

9. Gorman C. M., Howard B. N. *Nucleic Acids Research*, 11, 21, 7631—7648, 1983.
10. Karageuzyan K. G., Zakharian R. A., Bakuntz K. A., Ovaktimian S. S. *Guisseppe Porcellati Foundation International Meeting on Neurochem. Aspects of Phospholipid Metab.*, May 26—28, Perygia, Italy, 66, 1988.
11. Loyter A., Scangos G., Yuricek D., Keene D., F. H. Ruddle. *Experimental Cell Research*, 139, 223—234, 1982.
12. Nandl P. K., Legrand A., Nicolau C. *The J. of Biological Chemistry*, 261, 35 16722—16726, 1986.
13. Southern E. M., *J. Mol. Biol.*, 98, 3, 503—517, 1975.
14. Willingham M. C., Pöstan I. *Intern. Rev. of Cytology*, 92, 51—85, 1984.
15. Zakharian R., Karageuzyan K., Ovaktimian S. *ISF—JOCS World Congress*, Sept 26—30, Tokyo, 3, P12, 357, 1988.

Поступило 26.VI 1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 9—10, (42), 1989

УДК 597:591.58

## БИОАКУСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОЗЕРНЫХ ЛЯГУШЕК (*RANIDAE*; *RANA RIDIBUNDA*) В АРМЕНИИ КАК ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВОСТОЧНОЙ ФОРМЫ

ГАНС ШНЕЙДЕР\*, Э. М. ЕГИЛАЗАРЯН

\*Боннский университет, ФРГ,  
Ереванский государственный университет, кафедра зоологии

На основании результатов биоакустических исследований делается вывод, что лягушка *R. ridibunda*, обитающая в Армении, принадлежит к восточной форме, которая распространена по всей Малой Азии.

Կենսաակուստիկական ուսումնասիրությունների արդյունքների հիման վրա եզրակացություն է արվում, որ Հայաստանում բնակվող *R. ridibunda* գորտը պատկանում է արևելյան տիպին, որը տարածված է Փոքր Ասիայում:

In a lake near Yerevan ca. 1200 m above sea level the lake frogs were in the main spawning phase during the second half of April. At the same time they were only in the prespawning phase in Lake Sevan which is about 1900 m above sea level. Mating calls were recorded in the range from 13 to 24.6° water temperature. Many call parameters are correlated with temperature. According to the structure of the mating calls the lake frogs in Armenia represent the eastern form which has already been found in Israel, western Turkey and in the delta of the Nile. However, there are differences demonstrating that the lake frogs in Armenia are more closely related to the lake frogs in western Turkey than to those in Israel and the Nile delta.

Фауна Армении—лягушка озерная *Rana ridibunda*—биоакустические параметры.

Результаты недавно проведенных биоакустических исследований *Rana ridibunda* свидетельствуют о том, что лягушки, которые до сих пор от-

\* Директор Института зоологии, профессор.

(к ст. Х. Шнейдера, Э. М. Егназаряна)

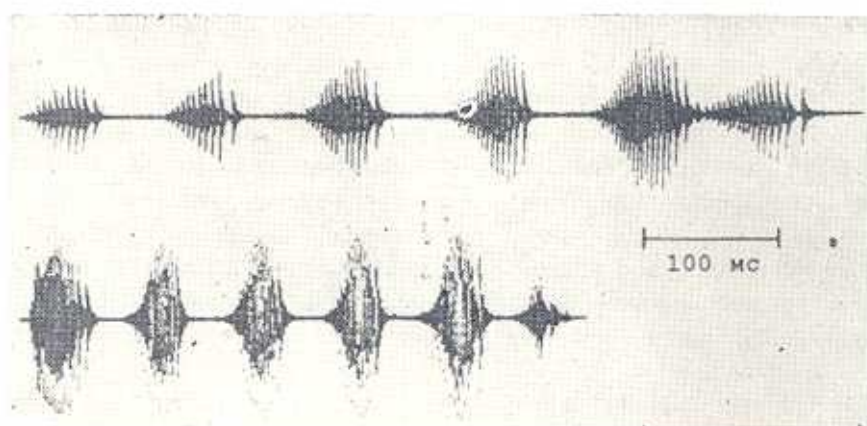


Рис. 1. Осциллограммы двух брачных криков, зарегистрированных при температуре воды 16° (наверху) и 24° (внизу).

