

На правах рукописи



Свинин Антон Олегович

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ТИПЫ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ
И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК
ГИБРИДОГЕННОГО *PELOPHYLAX ESCULENTUS*-КОМПЛЕКСА
НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ИХ АРЕАЛОВ**

03.02.04 – Зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2016

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет», на кафедре зоологии и общей биологии.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Кузнецов Вячеслав Алексеевич

Официальные оппоненты:

Лада Георгий Аркадьевич, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина», кафедра природопользования и землеустройства, заведующий кафедрой

Куранова Валентина Николаевна, кандидат биологических наук, доцент, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», кафедра зоологии позвоночных и экологии, доцент

Ведущая организация: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»

Защита диссертации состоится 12 мая 2016 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус, ауд. 224).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ:
<http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/SvininAO12052016.html>

Автореферат разослан «___» марта 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук, профессор

 Середина
Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. В настоящее время активно обсуждаются вопросы гибридогенного (сетчатого) видообразования у животных, а также тесно сопряженные с ними проблемы клонального размножения и их роль в эволюции отдельных групп живых организмов (Боркин, Даревский, 1980; Гребельный, 2008; Боркин, Литвинчук, 2013). Особый интерес представляют позвоночные животные, включающие таксоны, воспроизводящиеся посредством партеногенеза, гиногенеза, гибридогенеза, триплоидного гибридогенеза и уникального для эукариот клептогенеза (Гребельный, 2008; Vrijenhoek et al., 1989; Stöck et al., 2002; Bogart et al., 2007; Lamatsch, Stöck, 2008; Vorburger et al., 2008; Avise, 2008; Vi et al., 2009).

В числе клональных позвоночных зеленые лягушки *Pelophylax esculentus*-комплекса занимают особое положение. Данный комплекс включает три вида зеленых лягушек – озерную, *P. ridibundus* (Pallas, 1771), прудовую, *P. lessonae* (Camerano, 1882), и съедобную лягушку, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758), произошедшую в результате гибридизации первых двух видов. *P. esculentus* характеризуются полуклональным размножением, при котором один из родительских геномов элиминируется перед мейозом, а другой удваивается и передается в гаметы без рекомбинации (Tunner, 1974). При этом для воспроизводства *P. esculentus* обитают с одним из родительских видов, образуя смешанные популяционные системы (Uzzell et al., 1975; 1977; Plötner, 2005). В данных системах гибридные *P. esculentus* могут быть представлены как двумя, так и только одним полом, а также могут быть представлены полиплоидами (Berger et al., 1992; Plötner, 2005).

На северо-востоке ареала в настоящее время не найдена массовая полиплоидия у съедобной лягушки (Боркин и др., 2003; Ручин и др., 2005; Замалетдинов и др., 2005; Borokin et al., 2002), наблюдающаяся, например, в центральной части ареала (Günther, 1990; Plötner, 2005). В Волжском бассейне зеленые лягушки зачастую обитают в популяционных системах R-E-L-типа, в которых участвуют все три таксона (Борисовский и др., 2001; Замалетдинов и др., 2005; Ручин и др., 2005; Лада, 2012; Borokin et al., 2002) и на данной территории наблюдается почти полное отсутствие систем R-E-типа (Боркин и др., 2003). Также характерен «волжский парадокс»: уменьшение локалитетов, где встречаются полуклональные гибриды, и снижение численного соотношения гибридов в смешанных популяционных системах (Боркин и др., 2003; Лада, 2012).

Озерная лягушка, *P. ridibundus*, в Волжском бассейне представлена двумя генетически дифференцированными формами – «западной» и «восточной» (Литвинчук и др., 2008; Ермаков и др., 2012; Закс и др., 2013). «Западная» форма схожа с *P. ridibundus* из Центральной Европы, тогда как «восточная» – с азиатской *P. cf. bedriagae* (Plötner et al., 2012; Ермаков и др., 2014; Иванов и др., 2015). Распространение данных форм в настоящее время почти не изучено, также как и ранее не обсуждался вопрос об участии «восточной» формы в образовании *P. esculentus*.

Все три вида комплекса проявляют относительно высокое морфологическое сходство и значения морфометрических индексов зачастую перекрываются (Pagano, Joly, 1998; Schmeller, 2004). В связи с этим на протяжении многих лет одной из важных задач было выявление морфологических различий между зелеными лягушками по внешним признакам для корректного видового определения музейных экземпляров и особей в полевых условиях (Терентьев, 1922; Таращук, 1985; 1989; Борисовский и др., 2000; Berger, 1968; Pagano, Joly, 1998). Так как по некоторым морфометрическим признакам зеленых лягушек ранее предполагалась географическая изменчивость (Александровская, 1981; Некрасова, Морозов-Леонов, 2001; Некрасова, 2002; Лада, 2012), то для идентификации видов необходимо уметь различать их на протяжении всей довольно широкой зоны симпатрии.

Все эти факты делают территорию северо-востока ареалов уникальной в сравнении с другими территориями и важной для изучения биологии данного комплекса видов.

Цель: Изучить особенности распространения популяционных систем и морфологической изменчивости зеленых лягушек гибридогенного *Pelophylax esculentus*-комплекса с северо-востока их ареалов.

Задачи исследования:

- 1) Провести анализ распространения и биотопического распределения представителей *Pelophylax esculentus*-комплекса на северо-востоке ареалов.
- 2) Определить типы популяционных систем, образуемых видами комплекса, и выявить их распространение на исследуемой территории.
- 3) Охарактеризовать особенности гаметогенеза родительских видов и гибридов на северо-востоке их ареалов.
- 4) Выяснить особенности распространения аллелей «восточной» и «западной» форм озерной лягушки и установить роль данных форм в образовании *P. esculentus*.
- 5) Выявить внутри- и межпопуляционные различия по морфологическим (морфометрическим и фенетическим) признакам у исследуемых видов зеленых лягушек.
- 6) Определить наиболее диагностические признаки морфологии видов зеленых лягушек на северо-востоке их ареалов.

Научная новизна. Доказано наличие в Республике Марий Эл съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) с помощью молекулярно-генетических, биохимических и цитофотометрических методов исследований (проточная ДНК-цитометрия, мультиплекс ПЦР анализ, электрофорез белковых маркеров). По данным анализа маркеров мт- и яДНК достоверно определено обитание «восточной» и «западной» форм озерной лягушки на северо-востоке ареала. Впервые для Поволжья выявлен характер продуцируемых гибридами гамет. Выявлено соответствие между типом яДНК *P. esculentus* и типом продуцируемых гибридами гамет. Получены новые данные по распространению и ландшафтному распределению видов комплекса и типов популяционных систем на северо-востоке их ареалов. Изучены особенности проявления меж- и

внутрипопуляционной изменчивости зеленых лягушек, а также выявлены наиболее значимые признаки морфологии для диагностики видов на северо-востоке их ареалов.

Теоретическое и практическое значение. Материалы, изложенные в диссертации, могут быть использованы для объяснения процессов гибридного гаметогенеза, полуклонального размножения и межвидовой гибридизации амфибий, а также при разработке концепции гибридного видообразования. Полученные результаты могут быть использованы при чтении курсов «Зоологии позвоночных» и «Батрахологии и герпетологии». Данные диссертационного исследования могут быть использованы при промышленном разведении наиболее ценных в хозяйственном отношении видов (озерная и съедобная лягушки).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе две статьи в отечественных журналах из перечня рекомендованных ВАК.

Декларация личного участия автора. Большая часть материала была собрана непосредственно диссертантом. Отловлено более 1000 экземпляров зеленых лягушек. Проведены исследования характера распространения, структуры популяционных систем, морфологических признаков, создан каталог фотографий для 712 половозрелых особей. Создана база данных (включающая сведения по типу популяционной системы, году сбора, координатам, авторам и публикации) по 722 локалитетам трех видов зеленых лягушек с северо-востока ареала.

