

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ТИПЫ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ ЗЕЛЁНЫХ ЛЯГУШЕК РОДА *PELOPHYLAX* FITZINGER, 1843 В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ

А. О. Свинин¹, С. Н. Литвинчук², Л. Я. Боркин³, Ю. М. Розанов²

¹ Казанский (Приволжский) федеральный университет
Россия, 420008, Казань, Кремлевская, 18
E-mail: ranaesc@gmail.com

² Институт цитологии РАН
Россия, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий просп., 4
E-mail: slitvinchuk@yahoo.com, rozanov@mail.cytspb.rssi.ru

³ Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: lacerta@zin.ru

Поступила в редакцию 09.07.2013 г.

С помощью проточной ДНК-цитометрии в Республике Марий Эл выявлены три вида зелёных лягушек: озёрная – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая – *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобная – *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). Последний вид, имеющий гибридное происхождение, в республике достоверно обнаружен впервые. Все изученные особи оказались диплоидами. Из 28 обследованных локалитетов озёрная лягушка обнаружена в 16, прудовая – в 16, съедобная – в 7 пунктах (с помощью ДНК-цитометрии съедобная лягушка отмечена в 5 пунктах). Приведена краткая история изучения зелёных лягушек в Марийском крае. Обсуждается характер их распространения. На территории республики впервые достоверно показано наличие 5 типов популяционных систем: R, L, LE, LR и REL. Впервые для Среднего Поволжья найдена популяционная система REL-типа, в которой часть самцов *P. esculentus* продуцировала гаметы с геномом *P. ridibundus*, а один самец – с геномом *P. lessonae*. Здесь же была обнаружена гибридная самка, имевшая размер генома, промежуточный между таковым у съедобной и озёрной лягушек, что предполагает «неклональную гибридизацию».

Ключевые слова: Amphibia, Anura, Pelophylax, DNA flow cytometry, genome size, distribution, population systems, Mari El.

ВВЕДЕНИЕ

В Среднем Поволжье зелёные лягушки (род *Pelophylax* Fitzinger, 1843; семейство Ranidae Rafinesque, 1814) представлены тремя таксонами: озёрной – *P. ridibundus* (Pallas, 1771), прудовой – *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобной – *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) лягушками (Пестов и др., 2002; Боркин и др., 2003 и др.). Если первые два таксона представляют собой виды, образующие нормальные «менделевские» популяции (в терминологии Wright, 1931), то съедобная лягушка имеет необычное гибридное происхождение от скрещивания озёрной и прудовой лягушек (Berger, 1968) и размножается мероклонально (Tunner, 1974; Боркин и др., 1987; Vinogradov et al., 1990; Plötner, 2005). *Pelophylax esculentus* на большей части ареала образует смешанные популяционные системы с одним или обоими родительскими видами (Uzzell, Berger, 1975) и иногда включает различные по плоидности и типу продуцируемых гамет особей (Боркин и др., 2005).

В настоящее время таксономический состав и распространение зелёных лягушек в Среднем Поволжье с разной степенью подробности изучены в Нижегородской, Пензенской, Ульяновской и Самарской областях (Боркин и др., 2003; Vorkin et al., 2002), республиках Татарстан (Замалетдинов и др., 2005), Чувашия (Ручин и др., 2010) и Мордовия (Ручин и др., 2005). Тем не менее остались неисследованными довольно обширные территории (143.7 тыс. км²) Кировской области и Республики Марий Эл, что образует пробел в выяснении северо-восточной границы распространения всех трех видов комплекса.

Республика Марий Эл расположена на восточной окраине Восточно-Европейской равнины. Она находится на территории двух подзон лесной зоны – южной тайги и хвойно-широколиственных лесов и входит в состав трех физико-географических областей: лесного низменного Заволжья (Марийская низменность), Вятско-Камской возвышенности (Марийско-Вятский увал) и северной части Приволжской

возвышенности (Абрамов, 2000). Разнообразие ландшафтов, как естественного, так и антропогенного происхождения, обнаружение *P. esculentus* в соседних регионах (Нижегородская область, Чувашия и Татарстан), а также данные по биотопическому распределению (Лада, 2003; Ручин и др., 2009) позволяют предполагать наличие в республике всех трех таксонов.

Целью настоящей работы было выявление распространения зелёных лягушек на территории Республики Марий Эл и определение типов образуемых ими популяционных систем. В следующей работе планируется осветить некоторые морфологические особенности популяций исследуемых видов зеленых лягушек.

Для осуществления поставленной цели были выдвинуты следующие задачи: 1) идентификация видов на основе изучения размера ядерного генома соматических клеток; 2) выявление типов продуцируемых гамет зелёных лягушек в исследуемых биотопах; 3) анализ особенностей распространения зелёных лягушек в Республике Марий Эл; 4) установление типов популяционных систем на основании видового состава и продуцируемых гамет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в 2008 – 2013 гг. Первичная идентификация видов зелёных лягушек проводилась на основе морфологических признаков (Лада, 1995). Всего было определено 483 особи из 28 пунктов (табл. 1, 2). Из них 156 особей (37%) из 10 локалитетов были определены с помощью метода проточной ДНК-цитометрии (табл. 3, 4), подробнее описанного ранее (Borkin et al., 2001). Тип продуцируемых самцами гамет определялся также с помощью проточной ДНК-цитометрии (Виноградов и др., 1988) и был изучен у 54 особей, включая 27 гибридов (табл. 5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные морфологические и цитометрические данные (см. табл. 2 – 4) указывают на то, что в Республике Марий Эл обитают три вида зелёных лягушек: озёрная (*P. ridibundus*), прудовая (*P. lessonae*) и съедобная (*P. esculentus*).

Уже первичное определение с помощью внешних признаков (форма пяточного бугорка, положение голеностопных суставов при сложении задних конечностей перпендикулярно оси тела, цвет резонаторов у самцов, структура по-

верхности кожи, размер тела) показало, что исследуемые особи относятся к указанным трем видам. Из 483 особей, изученных по морфологическим признакам, 255 (или 52.8%) было отнесено к прудовой лягушке, 153 (или 31.7%) – к озёрной лягушке, а 75 особей (или 15.5%) были определены как гибридные *P. esculentus* (см. табл. 2).