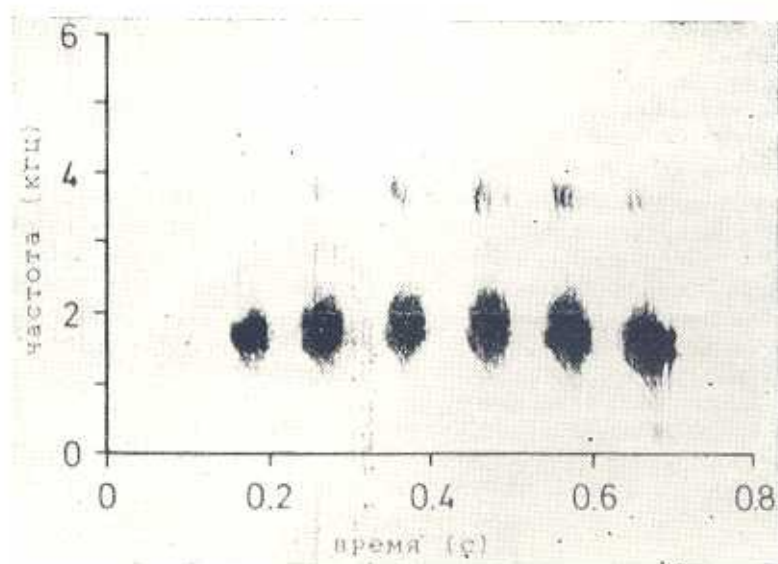


Рис. 2. Спикограмма брачного крика при 18°. Установление фильтра «wide».

носились к этому виду, неодинаковы. Анализ брачных криков *R. ridibunda* в Северной Греции [8], Израиле [5] и Южной Югославии [3] показал почти полное соответствие их у особей из Греции и Югославии, и значительные отклонения у озерных лягушек, обитающих в Израиле. Это привело к мысли, что озерные лягушки в Израиле представляют собой новый подвид или даже новый вид [8]. Это мнение подтвердилось также сравнительными электрофоретическими исследованиями [6].

Поскольку брачные крики являются чрезвычайно специфическими и поэтому ценными признаками для выяснения родственных связей, в дальнейшем исследовались две новые популяции озерной лягушки. Эти исследования показали, что восточная форма озерной лягушки имеет широкое распространение. Ермани и др. [2] доказали ее распространение в окрестностях Измира и в 220 км к юго-западу от Измира, Акеф и Шнейдер [1] — в дельте Нила.

Брачные крики озерных лягушек в Египте и в Израиле одинаковы. В Западной Турции они несколько отличаются, поэтому можно предположить, что здесь речь идет о популяциях, обитающих на окраине ареала.

Из проведенных до сих пор исследований вытекает, что восточная форма озерной лягушки обитает на территории, примыкающей с востока к Средиземному морю, насколько нам известно, от Турции до Египта. В связи с этим возникает другой вопрос: какова протяженность области распространения новой формы озерной лягушки в восточном направлении. Для выяснения этого вопроса мы провели биоакустические исследования популяций озерных лягушек в Армении.

*Материал и методика.* Магнитофонные записи производили от 20 апреля до 4 мая 1989 г. на берегу озера, расположенного на окраине Еревана (1200 м над ур. м.) при температурах воды 14,8—24,6°. Были записаны также крики озерных лягушек озер Севан, Паралич и вод долины р. Мармарик в 15 км. от г. Раздана (около 1900 м над ур. м.). Температура воды при записи криков в этих водоемах составляла 13—18,9°.

Запись коммуникационных сигналов производили магнитофоном *Stellavox* SP 8 в микрофоном *Sennheiser* MKH 816T. Обработка их производилась на основании осциллограмм (Tektronix 502 A, Toennies Recordine Kamera), сонограмм (Kay Electric Sonograph 7029 A) и спектрограмм (Nicolet UA 400 A). Статистический учет проводили при помощи программы *Statgraphics* (STSC, Inc. Rockville, США).

Для достижения как можно более стандартизированных данных, определения длительности криков и интервалов между криками из средней части серии криков были выделены по три крика и три интервала, вымеренные на осциллограммах, и установлена их средняя величина. Таким же образом для определения длительности группы импульсов и интервалов между ними для трех криков одной серии, каждый раз, начиная со второй группы, вымеряли три группы импульсов и по три интервала между ними и устанавливали соответствующую среднюю величину. В основе статистических учетов лежат средние величины, лишь учет длительности криков с 4, 6 и 8 группами импульсов опирается на отдельные значения.

*Результаты и обсуждение.* В начале наблюдений озерные лягушки, обитающие в озере под Ереваном, находились в главном периоде нереста. Как днем, так и ночью самцы квакали очень терпеливо. Имелись три группы квакающих лягушек: две на юго-западном берегу

озера и очень большая группа (более 100 лягушек), обитающая в 50 м от берега в участке с богатой вегетацией. В ночь на 21 апреля 1989 г. многие пары нерестились.