Апробация работы. Материалы исследований были представлены на XV Международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий» с элементами научной школы (Новосибирск, 2010); IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010); научно-практической конференции МарГУ «Актуальные проблемы биологии, экологии и химии» (Йошкар-Ола, 2012), Международной школы-конференции «Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение и возможность оценки здоровья среды» (Екатеринбург, 2013); I Международной молодежной конференции «Современная герпетология: проблемы и пути их решения» (Санкт-Петербург, 2013); V Международной научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2013); итоговой научной конференции К(П)фу за 2014 год (Казань, 2015); VI Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2015); XXVI чтения памяти профессора В.А. Попова (Казань, 2015); межрегиональной конференции «Роль естественнонаучных коллекций в музейной и образовательной деятельности», посвященной 140-летию со дня рождения А.А. Першакова (Йошкар-Ола, 2015); VI съезде герпетологического общества им. А.М. Никольского (Пушино, 2015).

Структура работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 129 страницах машинописного текста (без приложений и списка литературы), содержит 24

рисунка и 43 таблицы. Список литературы включает 288 источников, из них 146 на иностранных языках.

Основные положения, выносимые на защиту.

- 1) Съедобная лягушка на северо-востоке ареала продуцирует преимущественно гаметы, содержащие геном озерной лягушки, однако, наблюдается также большое число стерильных особей. Редко встречаются особи *P. esculentus*, наследующие геном прудовой лягушки.
- 2) На северо-востоке ареалов отмечены аллели яДНК и гаплотипы мтДНК как «западной», так и «восточной» (*P. cf. bedriagae*) форм озерной лягушки, аллели «восточной» формы встречаются реже.
- 3) Наблюдается соответствие в распределении гаплотипов «восточной» и «западной» форм *P. ridibundus* у съедобной и озерной лягушек. Самки *P. esculentus* принимают участие в воспроизводстве в связи с наличием у съедобной лягушки в популяционных системах L-E-типа мтДНК озерной лягушки.
- 4) Наибольший вклад в разделение видов вносят морфометрические индексы D.p./C.int.l., T./C.int.l., Tar, Nem, а также L./C.int.l. У особей прудовой (L./F., L./T., L./C.s., T./C.int.l., Tar, Nem) и съедобной (L./C.int.l., T./C.int.l., Tar; при $p < 0.05$) лягушек наблюдается половой диморфизм, отсутствующий у озерной. Межпопуляционная изменчивость у озерной и прудовой лягушек отсутствует по индексам, однако, наблюдается по признакам окраски.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность В.А. Кузнецову (К(П)ФУ, Казань) и В.И. Гаранину (К(П)ФУ, Казань) за осуществление научного руководства, а также С. Н. Литвинчуку, Ю.М. Розанову (ЦИН РАН, Санкт-Петербург), Л.Я. Боркину (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), О.А. Ермакову, А.Ю. Иванову (ПГПУ, Пенза), М.М. Заксу (Пенза), А.И. Файзулину, И.В. Чихляеву (ИЭВБ РАН, Тольятти), Р.И. Замалетдинову (К(П)ФУ, Казань), Д.В. Дедуку (СПбГУ, Санкт-Петербург), В.И. Казакову (ЦИН РАН, Санкт-Петербург), Н.А. Пояркову (МГУ, Москва), Н.В. Глотову, А. Б. Трубянову, В.А. Корнееву, В.А. Забиякину, А.В. Онегову, Е.А. Пузаткиной (МарГУ, Йошкар-Ола), Х.Ф. Балдаеву (Йошкар-Ола), А.А. Фурман, Л.А. Идрисовой, Д.С. Любарскому (К(П)ФУ, Казань), И.О. Камаеву (Всероссийский центр карантина растений, Москва), М.В. Дубинину, А.А. Ведерникову (МарГУ, Йошкар-Ола), И.В. Кудряковой (Институт биохимии и физиологии микроорганизмов, Пущино), П.А. Селезневу, А.С. Новоселову (Йошкар-Ола), а также коллективу кафедры зоологии и общей биологии за помощь на разных этапах проведения работы.

Работа была поддержана грантами РФФИ №№ 15-04-05068 и 15-29-02546.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ БИОЛОГИИ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

Обзор данных литературы затрагивает историю изучения зеленых лягушек, открытие гибридной природы и феномена полуклонального размножения у съедобной лягушки, сведения по истории изучения зеленых лягушек на северо-востоке их ареалов. Также приведены современные взгляды на систематику и происхождение зеленых лягушек, затронуто описание поведенческих особенностей и характера биотопического распределения представителей комплекса. Приводится рассмотрение основных направлений морфологических исследований в биологии и описание морфологической структуры видов зеленых лягушек с разных участков ареала.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены с апреля по сентябрь в период с 2008 по 2015 гг. Всего изучено 1022 экземпляра зеленых лягушек из 66 локалитетов, расположенных в 16 административных районах Кировской области (1), Республик Марий Эл (52) и Татарстан (13).

Для идентификации части особей (274 особи из 21 локалитета) был использован метод проточной ДНК-цитометрии (Vinogradov et al., 1990; Borkin et al., 2002). Измерения проводились Ю.М. Розановым и С.Н. Литвинчуком с помощью проточного микрофлуориметра в институте цитологии РАН (г. Санкт-Петербург).

Характер продуцируемых гамет у самцов ($n = 63$) также изучен с помощью проточной ДНК-цитометрии (Vinogradov et al., 1990). Тип продуцируемых гамет у самок ($n = 43$) определен в институте цитологии РАН (г. Санкт-Петербург) с помощью электрофореза отдельных ооцитов (Uzzell et al., 1980).

Молекулярно-генетический анализ проведен для 121 особи из 15 локалитетов О.А. Ермаковым, А.Ю. Ивановым и М.М. Заксом в лаборатории молекулярной экологии и систематики животных Пензенского государственного университета по методикам указанным в работах (Ермаков и др., 2013; Закс и др., 2013; Hauswaldt et al., 2012, с изменениями). Использовались два молекулярно-генетических маркера: фрагмент первой субъединицы гена цитохром оксидазы *COI* мтДНК («DNA barcodes», Hebert et al., 2003) и интрон 1 гена сывороточного альбумина *SAI* яДНК (Plötner et al., 2009).

Характер плоидности у части особей также определялся с помощью измерения морфометрических параметров эритроцитов (Хайрутдинов, Соколина, 2010). Измерения проводились в программе ImageJ v. 1.37. На каждом мазке было измерено по 20 эритроцитов. Всего изучено 85 особей съедобной лягушки.

Для выявления диагностических морфологических признаков изучено 182 достоверно определенные (с помощью проточной ДНК-цитометрии и молекулярно-генетического анализа) половозрелые особи из 22 локалитетов. С целью изучения межпопуляционных различий по морфометрическим признакам изучено 652 взрослых экземпляра из 14 локалитетов. Если в первом случае исследованы фиксированные экземпляры (для фиксации использовался 70% этанол), то для второй цели взяты живые особи.

Для морфометрической характеристики использованы семь стандартных линейных промеров (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Лада, Соколов, 1999 и др.): L., Lt.c., F., T., C.s., D.p., C.int.1. На их основе рассчитано 11 индексов пропорциональности. Все параметры измерены штангенциркулем с точностью 0.1 мм на правой стороне тела.

Тип морфологических аномалий приведен по классификации О.Д. Некрасовой (2002) и В.Л. Вершинина (1989; 2014).

Статистическая обработка результатов проведена по стандартным методикам (Sokal, Rohlf, 1981). Для проверки гипотезы о равенстве средних значений применен критерий Манна-Уитни, одно- и двухфакторный дисперсионный анализ, а также метод рандомизации процедуры численного ресамплинга (Шитиков, Розенберг, 2012). Для выявления наиболее значимых в идентификации признаков использованы канонический дискриминантный анализ. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программ Statistica 6.0 (StatSoft ©) и Resampling Procedures 1.3 (D. Howell ©).

ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ИХ АРЕАЛОВ

3.1 Видовой состав зеленых лягушек на северо-востоке Волжского бассейна

Изучение зеленых лягушек с северо-востока ареалов с помощью морфологических, молекулярно-генетических и цитометрических методов позволило достоверно определить наличие здесь всех трех таксонов: озерной лягушки *P. ridibundus*, прудовой лягушки *P. lessonae* и гибридной съедобной лягушки *P. esculentus*. Из 1022 изученных экземпляров 481 особь была определена как озерная лягушка (47.1%), 406 особей – как прудовая (39.7%) и 135 особей – как съедобная (13.2%).

Цитометрические данные подтвердили морфологическое определение видов зеленых лягушек, обитающих на исследуемой территории. Из 274 особей, отловленных в 21 локалитете, 104 особи (38.0%) были определены как озерная лягушка, 77 (28.1%) – как съедобная и 93 (33.9%) – как прудовая. Из 121 особи, задействованной в молекулярно-генетическом анализе, 61 особь (50.4%) принадлежала озерной лягушке, 52 (43%) – съедобной и 8 особей (6.6%) были определены как прудовая лягушка.

При этом результаты по 57 экземплярам, полученные с помощью проточной ДНК-цитометрии и молекулярно-генетического анализа, полностью соответствовали друг другу. Сопоставление результатов первичного определения по внешнеморфологическим признакам и достоверных методов исследований выявило ошибку в пяти случаях (2.2%) для половозрелых особей ($n = 232$).

Все три таксона представлены только диплоидными особями и характеризовались не перекрывающимися значениями размера генома в соматических клетках (рис. 1). Средний размер генома у озерной лягушки был

равен 16.24 пг, варьируя в пределах 16.02 – 16.52 пг, тогда как у прудовой лягушки – 13.84 пг (13.62 – 14.10 пг). Съедобная лягушка характеризовалась промежуточными значениями размера генома, составлявшими в среднем 15.08 пг (14.83 – 15.37 пг). В поселке Чермышьево поймана самка с промежуточным между съедобной и озерной лягушками значением размера генома (15.61 пг; рис. 1).

3.2 Цитометрические исследования

Наилучшее разделение по уровням ploидности дает средняя длина эритроцитов (рис. 2). Все другие параметры проявляют незначительное перекрытие между диплоидами и триплоидами.

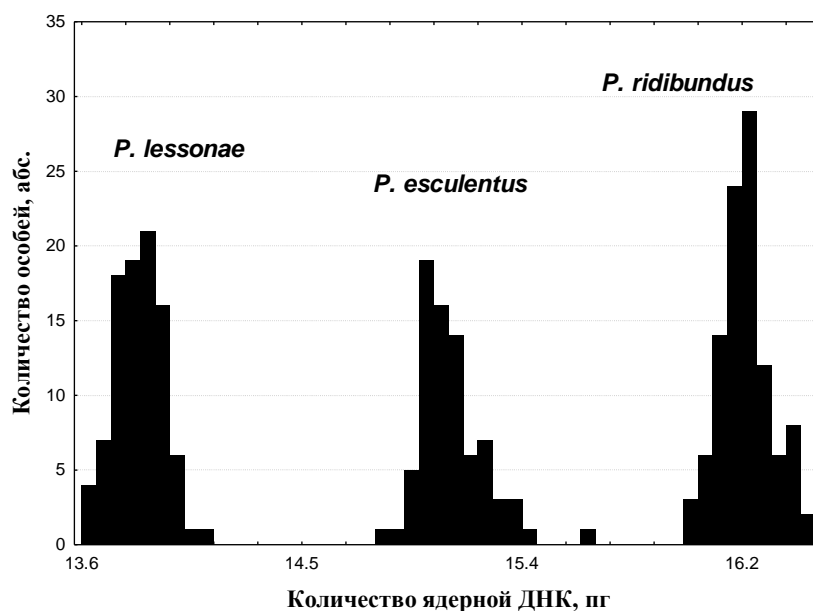


Рис. 1 – Количество ядерной ДНК у трёх видов зелёных лягушек рода *Pelophylax* с северо-востока ареалов

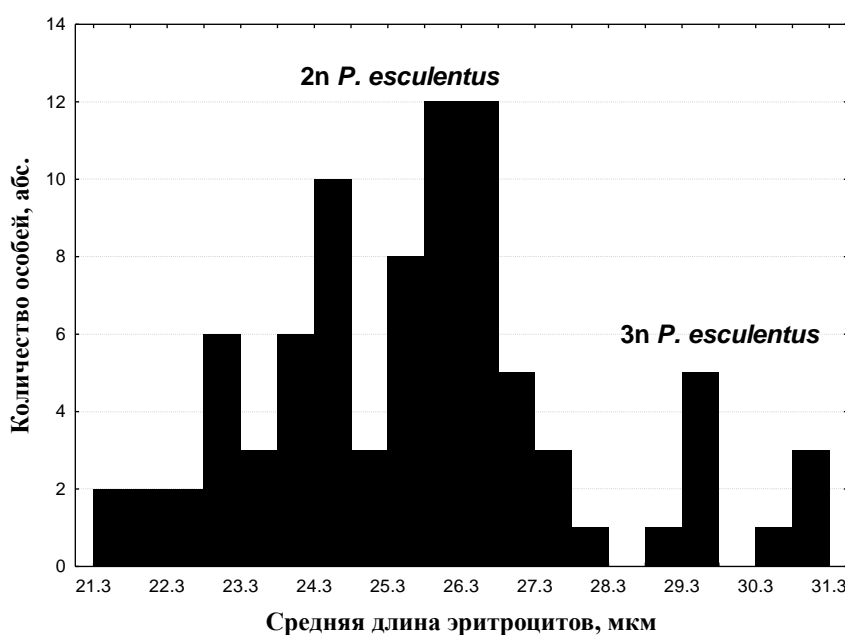


Рис. 2 – Средняя длина эритроцитов у особей съедобной лягушки

В среднем длина эритроцитов у особей *P. esculentus* из исследуемых популяций с северо-востока ареала составляла 25.17 ± 0.186 мкм, изменяясь в пределах от 21.3 до 28.2 мкм. Все особи с северо-востока ареала находились в «диплоидном» спектре длины эритроцитов (при размере эритроцитов меньше 28 мкм).

3.3 Характер продуцируемых гамет родительскими видами и съедобной лягушкой

Самцы *P. lessonae* и *P. ridibundus* производили нормальные гаметы. Самцы съедобной лягушки *P. esculentus* либо не продуцировали зрелую сперму (15 из 35 особей), либо производили гаплоидные гаметы, содержащие геномы озерной (19 из 35 особей) или прудовой (1 особь из 35) лягушек. Следует отметить, что во всех исследованных популяциях присутствовали самцы *P. esculentus*, не производящие зрелых сперматозоидов.

Самки *P. lessonae* и *P. ridibundus* продуцировали нормальные спектры гамет, характерные для своего вида. Самки *P. esculentus* продуцировали гаметы, содержащие геном озерной лягушки (25%), неизвестный тип гамет (75%), представляющий собой промежуточный спектр между озерной и прудовой лягушками на электрофореграммах, и, возможно, продуцирующие диплоидные гаметы с неразшедшимися наборами хромосом от обоих родительских видов.

В ходе исследований обнаружены два гермафродита зеленых лягушек (рис. 3): один у съедобной лягушки из поселка Шушер, другой у озерной лягушки из черты города Йошкар-Олы (микрорайон «Чихайдарово»). У съедобной лягушки наблюдались парные семенники наряду с наличием яичников и яйцеводов. У озерной лягушки также с присутствием парных яичников и яйцеводов наблюдались парные семенники, однако правый семенник представлял собой три «сегмента». Внешне обе особи выглядели как самцы (у них имелись брачные мозоли и резонаторы).