Известно, что наиболее надежные сведения о видовой структуре дают такие методы определения видов, как гель-электрофорез белковых маркеров, проточная ДНК-цитометрия, идентификация по характерным последовательностям микросателлитной ДНК (Шабанов и др., 2006). Нами, как и ранее во многих других работах, был использован метод проточной ДНК-цитометрии на базе Института цитологии РАН (Санкт-Петербург), который обеспечивает надежное определение видовой принадлежности каждой особи, а также позволяет узнать ее плоидность и тип гамет (у самцов).

Цитометрические данные подтвердили морфологическое определение видового состава зелёных лягушек, обитающих на исследуемой территории. Из 156 особей, отловленных в 10 пунктах и исследованных с помощью метода проточной ДНК-цитометрии, 49 (31.4%) принадлежали к озёрной лягушке, 65 (41.7%) – прудовой лягушке, а 41 особь (26.2%) была отнесена к съедобной лягушке.

В пос. Чермышево была поймана гибридная самка с промежуточным между съедобной и озёрной лягушками значением размера генома (15.61 пг).

Все три таксона были представлены только диплоидными особями и характеризовались не перекрывающимися значениями размера генома в соматических клетках (см. табл. 3, 4; рис. 1). Средний размер генома у озёрной лягушки был равен 16.25 пг, варьируя в пределах 16.02 – 16.52 пг, тогда как у прудовой лягушки – 13.85 пг (13.62 – 14.10 пг). Съедобная лягушка характеризовалась промежуточными значениями размера генома, составлявшими в среднем 15.12 пг (14.83 – 15.37 пг).

У особей родительских видов были обнаружены нормальные гаметы, тогда как самцы гибридного вида либо не продуцировали зрелую сперму (44%), либо производили гаплоидные гаметы, содержащие геномы озёрной (52%) или прудовой (4%) лягушек (см. табл. 5). Во всех исследованных популяциях присутствовали самцы *P. esculentus*, не производящие зрелых сперматозоидов.

Характеристика исследованных местообитаний

| Номер и название локалитета | | Тип водоёма | Координаты | | Водный объект | ФГ | |
|-----------------------------|---|---------------------|------------|--------|---|----|--|
| | | | с. ш. | в. д. | | | |
| Город Йошкар-Ола | | | | | | | |
| 1 | Лесопарк «Сосновая роща» | Русло реки | 56°37' | 47°55' | Река Малая Кокшага | 1а | |
| 2 | Микрорайоны «Чихайдарово», «Большое Чигашево» | Карьеры | 56°36' | 47°53' | | | |
| 3 | Микрорайон «Тарханово» | Пруд | 56°40' | 47°51' | | | |
| 4 | Лесопарк «Дубовая роща» | Русло реки | 56°40' | 47°56' | | | |
| 5 | Микрорайон «Заречный» | Пруд | 56°37' | 47°58' | | | |
| Медведевский район | | | | | | | |
| 6 | Поселок Знаменский | Водохр. | 56°38' | 47°59' | Река Большая Ошла, приток Малой Кокшаги | | |
| 7 | Поселок Цибикинур | Пруды, русло реки | 56°44' | 47°48' | | | |
| 8 | Поселок Нефедкино | Пруды | 56°41' | 47°42' | | | |
| 9 | Поселок Нурма | Пруды | 56°42' | 47°43' | | | |
| 10 | Поселок Краснооктябрьский | Пруды | 56°40' | 47°40' | | | |
| 11 | Окрестности поселка Куптур | Русло реки | 56°43' | 47°49' | | | |
| 12 | Поселок Новотроицк | Карьеры | 56°33' | 47°52' | | | |
| 13 | Село Паганур | Водохр. | 56°38' | 48°05' | | | |
| 14 | Деревня Ошламучаш | Пруд | 56°48' | 47°45' | | | |
| 15 | Поселок Кугуван | Пруды | 56°47' | 47°46' | | | |
| 16 | Поселок Крутой овраг | Карьеры | 56°38' | 47°44' | Река Малая Кокшага | | |
| 17 | Поселок Кузнецово | Русло реки | 56°41' | 48°02' | Река Манага | | |
| 18 | Поселок Лавровка | Пруды | 56°34' | 47°42' | Река Малая Кокшага | | |
| 19 | Деревня Кучки | Пруды | 56°37' | 47°35' | | | |
| Килемарский район | | | | | | | |
| 20 | Заповедник «Большая Кокшага», поселок Шушер | Русло, старицы | 56°40' | 47°16' | Река Большая Кокшага | 1б | |
| 21 | Заповедник «Большая Кокшага» | Карьер | 56°39' | 47°15' | | | |
| 22 | Деревня Килемары | Пруды | 56°46' | 46°52' | Река Большой Кундыш | | |
| Горномарийский район | | | | | | | |
| 23 | Поселок Коротни | Старицы | 56°21' | 46°32' | Река Волга | | |
| 24 | Деревня Сумки | Русло реки | 56°15' | 46°16' | Река Сумка | 2 | |
| 25 | Деревня Чермышево | Русло реки, водохр. | 56°11' | 46°31' | Река Малая Юнга | | |
| Советский район | | | | | | | |
| 26 | Деревня Ронга | Пруд | 56°42' | 48°30' | Река Малый Кундыш | 3 | |
| Волжский район | | | | | | | |
| 27 | Озеро Яльчик | Карстовое озеро | 56°00' | 48°23' | Озеро Яльчик | | |
| Звениговский район | | | | | | | |
| 28 | Поселок Кокшайск | Старицы, русло реки | 56°07' | 47°50' | Река Волга | 1б | |

Примечание. ФГ – физико-географический район (по: Абрамов, 2000): 1 – Марийская низменность, 1а – Оршанско-Кокшагская равнина, 1б – Марийское Полесье, 2 – Приволжская возвышенность, 3 – Марийско-Вятский увал, водохр. – водохранилище.