Несколько дней спустя наступил период после нереста. Число квакающих самцов в местах квакания значительно сокращалось. Самая высокая активность кваканья теперь отмечалась до обеда, сразу после обеда и вечером. От 17.00 до 18.00 ч кваканье было совсем незначительным, в основном царил совершенная тишина. Лягушки в это время занимались поисками корма. При этом многие, прежде всего молодые особи, часто выходили из воды и охотились на насекомых, в большинстве случаев на мух.

Фенологически эти лягушки представляли собой три вида: особи с травянисто-зеленой спиной, покрытой темно-зелеными пятнами, с коричневатой спиной и со светло-зелеными линиями в основном на коричневатой спине.

В расположенных на более высоком уровне регионах озер Севан, Паралич и водах долины р. Мармарик озерные лягушки с 26 апреля до 3 мая 1989 г. проходили лишь фазу до нереста. Активность кваканья соответственно до обеда и вечером была высокой.

Характерно, что брачные крики состоят из групп импульсов. Амплитуда импульсов в начале каждой группы является небольшой, затем быстро увеличивается и около середины достигает максимума (рис. 1, см. вклейку). Согласно сонограмме (рис. 2, см. вклейку) и амплитудной спектрограмме, звуковая энергия распределяется в основном в диапазоне частот 1500—2500 Гц; диапазон примерно 3500 Гц содержит энергию. Брачные крики озерных лягушек озер Севан, Паралич и р. Мармарик не отличаются от криков лягушек под Ереваном, т. е. все записанные крики составляют одну выборку.

Озерные лягушки производят брачные крики всегда как ряд криков. Число криков, составляющих такую серию, значительно колеблется.

Как и следовало ожидать, многие параметры криков коррелируют с температурой воды (табл.). При повышении температуры сокращается как длительность криков (рис. 3а, б), так и перерывы между ними (рис. 4). Эти изменения отражаются и на периоде крика (рис. 5), т. е. промежутке времени от начала крика до начала следующего крика. При температуре воды 13° он в среднем составляет 2239,48 мс, при 23°—1180,38 мс, т. е. сокращается приблизительно наполовину. Сокращение длительности крика основывается на отрицательной корреляции трех параметров крика с температурой воды—длительности группы импульсов (рис. 6), интервала между ними (рис. 7) и числа импульсов на группу (рис. 8). Это приводит к радикальному сокращению периода группы импульсов (рис. 9) со средней величиной 134,52 мс при температуре воды 13° до 73,32 мс при 23° и к сильному увеличению частоты повторения групп импульсов (рис. 10). Кроме того, из этого следует, что сокращение длительности крика при повышении температуры тем значительнее, чем больше групп импульсов содержит крик (рис. 3б). Число групп импульсов на крик, однако, не коррелирует с температурой воды и составляет  $5,86 \pm 1,33$  ( $\bar{x}$  и стандартное отклонение,  $n=100$ ).