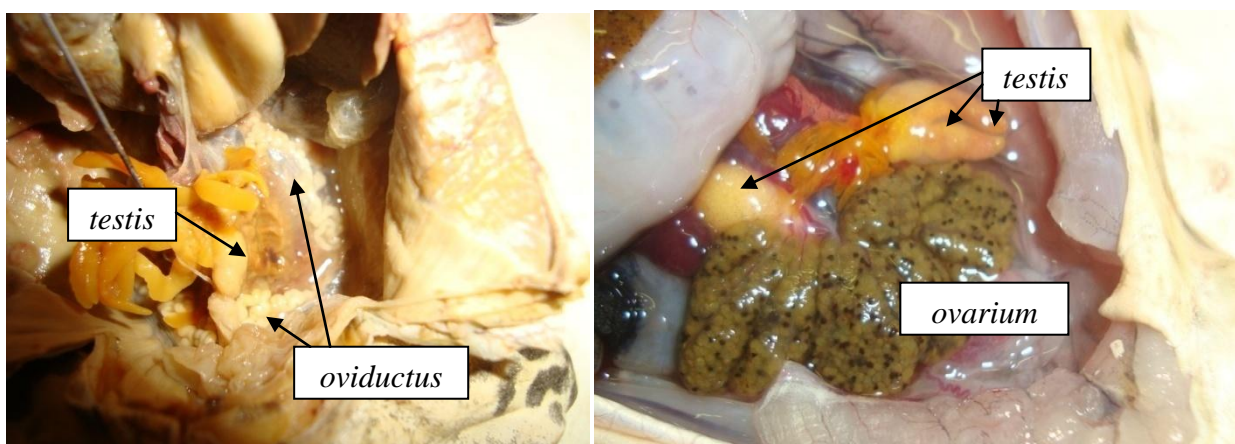


Рис. 3 – Гермафродиты съедобной (слева) и озерной (справа) лягушек: отмечено расположение семенников (*testis*), яичника (*ovarium*) и яйцеводов (*oviductus*).

3.4 Особенности распространения видов зеленых лягушек на северо-востоке ареалов

Для выявления характера распространения зеленых лягушек на северо-востоке их ареалов составлена база данных, состоящая из точек их обнаружения (всего 660 локалитетов), созданная на основе литературных источников. В результате была получена следующая картина распространения всех трех видов. Озерная лягушка была зарегистрирована в 538 локалитетах (82%), прудовая лягушка найдена в 122 локалитетах (19%), тогда как съедобная лягушка отмечена всего в 28 географических пунктах (4%). Из них всего в 18 локалитетах *P. esculentus* обнаружена достоверно с помощью проточной ДНК-цитометрии.

Согласно нашим данным (рис. 4), из 66 обследованных локалитетов озерная лягушка была найдена в 46 (69.7%), прудовая – в 34 (51.5%), а съедобная – в 15 (22.7%) локалитетах. Важно отметить, что *P. esculentus* впервые была достоверно отмечена для Республики Марий Эл, что заполняет пробел в изучении распространения гибридного таксона в Поволжье (Лада и др., 2011). Из 15 локалитетов данный вид достоверно был обнаружен в десяти. Кроме того, уточнена северная граница этого вида, проходящая через посёлки Ошламучаш и Великополье.

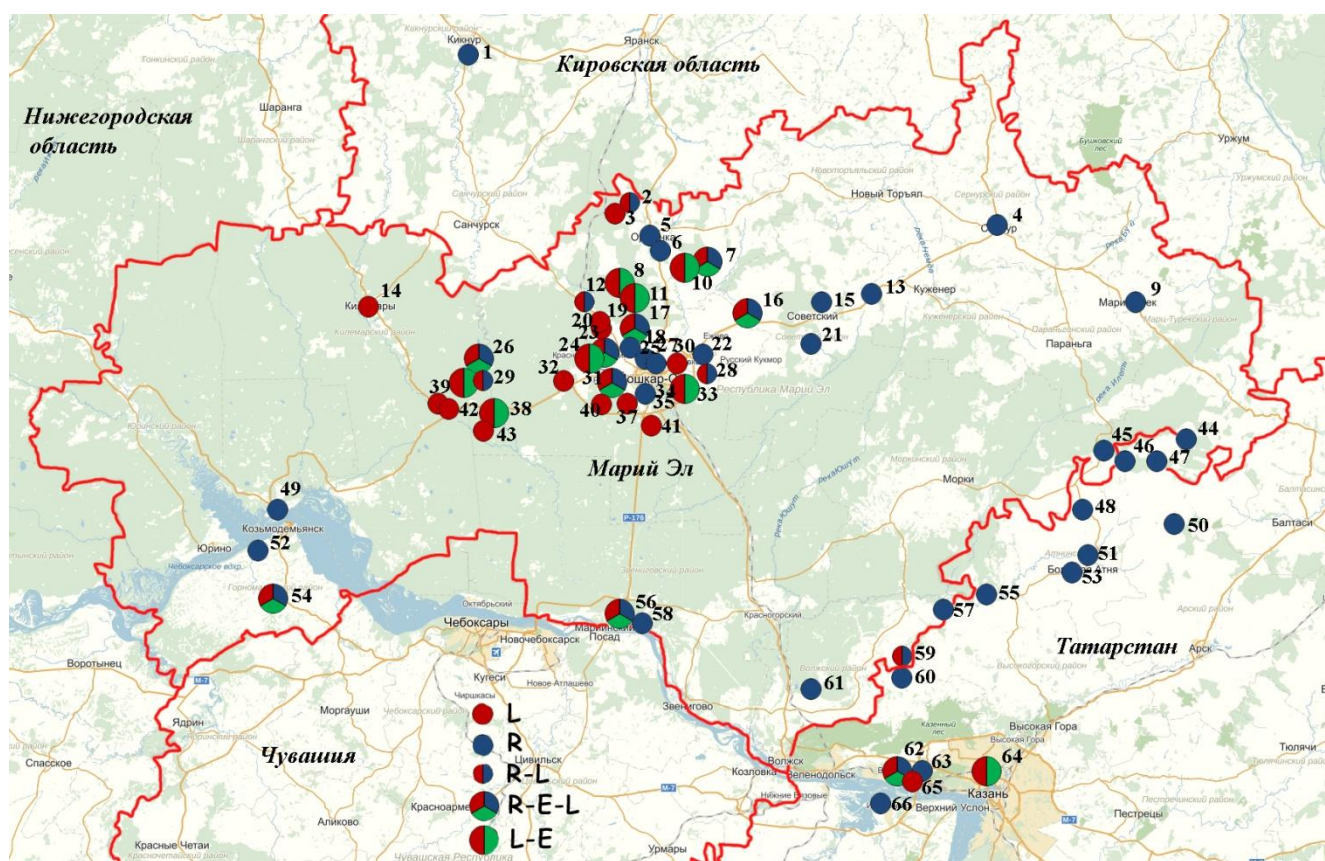


Рис. 4 – Распространение зеленых лягушек и образуемых ими типов популяционных систем на исследуемой территории (красным цветом отмечена *P. lessonae*, зеленым – *P. esculentus*, синим – *P. ridibundus*)

В отличие от других регионов Волжского бассейна, доля мест, в которых был найден *P. esculentus* составила 23%, 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).

Во всех изученных местах озерные лягушки заселяют водоемы открытого типа, встречаясь по берегам крупных и небольших рек, в пойменных водоемах, заболоченных старицах, водохранилищах, а также в неглубоких прудах искусственного происхождения. Прудовые лягушки встречались в небольших лесных водоемах «замкнутого» типа; в окрестностях города Йошкар-Олы они были найдены и в крупных водохранилищах (поселки Знаменский и Паганур). Распространение съедобной лягушки нередко приурочено к экотонным сообществам, расположенным на границе леса и открытых ландшафтов, и, зачастую, представляющим «опушечные» водоемы.