Самцы *P. esculentus*, продуцировавшие зрелую сперму, как правило, имели крупные (5 мм и более в длину) и реже (20%) среднего размера (3 – 5 мм) семенники. Самцы, не продуцировавшие зрелой спермы, обычно (62%) имели мелкие или полностью отсутствовавшие семенники. Однако часть из них все же имела крупные (15%) или среднего размера (23%) семенники.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Впервые для территории Марий Эл зелёные лягушки были отмечены зоологом А. А. Першаковым (1875 – 1942) под названием «водяная лягушка» (Першаков, 1983, с. 99). Из приведенного им описания («<...> очень крупная <...> предпочитает обширные водоёмы и их берега») можно предположить, что речь могла идти об озёрной лягушке.

Таблица 2
Объемы выборок
для морфометрических исследований

| № | Виды | | | № | Виды | | |
|----|------------|------------|------------|-------|------------|------------|------------|
| | <i>rid</i> | <i>esc</i> | <i>les</i> | | <i>rid</i> | <i>esc</i> | <i>les</i> |
| 1 | 56 | – | – | 16 | 2 | – | – |
| 2 | 24 | – | – | 17 | 2 | – | – |
| 3 | 18 | – | – | 18 | – | – | 7 |
| 4 | 2 | – | – | 19 | – | – | 10 |
| 5 | – | – | 27 | 20 | 9 | 10 | 41 |
| 6 | – | – | 1 | 21 | – | 2 | 5 |
| 7 | 2 | 4 | 1 | 22 | – | – | 1 |
| 8 | – | – | 1 | 23 | 1 | – | – |
| 9 | – | – | 2 | 24 | 1 | – | – |
| 10 | – | 8 | 11 | 25 | 25 | 19 | 8 |
| 11 | 1 | – | – | 26 | 1 | – | – |
| 12 | – | – | 2 | 27 | 6 | – | – |
| 13 | – | – | – | 28 | 3 | – | – |
| 14 | – | 3 | 3 | Всего | 153 | 75 | 255 |
| 15 | – | 29 | 135 | % | 31.7 | 15.5 | 52.8 |

Примечание. *les* – прудовая лягушка; *esc* – съедобная лягушка; *rid* – озёрная лягушка; номера мест поймки приведены в соответствии с табл. 1.

В работе П. Г. Ефремова с соавторами (1984, с. 26) для Марийской АССР отмечено два вида зелёных лягушек – озёрная («*Rana ridibunda*») и прудовая («*Rana esculenta*»). Прудовая лягушка «<...> в Марийской республике встречается часто в замкнутых притеррасных водоёмах поймы Волги и Ветлуги, а также по старицам лесных рек и в некоторых озёрах (Яльчик, Кузнечиха)» (Ефремов и др., 1984, с. 27). Озёрная же лягушка «<...> обычна в юго-западной части, особенно много ее в пойменных водоёмах Волги, Суры, Ветлуги, Большой и Малой Кокшаги, встречается она также и в лесных озёрах – Яльчик, Кузнечиха, Юксары, Аксарт и других» (Ефремов и др., 1984, с. 27; см. табл. 6, рис. 2).

Таблица 3
Средний размер генома у исследуемых видов
зелёных лягушек ($n = 155$)

| Вид | n | $x \pm \sigma$ | $min - max$ | CV |
|----------------------|-----|-------------------|---------------|------|
| <i>P. lessonae</i> | 65 | 13.85 ± 0.107 | 13.62 – 14.10 | 0.8 |
| <i>P. esculentus</i> | 41 | 15.12 ± 0.129 | 14.83 – 15.37 | 0.9 |
| <i>P. ridibundus</i> | 49 | 16.25 ± 0.132 | 16.02 – 16.52 | 0.2 |

Примечание. x – среднее, t – ошибка среднего, $min - max$ – пределы вариации признака, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, %.

Особенности распространения зеленых лягушек в Волжско-Камском крае, включающего и

Республику Марий Эл, были обобщены В. И. Гараниным (Гаранин, 1983; Garaniin, 2000), который также отметил присутствие в Марий Эл озерной («*Rana ridibunda*») и прудовой («*Rana lessonae*») лягушек (табл. 6, рис. 2). В 1996 – 1997 гг. в ходе изучения амфибий и рептилий в заповеднике «Большая Кокшага» В. А. Забиякиным и Е. А. Родиковой был собран материал по численности и морфологии прудовой лягушки «*Rana esculenta* L.» (Забиякин, 1997; Забиякин, Родикова, 1996, 1997). И. Г. Ганеев (1981) привел сведения по морфологии и некоторых аспектах экологии полосатой и бесполосой морф озерной лягушки из оз. Яльчик ($55^{\circ}50' - 56^{\circ}18'$ с.ш.). Озерная и прудовая лягушки отмечены в окрестностях дер. Коркатово (Соловьева, Смирнова, 2006).

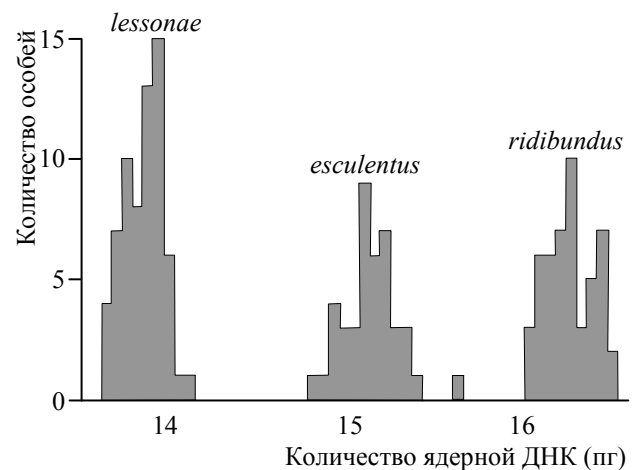


Рис. 1. Количество ядерной ДНК у трёх видов зелёных лягушек рода *Pelophylax* из Республики Марий Эл

Все приведенные выше исследования основаны на идентификации видов по морфологическим признакам. Однако, как известно, значения многих таких признаков у гибридной *P. esculentus* могут в значительной степени перекрываться с родительскими видами (Борисовский и др., 2000). Поэтому более ранние сведения по распространению зеленых лягушек в Марий Эл могут оказаться неточными.