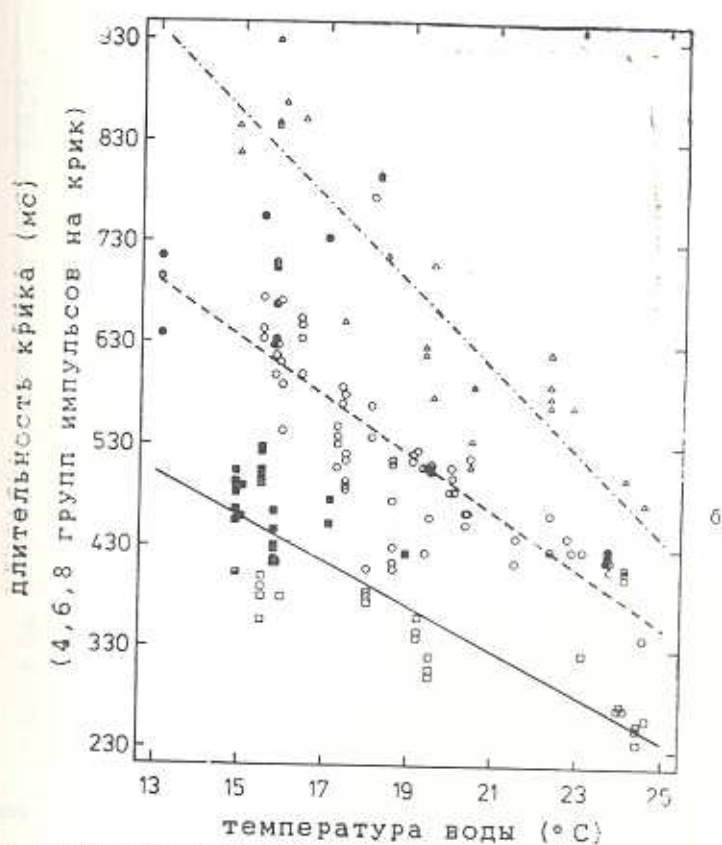
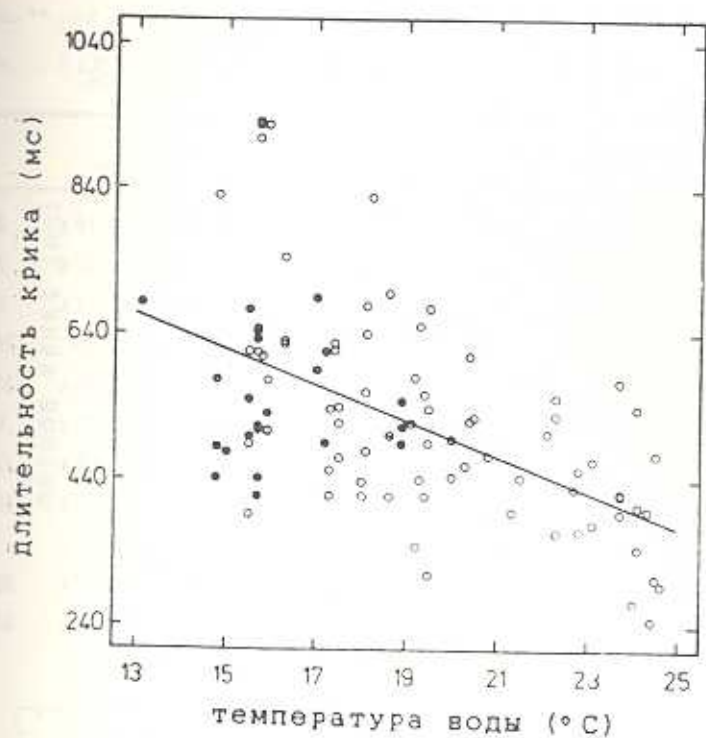
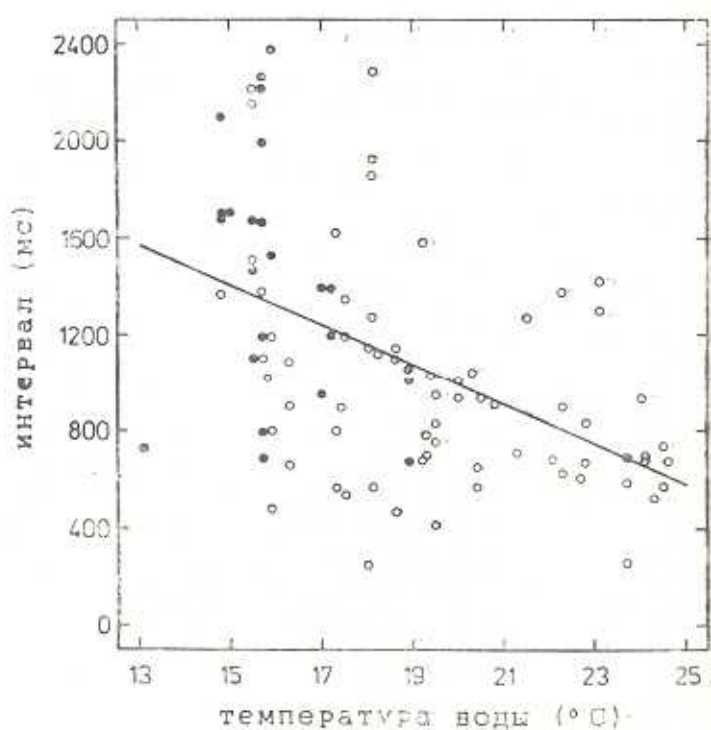


Рис. 3. Длительность крика в зависимости от температуры воды; (3а) у всех записанных криков и (3б) у криков с четырьмя (—), шестью (---) и восемью (-.-) группами импульсов. Рис. 3а, и также 4—10: неограшенные окружности—записи под Ереваном, черные окружности—записи на берегу озер Севан, Парзлич и р. Мармарик.