3.5 Типы популяционных систем зеленых лягушек и особенности их распространения

Зеленые лягушки на северо-востоке ареала образуют пять типов популяционных систем из семи известных для Волжского бассейна (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003) и Русской равнины в целом (Лада и др., 2011). Такое же число ранее было выявлено в Нижегородской области и в Удмуртии (Borkin et al., 2002). Это – два варианта «чистых» популяций, состоящих из особей только одного из родительских видов (популяционные системы L- и R-типов), и три смешанные популяционные системы L-R-, L-E- и R-E-L-типов, включающие гибридов и родительские виды (рис. 4).

Чистые популяции озерной лягушки отмечены для 32 точек (48.5%; таблица 1). Большинство точек сосредоточены на северо-востоке республики Марий Эл на территории Марийско-Вятского увала, где отсутствуют крупные лесные массивы и преобладают водоемы «открытого» типа. В лесных биоценозах озерная лягушка встречена нами по берегам крупных рек (Волга, Большая Кокшага, Малый Кундыш) и озер (оз. Яльчик).

Чистые популяции прудовой лягушки отмечены для 15 локалитетов (22.7%). Основное их число сосредоточено в лесных массивах Марийской низменности, тогда как на территории Марийско-Вятского увала и Оршанско-Кокшагской равнины прудовая лягушка часто встречается в смешанных популяционных системах.

Совместное обитание обоих родительских видов без образования гибридов (популяционная система R-L-типа) было обнаружено в пяти локалитетах (7.6%) – водохранилище в поселке Паганур, озере Табашино, в окрестностях деревни Нужьялы, особого изучения требует популяционная система из песчаного карьера из окрестностей деревни Шаптунга. Тем не менее, окончательно полагать, что гибридов нет в данных системах, нельзя и остается вероятность их обнаружения.

Табл. 1 – Типы популяционных систем (ПС) и места обнаружения видов зеленых лягушек на северо-востоке их ареалов

Тип популяционной системы и таксоны	Количество локалитетов (% от 66)
L	15 (22.7%)
R	32 (48.5%)
L-R	5 (7.6%)
L-E	8 (12.1%)
L-E-R	9 (13.6%)
<i>Pelophylax ridibundus</i>	46 точек (69.7%) и 46 ПС
<i>Pelophylax lessonae</i>	34 точки (51.5%), но 37 ПС
<i>Pelophylax esculentus</i>	15 точек (22.7%), но 17 ПС

Доля съедобной лягушки в выборках не превышает таковую у родительских видов, составляя 14 – 40% (рис. 5; 13.2% в общей выборке). В популяционных системах самцы съедобной лягушки встречаются чаще самок (соотношение полов 6:1).

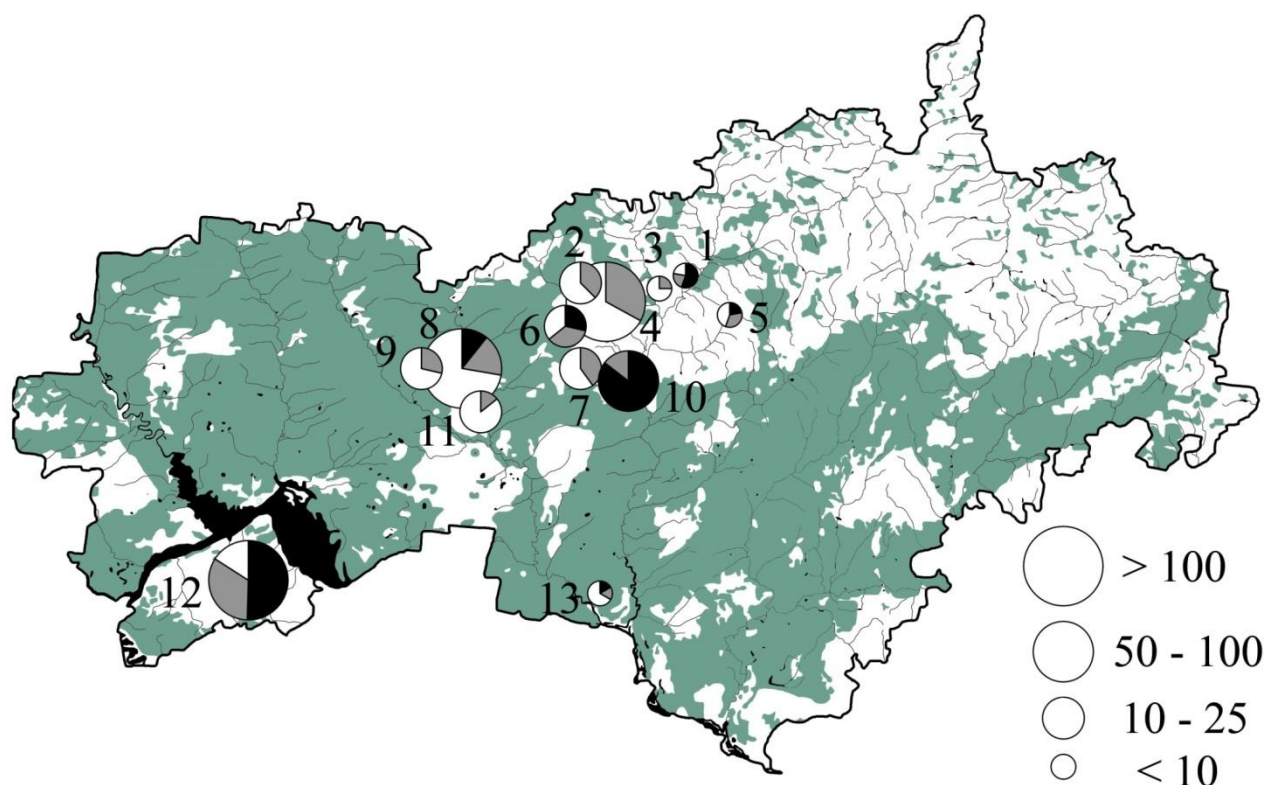


Рис. 5 – Доля видов зеленых лягушек в выборках 13 смешанных популяционных систем: черным цветом обозначена озерная лягушка, серым – съедобная и белым – прудовая; размер диаграмм зависит от объема выборок

Популяционная система L-E-типа отмечена в 8 локалитетах (12.1%, табл. 1) и представлена самцами и самками прудовой и съедобной лягушек. Гибридные самцы из таких систем продуцировали гаметы с клональным геномом *ridibundus*

(или не продуцировали их вовсе). Популяционные системы R-E-L-типа обнаружены в 9 локалитетах (13.6%).

ГЛАВА 4. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

4.1 Распространение «восточной» и «западной» форм озерной лягушки

Молекулярно-генетический анализ выборки озерных лягушек показал преобладание в исследованном регионе маркеров мт- и яДНК «западной» формы (рис. 6). Аллели яДНК «восточной» формы отмечены лишь в одном локалитете (поселок Медведево) из двенадцати, у пяти экземпляров, причем все они были гетерозиготами (содержали два различных аллеля гена *SA1* – «западный» и «восточный»). Несколько шире распространен «восточный» тип мтДНК, который обнаружен в четырех местообитаниях озерной лягушки (поселок Чермышьево, лесопарк «Сосновая роща», микрорайон «Чихайдарово» г. Йошкар-Олы и поселок Медведево).

Учитывая высокие миграционные способности *P. ridibundus*, река Волга не лимитирует распространение аллелей «восточной» формы озерной лягушки, которые оказались в значительной степени продвинутыми на север (около 400 км) по сравнению с ранее опубликованными данными (Ермаков и др., 2013; 2014).

Кроме того, полученные данные подтверждают сделанное ранее предположение о том, что «восточная» форма может быть приурочена к антропогенным ландшафтам (Ермаков и др., 2013).

Сравнение частот гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК с данными, полученными ранее, показало, что на севере Среднего Поволжья генетические маркеры специфичные для «восточной» формы встречаются значительно реже, чем в более южных областях. Статистически поддержанное преобладание «западных» генетических маркеров в большей степени выявлено по мтДНК (Марий Эл и Самарская и Саратовская обл.: $\chi^2 = 34.88$, $p < 0.001$; Марий Эл и Пензенская обл.: $\chi^2 = 57.71$, $p < 0.001$), в меньшей – по яДНК (Марий Эл и Пензенская обл.: $\chi^2 = 9.42$, $p = 0.002$).

