borkin L. J., Caune I. A., Pikulik M. M., Sokolova T. M.* Distribution and structure of the green frog complex in the USSR // Rocek Z. (Ed.). Studies in herpetology. Prague, 1986. P. 675-678.
- Günther R.* Die Wasserfrosche Europas (Anura - Froschlurche). Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1990. 288 S. (Die neue Brehm-Bucherei. Bd. 600).
- Lada G. A., Borkin L. G., Vinogradov A. E.* Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chemozem Territory of Russia // Russian Journal of Herpetology. 1995. Vol. 1, №. 1. P. 46-57.
- Okulova N. M., Borkin L. J., Bogdanov A. S., Guseva A. Y.* The green frogs in Ivanovo province // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. - Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, 1995. Vol.2. P. 71-94.
- Pagano A., July P.* Limits of the morphometric method for taxonomic field identification of water frogs. Alytes, 1998. Vol. 16. P. 3-4.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M.* Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. 1990. Vol. 33, №5. P. 619-627.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J.M.* Two germ lineages with genomes of different species in one and the same animal // Hereditas, 1991. Vol. 114, № 3. P. 245-251.