Результаты статистического учета. Уровень значимости: \* - 5%; \*\* = 1%;

\*\*\* = 0,1%, ги = группа импульсов; x = температура воды в °C;  $\hat{Y}$  = независимая величина

Величина, Y	n	r	Регрессия	t-тест
Длительность крика	100	-0.53***	$\hat{Y} = 981.69 - 24.16x$	39.20**
Интервал между криками	94	-0.59***	$\hat{Y} = 2637.62 - 82.29x$	31.00***
Период крика	94	-0.61***	$\hat{Y} = 3616.31 - 105.91x$	55.00***
Длительность крика при 4 ги	47	-0.88***	$\hat{Y} = 787.89 - 21.9x$	147.60***
Длительность крика при 6 ги	84	-0.83***	$\hat{Y} = 1063.16 - 28.36x$	180.60***
Длительность крика при 8 ги	25	-0.89***	$\hat{Y} = 1484.80 - 41.77x$	92.20***
Длительность ги	100	-0.74***	$\hat{Y} = 118.82 - 3.09x$	121.21***
Интервал между ги	100	-0.76***	$\hat{Y} = 95.58 - 3.05x$	134.70***
Импульсы на группу	100	-0.25*	$\hat{Y} = 22.09 - 0.22x$	6.37*
Период ги	100	-0.85***	$\hat{Y} = 214.08 - 6.12x$	255.56***
Группы импульсов/с	100	-0.88***	$\hat{Y} = -2.13 + 0.73x$	343.62***



\* Рис. 4. Интервал между криками.

\* Рисунки 4—10. Некоторые параметры криков в зависимости от температуры воды.

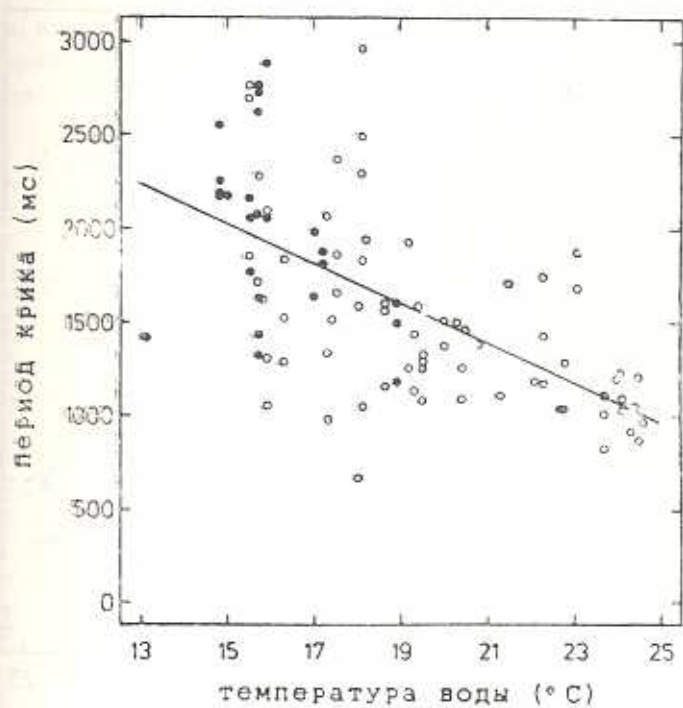


Рис. 5. Период крика.

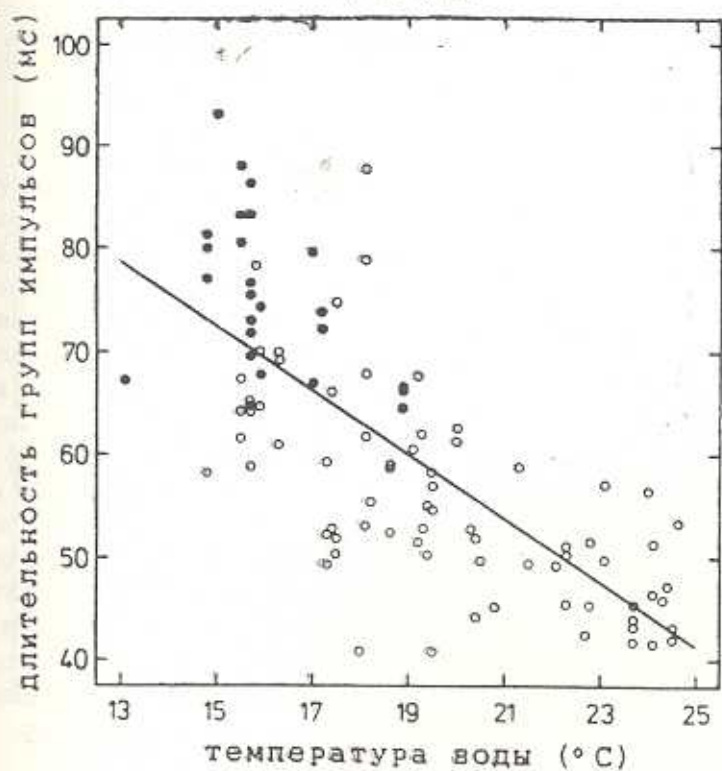


Рис. 6. Длительность групп импульсов.