4.2 Распространение гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК у *P. esculentus* и их встречаемость в разных популяционных системах

У особей съедобной лягушки найдены три типа мтДНК: прудовой лягушки, «восточной» и «западной» форм озерной лягушки (рис. 7). При этом 27 особей (52%) *P. esculentus* содержали мтДНК «западной» формы озерной лягушки, 6 особей (11%) – мтДНК «восточной» формы и 19 особей (37%) имели гаплотипы прудовой лягушки.

У съедобной лягушки отмечены оба варианта ядерного генома озерной лягушки (и «восточной», и «западной» форм). Маркеры яДНК, характерные для

«восточной» озерной лягушки, были найдены лишь у двух экземпляров *R. esculentus* – самца из п. Чермышево и самки из п. Медведево (рис. 7). Самка из п. Медведево также имела и мтДНК «восточной» формы.

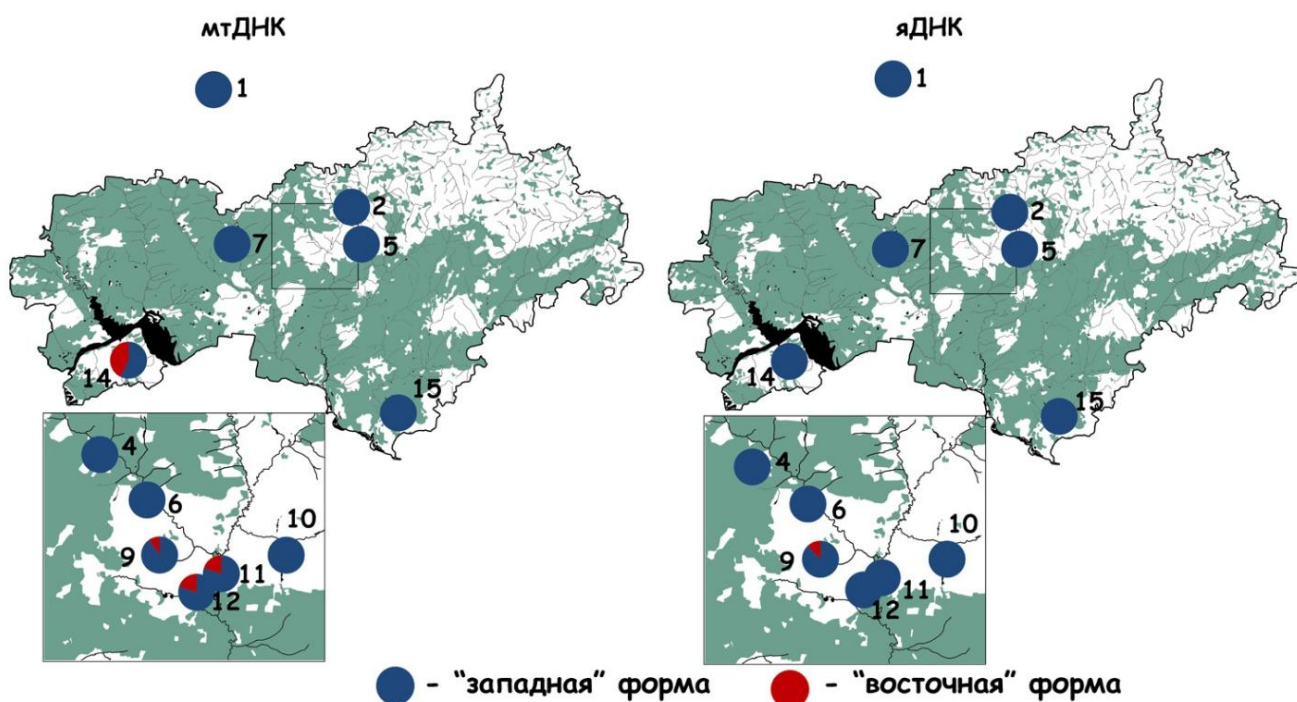


Рис. 6 – Распространение гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК «западной» (отмечена синим цветом) и «восточной» (отмечена красным) форм озерной лягушки: приведена карта-схема Марий Эл и окрестностей города Йошкар-Олы (выноска).

Следует отметить, что у съедобной лягушки маркеры «восточной» формы встречались только там, где они были отмечены у озерной лягушки (п. Медведево, п. Чермышево). Напротив, в локалитетах, где встречалась только «западная» форма озерной лягушки, съедобные лягушки содержали исключительно мт- и яДНК «западной» формы (рис. 7). Данное обстоятельство может косвенно свидетельствовать в пользу того, что гибриды появились в местах их отлова, а не пришли сюда из других мест. Статистически значимые различия между частотами встречаемости аллелей яДНК «восточной» формы у озерной и съедобной лягушек нами найдены не были ($\chi^2 = 0.09$; $p = 0.768$), что также частично подтверждает данную гипотезу.

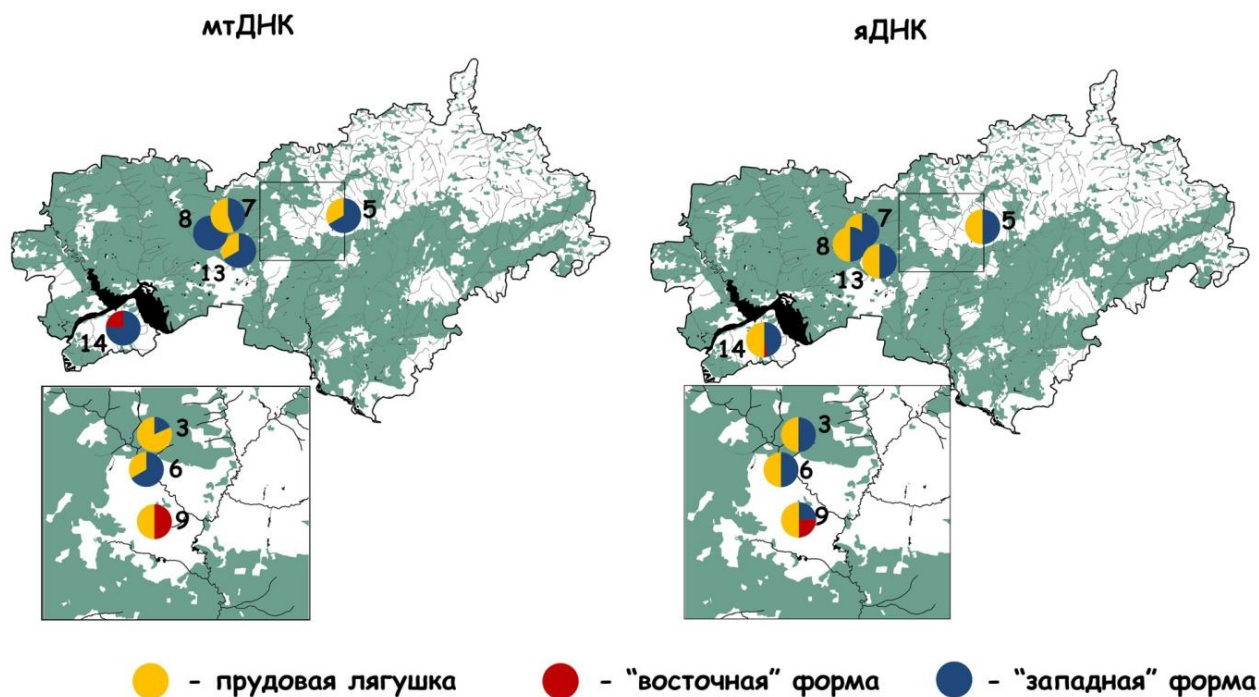


Рис. 7 – Распределение гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК *P. esculentus* из исследуемых локалитетов: приведена карта-схема Марий Эл и окрестностей города Йошкар-Олы (выноска).