Распространение зеленых лягушек

Согласно нашим данным, из 28 обследованных локалитетов озёрная лягушка была найдена в 16 (57%), прудовая – в 16 (57%), а съедобная – в 7 (25%) локалитетах. Важно отметить, что съедобная лягушка (*P. esculentus*) нами впервые достоверно отмечена для территории Республики Марий Эл, что заполняет пробел в

Таблица 4

Размер генома соматических клеток у зелёных лягушек из исследуемых популяций

| Место поимки | Таксон | Число особей | | Размер генома, пг | | |
|--------------|--------------|--------------|------------------|-------------------|---------------|----------|
| | | | | $x \pm \sigma$ | $min - max$ | $CV, \%$ |
| 1 | <i>rid</i> | 14 | 4♂♂ + 10♀♀ | 16.23 ± 0.029 | 16.16 – 16.26 | 0.2 |
| 2 | <i>rid</i> | 1 | 1♂ | 16.43 | – | – |
| 7 | <i>rid</i> | 1 | 1♂ | 16.44 | – | – |
| | <i>esc</i> | 3 | 1♂ + 2♀♀ | 15.21 ± 0.016 | 15.19 – 15.22 | 0.1 |
| 15 | <i>les</i> | 42 | 20♀♀ + 21♂♂ + 1s | 13.84 ± 0.116 | 13.62 – 14.02 | 0.8 |
| | <i>esc</i> | 17 | 3♀♀ + 13♂♂ + 1s | 15.10 ± 0.094 | 14.83 – 15.26 | 0.6 |
| 16 | <i>rid</i> | 1 | 1♀ | 16.41 | – | – |
| 18 | <i>les</i> | 7 | 5♀♀ + 2♂♂ | 13.89 ± 0.067 | 13.77 – 13.97 | 0.5 |
| 20 | <i>les</i> | 4 | 4♂♂ | 13.83 ± 0.043 | 13.78 – 13.87 | 0.3 |
| | <i>esc</i> | 1 | 1♂ | 15.11 | – | – |
| | <i>rid</i> | 1 | 1♂ | 16.39 | – | – |
| 21 | <i>les</i> | 5 | 4♂♂ + 1♀ | 13.85 ± 0.082 | 13.77 – 13.99 | 0.6 |
| | <i>esc</i> | 2 | 2♂♂ | – | 15.12 – 15.18 | – |
| 27 | <i>rid</i> | 6 | 2♀♀ + 2♂♂ + 2j | 16.13 ± 0.099 | 16.02 – 16.26 | 0.6 |
| 25 | <i>les</i> | 7 | 4♀♀ + 2♂♂ + 1s | 13.88 ± 0.141 | 13.74 – 14.10 | 1.0 |
| | <i>esc</i> | 18 | 4♀♀ + 13♂♂ + 1s | 15.12 ± 0.170 | 14.87 – 15.37 | 1.1 |
| | <i>rid</i> | 25 | 8♀♀ + 17♂♂ | 16.26 ± 0.155 | 16.02 – 16.52 | 1.0 |
| | <i>nonkl</i> | 1 | 1♀ | 15.61 | – | – |

Примечание. *les* – прудовая лягушка; *esc* – съедобная лягушка; *rid* – озёрная лягушка; *s* – полувзрослые; *j* – сеголетки; *nonkl* – неклональный гибрид между озёрной и съедобной лягушками; номера мест поимки приведены в соответствии с табл. 1.

изучении распространения гибридного таксона в Поволжье (см.: Лада и др., 2011; рис. 1). Кроме того, уточнена северная граница этого вида, проходящая через окрестности пос. Кугуван (см. табл. 1, рис. 3, № 15).

Таблица 5

Тип гамет, продуцируемых самцами в исследуемых популяциях

| Популяция | <i>esc</i> | <i>rid</i> | <i>les</i> |
|-----------|--------------|------------|------------|
| 1 | – | 3R | – |
| 7 | 1N | 1R | – |
| 15 | 8R, 2N | – | 5L |
| 18 | – | – | 1L |
| 20 | 1N | – | 2L |
| 21 | 1R, 1N | – | – |
| 25 | 5R, 1L, 7N | 14R | 1L |
| Всего | 14R, 12N, 1L | 18R | 9L |

Примечание. Номера локалитетов приводятся в соответствии с табл. 1; N – гаметы в небольшом количестве или их практически нет (менее 15% гаплоидных клеток в суспензии, полученной из семени); R – гаметы, содержащие геном озёрной лягушки; L – гаметы, содержащие геном прудовой лягушки.

В отличие от других регионов Волжского бассейна, доля мест, в которых была найдена *P. esculentus*, в Республике Марий Эл составила

25%, что больше напоминает ситуацию в Центрально-Черноземном районе, где гибриды были обнаружены в 21% обследованных пунктов (Lada et al., 1995), чем в Среднем Поволжье, где они явно более редки, составляя менее 10% (Borkin et al., 2002, table 5).

Во всех исследуемых популяциях съедобная лягушка не уступала по численности родительским видам, однако и не преобладала над ними, составляя 17 – 57% от всех отловленных особей. Преобладание *P. esculentus* в выборке из Чермышьево (см. рис. 3, № 25) было связано с селективным отловом. К сожалению, малый объем обследованных выборок на изучаемой территории не позволяет нам в полной мере говорить о соотношении численности видов в локалитетах и данный вопрос нуждается в дополнительном изучении.

Во всех изученных местах озёрные лягушки заселяют водоёмы открытого типа, встречаясь по берегам крупных и небольших рек, в пойменных водоёмах, заболоченных старицах, водохранилищах, а также в неглубоких прудах искусственного происхождения. Прудовые лягушки встречались в небольших лесных водоёмах «замкнутого» типа; в окрестностях г. Йошкар-Ола они были найдены и в крупных водохранилищах (см. рис. 3, № 6, 13).