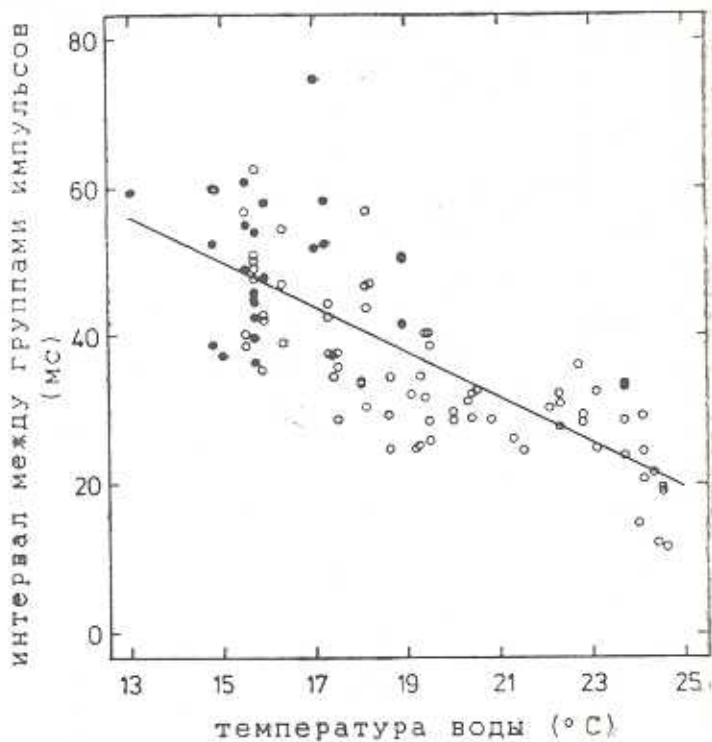


Рис. 7. Интервал между группами импульсов.

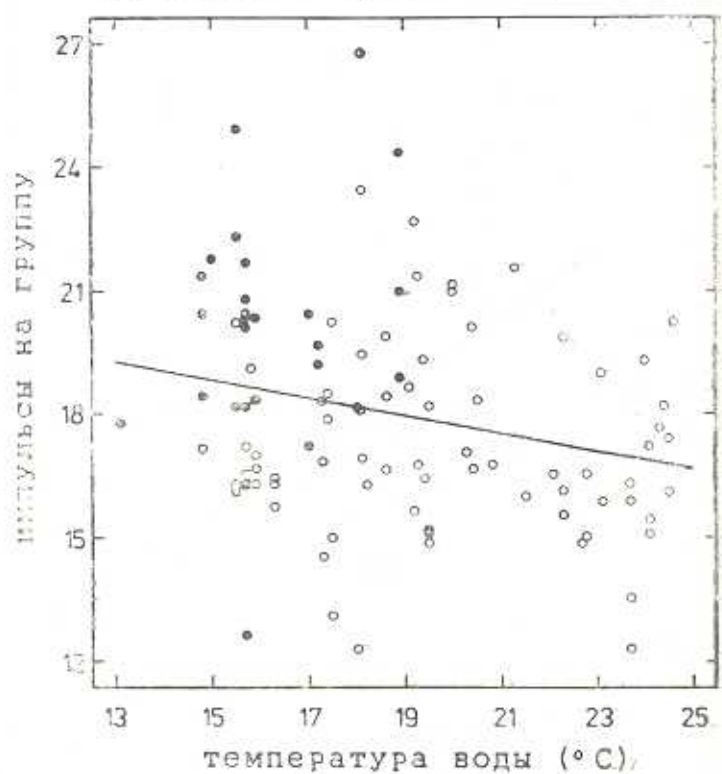


Рис. 8. Число импульсов на группу.