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК С СЕВЕРО-ВОСТОКА АРЕАЛОВ

5.2 Морфологические различия между видами зеленых лягушек

Значения индексов у съедобной лягушки почти во всех случаях занимают промежуточное положение между родительскими видами, на что указывалось ранее (Борисовский и др., 2001; Ручин и др., 2005; Gubanyi, Korsos, 1992; Lada et al., 1995).

Средние значения индексов у самок всех видов зачастую больше, чем у самцов, однако это относится не ко всем индексам. Так, например, наблюдается уменьшение у самок прудовой лягушки в сравнении с самцами значений диагностических индексов (Т./С.int.l., D.p./C.int.l., Tar, Hem). Во всех случаях наблюдалось перекрывание крайних значений всех индексов у родительских видов и гибридов.

При попарном сравнении с помощью критерия Манна-Уитни и поправки Бонферрони получены следующие результаты (см. табл. 2). Половой диморфизм у озерной лягушки не найден. Для прудовой лягушки половой диморфизм найден по шести индексам (L./F., L./T., L./C.s., T./C.int.l., Hem, Tar). Различия между самками и самцами у съедобной лягушки с использованием метода рандомизации

процедуры численного ресамплинга выражены только по индексу L./C.int.l. (возможно, из-за малой выборки самок, $n = 13$).

Сравнение средних значений исследуемых индексов всех трех видов выявило, что у родительских видов (в паре *P. ridibundus* – *P. lessonae*) все индексы статистически значимо различаются (см. табл. 3 и 4). Наименьшее количество не различающихся индексов (для самцов – три, для самок – четыре) найдено между озерной и съедобной лягушками. Единственным индексом, средние значения которого не различались у прудовой и съедобной лягушек была относительная длина бедра (L./F.).

Табл. 2. Сравнение средних значений индексов у самцов и самок трех видов с помощью *U*-критерия Манна-Уитни

Индексы	<i>P. ridibundus</i>		<i>P. esculentus</i>		<i>P. lessonae</i>	
	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
L. / Lt.c.	219.0	0.082	191.5	0.157	598.5	0.099
L. / F.	234.0	0.148	216.0	0.363	549.0	0.032
L. / T.	221.0	0.089	218.5	0.391	412.5	< 0.001
L. / C.s.	236.0	0.159	233.0	0.577	536.5	0.024
L. / D.p.	271.5	0.476	249.5	0.828	625.0	0.166
L. / C.int.l.	223.5	0.099	162.5	0.044	758.0	0.945
F. / T.	290.5	0.732	245.0	0.756	701.5	0.530
D.p. / C.int.l.	243.5	0.207	183.5	0.114	618.0	0.146
T. / C.int.l.	238.0	0.171	162.5	0.044*	479.0	0.005
Hem	238.0	0.171	168.0	0.057	484.0	0.005
Tar	241.5	0.194	161.5	0.042*	480.0	0.005

Примечание: * - различия не подтверждены методом рандомизации процедуры численного ресамплинга; значения $p < 0.05$ выделены жирным шрифтом.

При изучении живых особей, идентифицированных только по морфологическим признакам, было выявлено, что половой диморфизм не наблюдался у озерной лягушки, но был найден у прудовой по индексам L./Lt.c., L./F., L./T., L./C.s., L./D.p. Таким образом, полученные по озерной лягушке данные совпадают по всем исследуемым выборкам. Для прудовой лягушки такое соответствие найдено лишь по индексу L./T.

С помощью канонического дискриминантного анализа были получены значения верной идентификации зеленых лягушек отдельно для самцов и самок. Используя отдельно взятый относительный индекс (L./Lt.c., L./F., L./T., L./C.s., L./D.p., L./C.int.l. и F./T.), невозможно верно определить выборку зеленых лягушек и процент идентификации обычно составляет не более 80% (исключение составляет индекс L./C.int.l., значения у которого для самок было 87%, для самцов – 83%). Тем не менее, совместное использование всех относительных индексов позволяет разделить выборку с точностью до 95 – 98% (рис. 8).

Табл. 3 – Попарное сравнение средних значений индексов у самцов разных видов.

Индексы	<i>P. ridibundus</i> – <i>P. esculentus</i>		<i>P. lessonae</i> – <i>P. esculentus</i>		<i>P. ridibundus</i> – <i>P. lessonae</i>	
	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
L. / Lt.c.	435.5	0.121	331.5	< 0.001	159.0	< 0.001
L. / F.	279.5	< 0.001	598.0	0.374	232.0	< 0.001
L. / T.	69.5	< 0.001	116.5	< 0.001	3.0	< 0.001
L. / C.s.	444.0	0.148	495.0	0.045	236.5	< 0.001
L. / D.p.	456.5	0.197	115.5	< 0.001	61.5	< 0.001
L. / C.int.l.	72.0	< 0.001	125.0	< 0.001	1.5	< 0.001
F. / T.	288.5	< 0.001	168.5	< 0.001	61.0	< 0.001
D.p. / C.int.l.	64.0	< 0.001	15.5	< 0.001	0.0	< 0.001
T. / C.int.l.	8.0	< 0.001	8.0	< 0.001	0.0	< 0.001
Hem	10.0	< 0.001	3.0	< 0.001	0.0	< 0.001
Tar	9.0	< 0.001	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001

Примечание: значения $p < 0.017$ (поправка Бонферрони) выделены жирным шрифтом

Табл. 4 – Попарное сравнение средних значений индексов у самок разных видов.

Индексы	<i>P. ridibundus</i> – <i>P. esculentus</i>		<i>P. lessonae</i> – <i>P. esculentus</i>		<i>P. ridibundus</i> – <i>P. lessonae</i>	
	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
L. / Lt.c.	121.5	0.463	126.5	0.002	195.0	< 0.001
L. / F.	95.0	0.101	204.0	0.099	199.0	< 0.001
L. / T.	38.0	< 0.001	34.0	< 0.001	0.0	< 0.001
L. / C.s.	134.0	0.759	161.0	0.014	267.0	< 0.001
L. / D.p.	128.0	0.609	48.0	< 0.001	61.5	< 0.001
L. / C.int.l.	11.0	< 0.001	4.0	< 0.001	0.0	< 0.001
F. / T.	54.5	< 0.001	22.0	< 0.001	26.5	< 0.001
D.p. / C.int.l.	23.5	< 0.001	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001
T. / C.int.l.	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001
Hem	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001
Tar	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001	0.0	< 0.001

Примечание: значения $p < 0.017$ (поправка Бонферрони) выделены жирным шрифтом.

Значения индексов у родительских видов не перекрываются, тогда как гибриды заходят в морфопространство обоих родительских видов, что ведет к размыванию границ признаков (рис. 8). Не найдены индексы на 100% идентифицирующие виды в выборке (отдельно для самцов и самок).