Таблица 6

Литературные данные по распространению зелёных лягушек в Республике Марий Эл

| №№ | Локалитет | Отмеченные виды | Координаты | | Публикация |
|----|--|---|------------|--------|---|
| | | | с. ш. | в. д. | |
| 1 | Горномарийский район, урочище «Соколиная гора» (в настоящее время остров Соколиная гора) | <i>Rana lessonae</i> | 56°21' | 46°31' | Garanin, 2000 (по сообщению Х.Ф. Балдаева) |
| 2 | Горномарийский район, оз. Аксарт | <i>Rana ridibunda</i> | 56°32' | 46°36' | Ефремов и др., 1984 |
| 3 | Волжский район, оз. Яльчик | <i>Rana ridibunda</i> | 56°00' | 48°23' | Ганеев, 1981; Ефремов и др., 1984; Garanin, 2000; |
| | | « <i>Rana esculenta</i> » | | | Ефремов и др., 1984 |
| 4 | Волжский район, д. Бизюргуб | <i>Rana ridibunda</i> <i>Rana lessonae</i> | 55°57' | 48°38' | Garanin, 2000 |
| 5 | Волжский район, д. Большие Параты (в настоящее время д. Новые Параты) | <i>Rana lessonae</i> | 56°44' | 47°48' | Garanin, 2000 |
| 6 | Килемарский район, заповедник «Большая Кокшага», пос. Шушер | <i>Rana ridibunda</i> <i>Rana lessonae</i> | 56°40' | 47°16' | Garanin, 2000 (по сообщению Е. А. Родиковой, 1996–1998 гг.) |
| 7 | Килемарский район, д. Актаюж | <i>Rana lessonae</i> | 56°40' | 47°00' | Garanin, 2000 |
| 8 | Килемарский район, оз. Юксары | <i>Rana ridibunda</i> | 56°18' | 47°02' | Ефремов и др., 1984 |
| 9 | Медведевский район, оз. Ломашьер | <i>Rana lessonae</i> | 56°29' | 47°27' | Garanin, 2000 (по сообщению Ю. С. Котова, 1973) |
| 10 | Звениговский район, д. Ташнур | <i>Rana lessonae</i> | 56°09' | 48°15' | Garanin, 2000 |
| 11 | Звениговский район, оз. Кузнечиха | « <i>Rana esculenta</i> » | 56°12' | 47°46' | Ефремов и др., 1984 |
| 12 | Город Йошкар-Ола | <i>Rana lessonae</i> | 56°37' | 47°55' | Garanin, 2000 |
| 13 | Сернурский район, д. Василенки | <i>Rana ridibunda</i> | 57°09' | 49°05' | Garanin, 2000 |
| 14 | Моркинский район, д. Коркатово | Озёрная и прудовая лягушки | 56°21' | 48°45' | Соловьева, Смирнова, 2006 |

Примечание. Координаты точек проставлены авторами данной публикации (за исключением № 3) и в указанных литературных источниках не отмечены.

Съедобная лягушка отмечена нами в 7 пунктах, в том числе в 5 из них с помощью проточной ДНК-цитометрии. Распространение этого гибридогенного вида в основном приурочено к экотонным сообществам, расположенным на границе леса и открытых ландшафтов и зачастую представляющим «опушечные» водоёмы.

Из 14 точек, указанных в литературных источниках (см. табл. 6), нами проверены только 3 локалитета (пос. Шушер, оз. Яльчик и г. Йошкар-Ола). В оз. Яльчик обнаружить прудовую лягушку нам не удалось, хотя, согласно литературным данным, она встречалась там ранее (Ефремов и др., 1984). В пос. Шушер под названием «*Rana esculenta*» (Забякин, Родикова, 1996), по нашим данным, скрываются два таксона – *P. lessonae* и *P. esculentus*. В черте г. Йошкар-Ола, помимо отмеченной здесь прудовой лягушки (Garanin, 2000), встречается и озерная лягушка. Если первый вид заселяет периферические, прилегающие к лесным массивам биотопы, то озерная лягушка в городе привязана к р. Малая Кокшага и крупным водоёмам (котлованам, ста-

рицам, водохранилищам), расположенным неподалеку от р. Малая Кокшага. Таким образом, литературные данные оказываются неполными или неверными, и такая ситуация вполне возможна и для других мест, перечисленных в табл. 6, что требует дополнительных исследований.

Исходя из вышесказанного, можно сделать предположение, что на территории Марийско-Вятского увала и Правобережья, где имеется большое количество открытых крупных водоёмов, будет преобладать озерная лягушка, тогда как на территории Марийского полесья и Оршанско-Кокшагской равнины, покрытых плотными лесными массивами, должна доминировать прудовая лягушка.

Популяционные системы

Зелёные лягушки образуют на территории Марий Эл 5 типов популяционных систем из 7 известных для Волжского бассейна (Borkin et al., 2002) и Русской равнины в целом (Лада и др., 2011). Такое же число ранее было выявлено в Нижегородской области и в Удмуртии (Borkin et

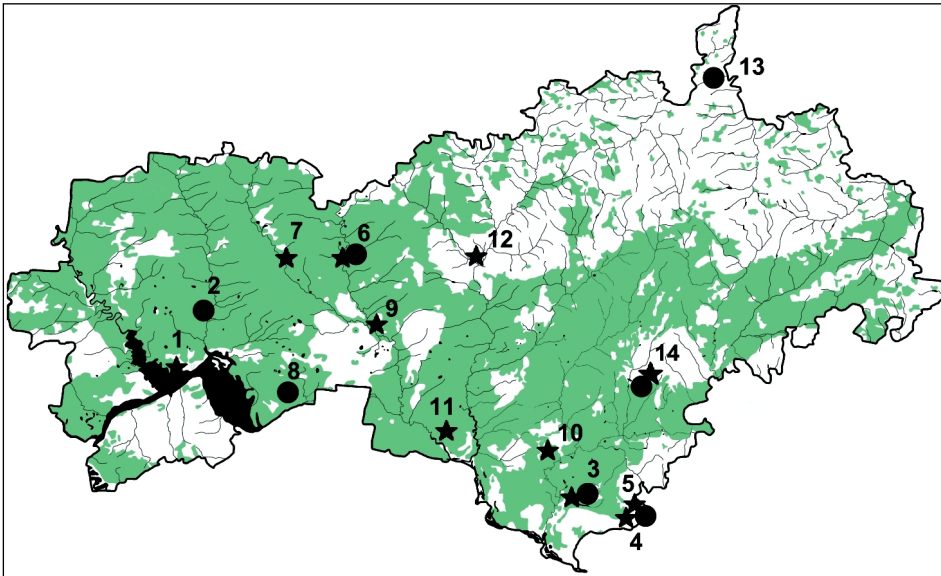


Рис. 2. Распространение зелёных лягушек в Республике Марий Эл (по литературным данным). Звездочкой отмечены местообитания прудовой лягушки («*Rana esculenta*» или «*Rana lessonae*»), включающей современных прудовую и съедобную лягушек; кружком обозначены местонахождения озёрной лягушки; номера точек соответствуют табл. 6