Анализ брачных криков озерных лягушек, обитающих в Армении, показал, что их следует отнести к восточной форме, к которой, как уже доказано, принадлежат лягушки Израиля [5], западной Турции [2] и дельты Нила [1]. Так как исследованные до сих пор места обнаруже-

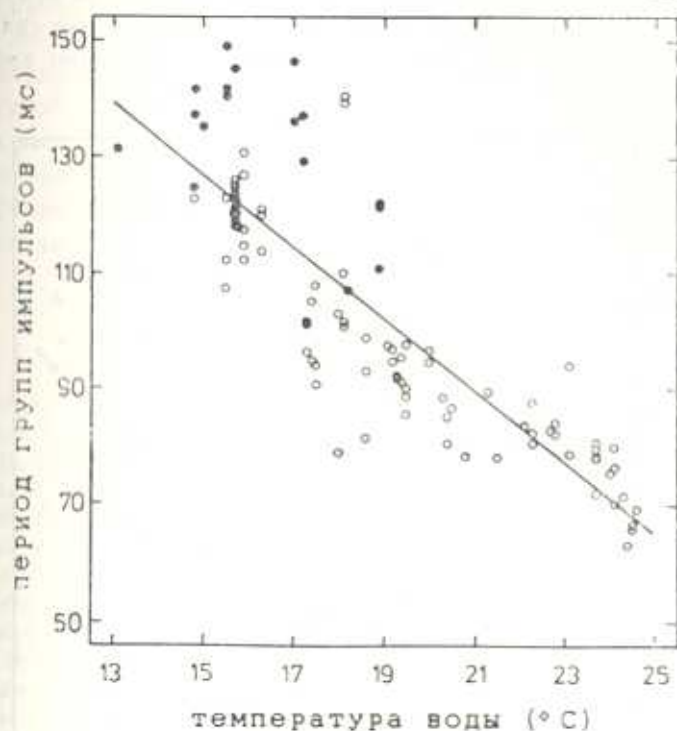


Рис. 9. Период групп импульсов.

ния лягушек восточной формы находились вблизи побережья, возникла мысль, что они могли бы быть обитателями побережья и низменности, как и в случае с *Rana epirotica*. Область распространения *R. epirotica* ограничивается прибрежным регионом западной Греции и, согласно нашим данным, находится на высоте до 500 м над ур. м. [10—12]. Согласно полученным в Армении результатам, восточная озерная лягушка не является исключительно обитателем низменности, так как места находки здесь расположены на высоте 1200 м (Ереван) или 1900 м (озера Севан, Парзлич, р. Мармарик). Примечательно, кроме того, то обстоятельство, что новые места находки в Армении находятся только в 950 км от Гурьева, расположенного на северном берегу Каспийского моря и являющегося, согласно Мертенсу и Вермуту [4], *terra typica restricta R. ridibunda*

О принадлежности озерных лягушек Армении к восточной форме в особенности свидетельствует еще один признак крика, являющийся характерным для озерных лягушек Израиля, Западной Турции и дельты

Нила, который, однако, до сих пор не оценивался. Ход амплитуды групп импульсов брачных криков лягушек всех этих мест тождествен. Каждая группа начинается импульсами с небольшой амплитудой, которая постепенно увеличивается и в середине или во второй половине группы достигает максимума. Максимум хода амплитуды брачных криков *R. ridibunda* в Греции и Югославии, наоборот, следует сразу после начала группы, затем амплитуда сравнительно медленно уменьшается [7, 8].

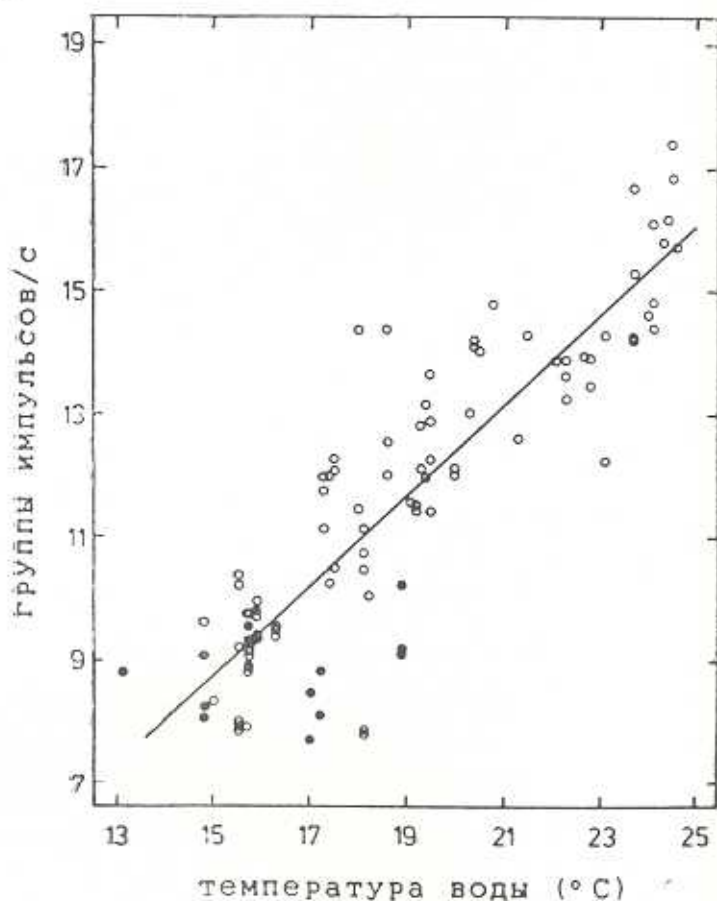


Рис. 10. Группы импульсов.