al., 2002, table 6). Это – два варианта «чистых» популяций, состоящих из особей только одного из родительских видов (популяционные системы L- и R-типов), и три смешанные популяционные системы LE-, LR- и REL-типов, включающие гибридов и родительские виды (табл. 7).

Популяционные системы L- и R-типа представляют собой «чистые» менделевские популя-

ции прудовой и озёрной лягушек, соответственно (см. табл. 7). Из них наибольшее распространение имеют системы R-типа, встреченные в 12 пунктах, тогда как популяции прудовой лягушки обнаружены в 8.

Совместное обитание обоих родительских видов без образования гибридов, т. е. популяционная система RL-типа, обнаружена нами лишь в одном пункте – водохранилище в пос. Паганур (№ 13), расположенном на р. Пуялка (приток р. Манага). Такие системы известны в Поволжье, например, в Ивановской и Нижегородской областях (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003), а также в Удмуртии (Борисовский и др., 2001), однако они редки и составляют менее 3% на Русской равнине (Лада и др., 2011).

Большой интерес вызывают популяционные системы, в которых гибридный таксон (*P. esculentus*) сосуществует с одним или двумя родительскими видами.

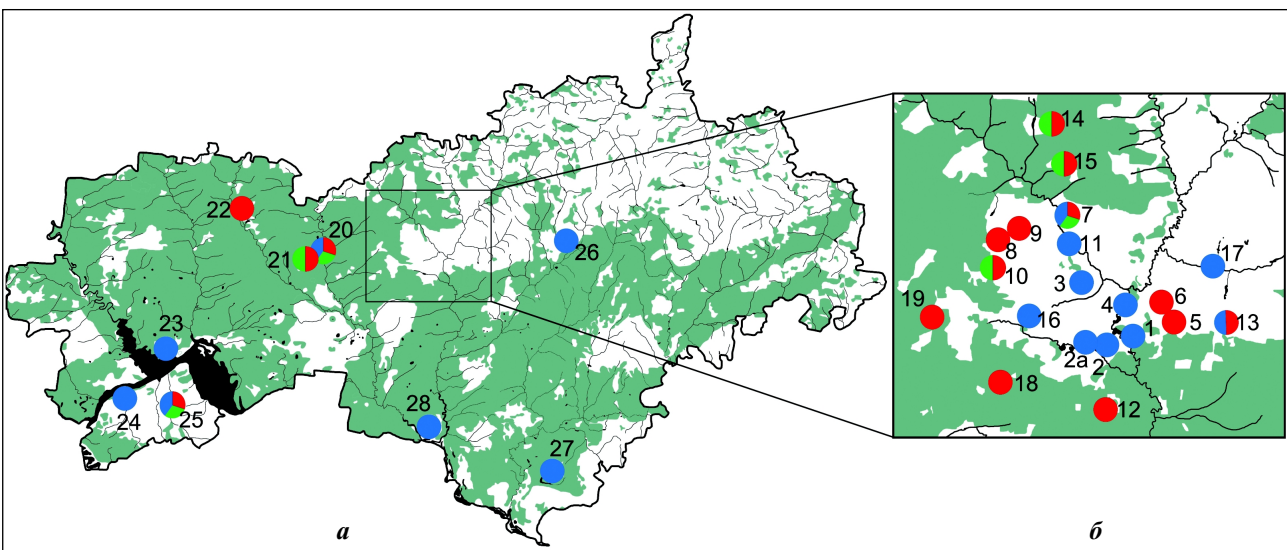


Рис. 3. Распространение и типы популяционных систем европейских зелёных лягушек в Республике Марий Эл (наши данные): *а* – карта-схема Республики Марий Эл, *б* – карта-схема г. Йошкар-Ола и его окрестностей; синий цвет – озёрная лягушка, зелёный – съедобная и красный – прудовая. Сочетание этих цветов характеризует тип популяционной системы: только синие точки – R-тип; красные – L-тип; красные с зелёным – LE-тип; синие с красным – RL-тип; все три цвета – REL-тип; номера точек приведены в соответствии с табл. 1 (точка 2а – микрорайон «Большое Чигашево»)

Таблица 7
Типы популяционных систем (ПС) и места обнаружения видов в Республике Марий Эл

| Тип ПС и таксоны | Номера локалитетов | Количество локалитетов (% от 28) |
|------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|
| L | 5, 6, 8, 9, 12, 18, 19, 22 | 8 (29%) |
| R | 1 – 4, 11, 16, 17, 23, 24, 26 – 28 | 12 (42%) |
| LR | 13 | 1 (4%) |
| LE | 10, 14, 15, 21 | 4 (14%) |
| LER | 7, 20, 25 | 3 (11%) |
| <i>Pelophylax ridibundus</i> | 1 – 4, 7, 11, 13, 16, 17, 20, 23 – 28 | 16 (57%) |
| <i>Pelophylax lessonae</i> | 5 – 10, 12 – 15, 18 – 22, 25 | 16 (57%) |
| <i>Pelophylax esculentus</i> | 7, 10, 14, 15, 20, 21, 25 | 7 (25%) |

Примечание. Номера локалитетов приводятся в соответствии с табл. 1 (см. также рис. 3).