Хотя принадлежность озерных лягушек в Армении к восточной форме установлена биоакустическими методами, сравнение с озерными лягушками других мест выявляет дифференцированную картину. Брачные крики лягушек в Израиле и дельте Нила идентичны [1]. Расстояние между местами нахождения исследованных популяций в Израиле и Египте составляет только 500 км по прямой линии, в связи с чем следовало ожидать сходства криков, точное сходство, однако, все-таки удивительно. По сравнению с этим в некоторых параметрах озерных лягушек Западной Турции имеются различия [2], еще больше отличаются крики озерных лягушек в Армении. Брачные крики озерных лягушек в Армении больше совпадают с таковыми в Западной Турции, чем в Из-

равле. Это интересно, так как расстояние (1500 км по прямой линии) между местами находки в Армении и Западной Турции больше расстояния от мест находки в Израиле, которые находятся приблизительно в 1200 км от мест в Армении.

Из брачных криков, исследованных до сих пор восточных форм озерных лягушек для криков озерных лягушек в Армении лишь число групп импульсов на крик больше отклоняется. Оно не коррелирует с температурой воды и для 5,86 групп в среднем является меньшим, чем у других восточных озерных лягушек.

Основываясь на результатах исследования новых мест находки восточной формы лягушки в Армении, можно предположить, что эти лягушки обитают во всей Малой Азии и, кроме того, на других территориях Азии.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Akef M. S. A., Schneider H. Zool. Anz., 1989, in press.
2. Joermann G., Baran I., Schneider H. Zool. Anz., 220, 5/6, 225—232, 1988.
3. Kuhn B., Schneider H. Zool. Anz., 212, 5/6, 273—305, 1984.
4. Mertens R., Wermuth H., Verlag W. Kramer, Frankfurt/Main, 1960.
5. Nevo E., Schneider H. Israel J. Zool., 32, 1, 45—60, 1983.
6. Nevo E., Philippucci M. G. Zool. Anz., 221, 5/6, 418—424, 1989.
7. Schneider H. Bonn.Zool. Beitr., 24, 1/2, 51—61, 1973.
8. Schneider H., Sofianidou T. S. Zool. Anz., 214, 5/6, 309—319, 1985.
9. Schneider H., Sofianidou T. S. In: Rocek Z. (ed.): Studies in Herpetology—Proc. 3rd Meet. Soc. Europ. Herpet., Prague, 561—564, 1986.
10. Schneider H., Sofianidou T. S. and Kyriakopoulou—Sklavounou P. Z. Zool. Syst. Evolut.—forsch., 22, 4, 349—366, 1984.
11. Sofianidou T. S., Schneider H., Asimakopoulos B. Proc. 4th Meet. Soc. Europ. Herpet., Nijmegen, 365—367, 1987.
12. Sofianidou T. S., Schneider H. Zool. Anz., 223, 1/2, 13—25, 1989.

Поступило 8.IX 1989 г.

Биол. ж. Армении, № 9—10.(42).1989

УДК 577.352.5:577.354

### КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПИСАНИЕ КАЛИЕВОЙ ПРОВОДИМОСТИ НЕЙРОНАЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ *HELIX* ПРИ ТРАНСМЕМБРАННОМ ПОТОКЕ ВОДЫ

А. С. СТЕПАНЯН, А. Г. МАРКАРЯН, М. А. СУЛЕЯМЯН,  
В. Б. АРАКЕЛЯН, Г. Е. РЫЧКОВ, С. Н. АЙРАПЕТАН

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР,  
отдел биофизики, Ереван

Показано, что модель Ходжкина-Хаксли одинаково хорошо описывает процесс изменения калиевой проводимости мембраны *Helix pomatia* как в норме, так и при наличии трансмембранного потока воды. Экспериментальные кривые изменения калиевой проводимости описываются лучше при введении в модель Ходжкина-Хаксли начальной временной задержки, которая уменьшается при наличии трансмембранного потока воды как выходящего, так и входящего направлений.