Популяционная система LE-типа отмечена в четырех локалитетах (см. табл. 7) и представлена в Республике Марий Эл самцами и самками прудовой и съедобной лягушек. Гибридные самцы в таких системах продуцировали сперму с клональным геномом *ridibundus* (или не продуцировали её вовсе). В заповеднике «Большая Кокшага» (№ 21) такая система была встречена в лесном водоёме, образовавшемся на месте небольшого песчаного карьера. В пос. Кугуван (№ 15) лягушки обитали в небольших искусственных водоёмах, которые располагались недалеко друг от друга (цепь пожарных водоёмов, отделённых друг от друга расстоянием в 300 м). В искусственных прудах данный тип популяционных систем встречен и на территории пос. Краснооктябрьский (№ 10). В пос. Ошла-мучаш (№ 14), расположенном сравнитель-

но недалеко от пос. Кугуван, популяционная система LE-типа была обнаружена в искусственном водохранилище, образованном на безымянной речке, впадающей в Большую Ошлу.

Особого рассмотрения заслуживают три смешанные популяционные системы REL-типа.

Одна из них была выявлена в заповеднике «Большая Кокшага» в окрестностях пос. Шушер (см. табл. 1, № 20). У единственного гибридного самца отсюда, изученного с помощью проточной ДНК-цитометрии, элиминировались гаметы с геномом *ridibundus* (от озёрной лягушки) и клонально передавался геном прудовой, что характерно для *P. esculentus* из популяционных систем

RE-типа. Однако этот самец имел редуцированный семенник и практически не производил зрелой спермы (10% гаплоидных клеток в суспензии, полученной из семенника). В данном пункте озёрные лягушки заселяют русло р. Большая Кокшага, прудовые – пруды, расположенные на территории поселка, в то время как гибридные съедобные лягушки встречаются и в прудах, и в русле реки. В репродуктивный период все три вида образуют общие группы размножения и встречаются во всех указанных типах биотопов. Однако в прудах заметно преобладает *P. lessonae*, а по берегам реки – *P. ridibundus* и *P. esculentus*.

В пос. Цибикинур и его окрестностях (см. табл. 1, № 7) также зарегистрировано обитание трех видов зелёных лягушек. Озёрная лягушка проникает в данные биотопы по р. Большая Ошла



a



б

Рис. 4. Места обитания популяционных систем REL-типа: *a* – водоём в окрестностях д. Чермышево (табл. 1, № 25), *б* – русло р. Большая Кокшага в окрестностях пос. Шушер (табл. 1, № 20)

(ниже по течению встречена чистая популяционная система R-типа, № 11). Прудовая лягушка заходит из северных лесных территорий. Гибриды встречаются как в русле реки, так и в прудах на территории поселка. Однако из-за сильной редукции гонад тип продуцируемых местными гибридами гамет нам определить не удалось.

Еще одна популяционная система REL-типа была отмечена на правобережной части Республики Марий Эл. Несмотря на то, что этот участок республики относится к полосе хвойно-широколиственных лесов, в настоящее время значительная его часть вырублена и отведена под сельскохозяйственные угодья (Абрамов, 2000). Зелёные лягушки встречены здесь в окрестностях д. Чермышьево (см. табл. 1, № 25) в небольшом водохранилище (длина около 1.5 км и ширина 0.4 км), образованном на р. Малая Юнга недалеко от ее истока (см. рис. 3, № 25).

Как правило, в данной популяционной системе обитали самцы мероклональных гибридов, не продуцировавшие зрелой спермы (54%) или дающие гаметы с геномом *ridibundus* (38%). Это говорит о том, что большинство гибридов в данной популяции было получено от возвратных скрещиваний *P. esculentus* с *P. lessonae*. Однако в этой же популяции нами был найден один гибрид, продуцирующий гаметы с геномом *lessonae*, что характерно для популяций RE-типа. Таким образом, в данной системе REL-типа нами были обнаружены самцы *P. esculentus*, продуцировавшие два типа гамет, что ранее в Среднем Поволжье не отмечалось.

Еще одной необычной особенностью популяционной системы REL-типа в пос. Чермышьево оказалась гибридная самка, имевшая размер генома, промежуточный (15.61 пг, рис. 1) между таковым у съедобной (15.12±0.170 пг) и озёрной лягушками (16.26±0.155 пг) из этой же популяции. Предполагаем, что данная особь представляла собой результат редко встречающейся «неклональной гибридизации» между съедобной и озёрной лягушками, ранее отмеченный на востоке Украины (Borkin et al., 2004, table 2) и впервые зарегистрированный нами в Среднем Поволжье.

Следует заметить, что *P. esculentus* из Чермышьевского водохранилища проявляют значительное сходство с *P. ridibundus* по внешним морфологическим признакам: две особи *P. esculentus* были изначально идентифицированы как *P. ridibundus*, а одна особь *P. ridibundus* – как *P. esculentus*.

Таким образом, полученные авторами статьи данные по Республике Марий Эл заполняют пробел в изучении гибридогенного комплекса Среднего Поволжья, существовавший ранее. Однако, несмотря на это, вопрос о распространении зелёных лягушек и образуемых ими популяционных систем на территории Республики Марий Эл, а также соседней Кировской области нуждается в дальнейших исследованиях.

Благодарности

Авторы статьи искренне благодарны В. И. Казакову (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) и П. А. Селезневу (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола) за помощь в сборе материала, В. И. Гаранину (Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань) за ценные замечания по работе, Р. И. Замалетдинову (Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань), Х. Ф. Балдаеву, Е. А. Пузаткиной, А. В. Онегову, (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола) за предоставление материалов, Г. П. Дробот, Л. А. Степановой, В. А. Забиякину (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола), директору заповедника «Большая Кокшага» М. Г. Сафину (Йошкар-Ола) за содействие и помощь при проведении работы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-01277).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Н. В. 2000. Флора Республики Марий Эл : инвентаризация, анализ, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. 164 с.
- Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2000. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. № 5. С. 70 – 75.
- Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2001. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестн. Удмуртского уни-та. № 5. С. 51 – 63.
- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне А. Е. 1987. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* : доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. Т. 295, № 5. С. 1261 – 1264.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзуллин А. И., Замалетдинов Р. И. 2003. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*

lenta: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья : материалы регион. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 7 – 12.

Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. 2005. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Матеріали Першої конференції Українського герпетол. т-ва / Зоомузей ННПМ НАНУ. Київ. С. 23 – 26.

Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. Я., Боркин Л. Я. 1988. Элиминация генома одного из родителей до предрекомбинативной синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. Т. 30, № 6. С. 691 – 697.

Ганеев И. Г. 1981. О некоторых аспектах экологии и полиморфизме рисунка озерной лягушки на северо-востоке ареала // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 34.

Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 175 с.

Ефремов П. Г., Корнеев В. А., Русов Ю. Н. 1984. Животный мир Марийской АССР. Наземные позвоночные : земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие. Йошкар-Ола : Мар. кн. изд-во. 128 с.

Забиякин В. А. 1997. Амфибии и рептилии заповедника «Большая Кокшага» // Состояние малых рек Республики Марий Эл. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 26 – 27.

Забиякин В. А., Родикова Е. А. 1996. Фенооблик популяций амфибий заповедника «Большая Кокшага» // Вавиловские чтения : Диалог наук на рубеже XX – XXI веков и глобальные проблемы современности : материалы постоянно действующей междисциплинарной науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 339 – 340.

Забиякин В. А., Родикова Е. А. 1997. Эколого-морфологические особенности популяции прудовой лягушки (*Rana esculenta* L.) некоторых биотопов Республики Марий Эл // Вторые Вавиловские чтения : материалы постоянно действующей Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. техн. ун-та. Ч. 2. С. 185 – 186.

Замалетдинов Р. И. 2005. О структуре комплекса зеленых лягушек в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Тр. Волж.-Кам. природного заповедника. Вып. 6. С. 326 – 333.

Лада Г. А. 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов : Изд-во Тамбов. гос. пед. ин-та. С. 88 – 109.

Лада Г. А. 2003. Смешанные популяционные системы REL-типа зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в пойменных биогеоценозах реки Воронеж (Липецкая и Тамбовская области) // Вопросы герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва

им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 154 – 157.

Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. 2011. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Русская коллекция. С. 142 – 148.

Першаков А. А. 1983. Пресмыкающиеся и земноводные Марийской АССР // Очерки о животных Марийской АССР. Йошкар-Ола : Маркнигиздат. С. 98 – 105.

Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунев Д. П. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Нижегородской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги / Междунар. Социально-экологический союз «Дронт». Н. Новгород. С. 9 – 72.

Ручин А. Б., Рыжов М. К., Артаев О. Н., Лукьянов С. В. 2005. История изучения и распространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* Complex) в Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110, вып. 1. С. 3 – 11.

Ручин А. Б., Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., Замалетдинов Р. И. 2009. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволж. экол. журн. № 2. С. 137 – 147.

Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. 2010. О фауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Чувашии // Науч. тр. национального парка «Чаваш вармане». Чебоксары. Т. 3. С. 102 – 110.

Соловьева А., Смирнова А. 2006. Морфология и этиология амфибий окрестностей деревни Коркатово // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та. С. 387 – 388.

Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазена Г. А. 2006. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* Complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісн. Харків. нац. уніту ім. В. Н. Каразіна. Сер. біологія. Вип. 3. № 729. С. 208 – 220.

Berger L. 1968. Morphology of the F₁ generation of various crosses within *Rana esculenta* complex // Acta Zoologica Cracoviensia. № 13. P. 301 – 324.

Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. 2004. Mass occurrence of polyploidy green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Rus. J. of Herpetology. Vol. 11, № 3. P. 194 – 213.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. 2002. The distribution of

green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, Central European Russia // Rus. J. of Herpetology. Vol. 9, № 3. P. 195 – 208.

Garanin V. I. 2000. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 5. P. 79 – 132.

Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* – complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Rus. J. of Herpetology. Vol. 2, № 1. P. 46 – 57.

Plötner J. 2005. Die westpaläarktischen Wasserfrösche : von Märtyren der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld : Laurenti-Verlag. 160 S.

Tunner H. G. 1974. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung. Bd. 12, h. 4. S. 309 – 314.

Uzzell T., Berger L. 1975. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta* // Proc. of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. № 127. P. 13 – 24.

Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males : cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. Vol. 33, № 5. P. 619 – 627.

Wright S. 1931. Evolution of mendelian populations // Genetics. Vol. 16, № 1. P. 97 – 159.

DISTRIBUTION AND POPULATION SYSTEM TYPES OF GREEN FROGS (*PELOPHYLAX* FITZINGER, 1843) IN MARI EL REPUBLIC

A. O. Svinin¹, S. N. Litvinchuk², L. J. Borkin³, and J. M. Rosanov²

¹ Kazan (Volga Region) Federal University
18 Kremlevskaya Str., Kazan 420008, Russia
E-mail: ranaesc@gmail.com

² Institute of Cytology RAS
4 Tikhoretsky Pr., Saint-Petersburg 194064, Russia
E-mail: slitvinchuk@yahoo.com, rozanov@mail.cytspb.rssi.ru

³ Zoological Institute RAS
1 Universitetskaya emb., St. Petersburg 199034, Russia
E-mail: lacerta@zin.ru

Three species of green frogs were identified in Mari El Republic by means of the DNA flow cytometry analysis, namely: the marsh or lake frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), the pool frog, *P. lessonae* (Camerano, 1882), and the edible frog, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). The last species (of hybrid origin) was reliably recorded in this territory for the first time. All specimens were diploid. Among 28 localities studied, the lake frog was found in 16 ones, the pond frog in 16 ones, and the edible frog in 7 localities (hybrid specimens in five localities were evidenced by DNA flow cytometry). The history of green frog studies in Mari El is briefly outlined. The distribution of each species is discussed. Five types of population systems were revealed in the territory of the republic, namely: R, L, RL, LE, and REL. In a REL system, some males of *P. esculentus* produced haploid gametes of *ridibundus* while others did *lessonae*. In the same REL population system, a hybrid female had a genome size which was intermediate between *P. esculentus* and *P. ridibundus* suggesting non-clonal hybridization.

Key words: Amphibia, Anura, Pelophylax, DNA flow cytometry, genome size, distribution, population systems, Mari El.