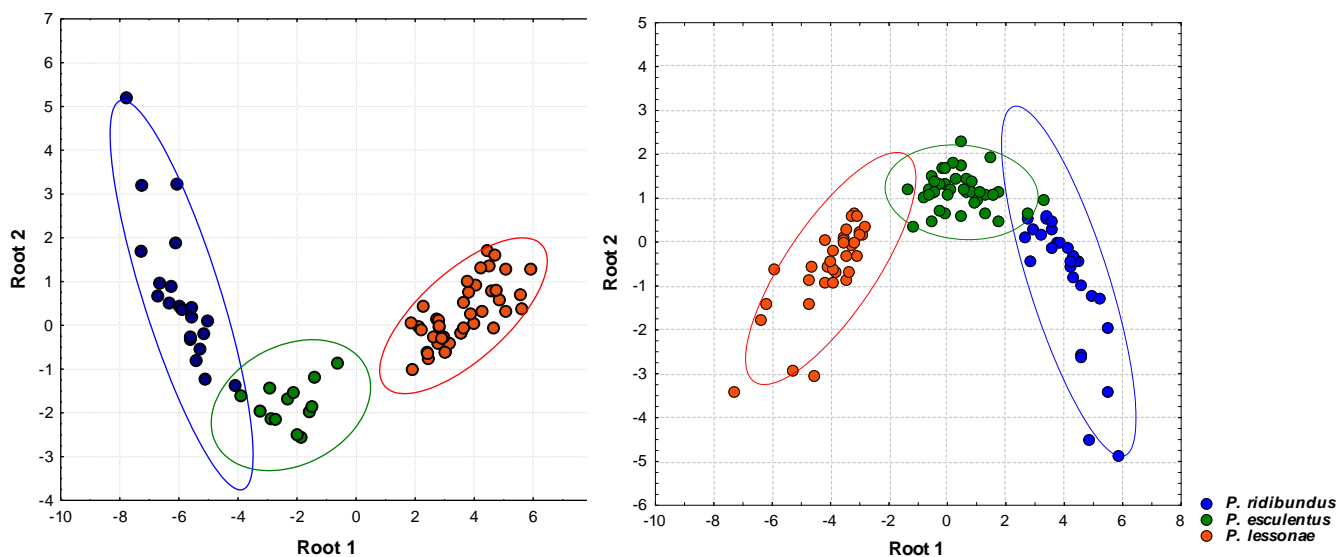


Рис. 8 – Результаты канонического дискриминантного анализа всех индексов у самок (слева) и самцов (справа) трех видов зеленых лягушек.

Межвидовые различия суммарно по всем индексам максимальны между родительскими видами (SqMD = 74.46 у самцов и SqMD = 97.55 у самок), минимальны между съедобной и озерной лягушкой (SqMD = 17.78 у самцов и SqMD = 22.13 у самок), между съедобной и прудовой лягушкой найдены средние уровни различий (SqMD = 27.08 у самцов и SqMD = 38.83 у самок).

5.4 Межпопуляционная изменчивость зеленых лягушек на северо-востоке ареала

Для выявления межпопуляционной изменчивости у озерной лягушки были отобраны (при $n > 10$) особи из пяти (лесопарк «Сосновая роща», п. Малое Шарыгино, микрорайон «Чихайдарово» г. Йошкар-Олы, п. Шушер и п. Медведево) и у прудовой из четырех (п. Краснооктябрьский, п. Кугуван, п. Шушер и микрорайон «Туруново» г. Йошкар-Олы) популяционных систем и популяций. При проведении двухфакторного дисперсионного анализа для всех морфометрических параметров и индексов как у озерной, так и у прудовой лягушек оказываются значимыми факторы «пол» и «локалитет», однако, их взаимодействие остается незначимым.

5.5 Фенетическая характеристика зеленых лягушек из исследуемых популяционных систем

Наблюдаются половые различия в характере фоновой окраски спины: у самцов родительских видов чаще встречаются особи с зеленой окраской (для озерной лягушки: $\chi^2 = 16.2$; $df = 3$; $p < 0.01$; для прудовой: $\chi^2 = 27.6$; $df = 3$; $p < 0.01$).

0.01). Для самок прудовой лягушки с северо-востока ареала характерно наличие коричневой окраски между дорсолатеральными полосами и дорсомедиальной полосой. По признакам окраски верхней стороны тела наблюдаются различия между видами: самцы и самки озерной лягушки чаще окрашены в коричневый цвет, чем особи прудовой и съедобной лягушек (для самцов $\chi^2 = 28.43$; $df = 4$; $p < 0.01$; для самок $\chi^2 = 45.07$; $df = 4$; $p < 0.01$).

Дорсомедиальная полоса встречается в 100% случаев у прудовой и съедобной лягушек. У озерной лягушки доля полосатых особей в целом среди самцов достигала 74.3%, тогда как у самок – 78.1%. Больше всего зарегистрировано нарушений в структуре дорсомедиальной полосы у озерной лягушки. Найдены статистически значимые различия в частоте встречаемости дорсомедиальной полосы у озерных лягушек из черты г. Йошкар-Олы и из популяций водоемов, расположенных в поселках (рис. 9).

Дорсальные пятна встречались почти у всех самок зеленых лягушек, тогда как среди самцов, хотя и редко, но встречались особи без пятен. У озерной лягушки они составили 4.7%, у съедобной лягушки – 5.4%, тогда как у прудовой лягушки отмечены у 12.5% особей. Среди особей озерной лягушки отмечены три экземпляра (1.4%) без дорсальных пятен и дорсомедиальной полосы (фенотип «burnsi»).

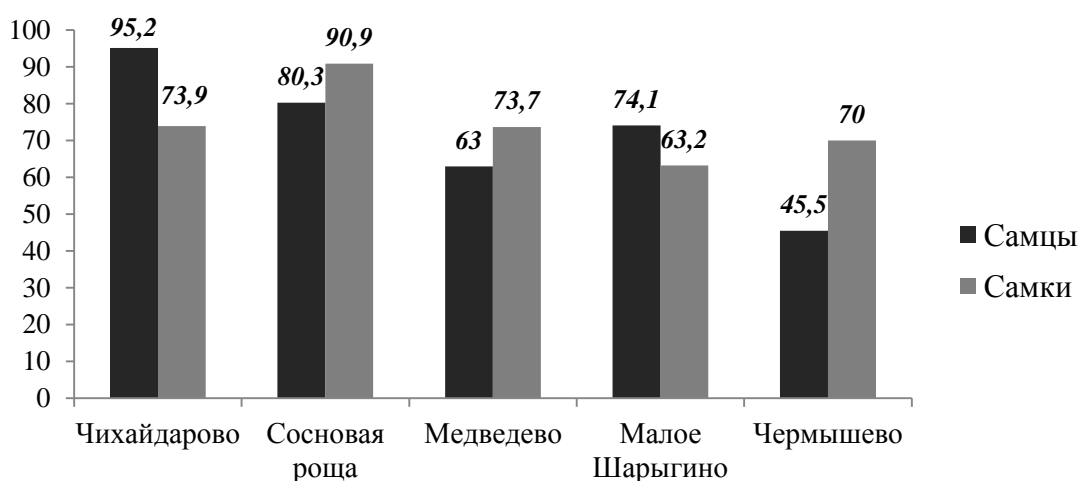


Рис. 9 – Частота встречаемости дорсомедиальной полосы (морфа «striata») у озерной лягушки в пяти исследуемых локалитетах.

По числу дорсальных пятен найдены половые различия у прудовой лягушки ($U = 1813$; $p < 0.01$), а также межпопуляционные различия у родительских видов. Особи озерной лягушки из лесопарка «Сосновая роща» статистически значимо отличаются от особей из популяций водохранилища п. Советский; пруда окр. п. Малое Шарыгино и особей из популяционной системы R-E-L-типа Чермышьевского водохранилища. Статистически значимые различия найдены между самцами прудовой лягушки из водоемов п. Кугуван и п. Нужьялы (критерий Шеффе; $p = 0.007$); из водоемов п. Нужьялы и п. Чермышьево (критерий Шеффе; $p = 0.039$).

Показатели флуктуирующей асимметрии по количеству пятен справа и слева статистически значимо различались у самцов разных видов ($N = 8.16$; $df = 2$; $p = 0.017$), при этом наибольших значений он достигал у озерной лягушки, что, возможно, связано с действием антропогенных факторов: озерная лягушка зачастую представлена в общей выборке городскими популяциями, тогда как прудовая лягушка отловлена из отдаленных от города территорий, в т.ч. и из заповедника «Большая Кокшага». Различий по данному показателю между самками не найдено.

5.6 Морфологические аномалии в популяционных системах зеленых лягушек

Морфологические аномалии найдены в семи местообитаниях: в микрорайонах «Чихайдарово» и «Заречный» г. Йошкар-Олы, окр. п. Гусево, п. Ошламучаш, п. Кучки, п. Шушер и п. Чермышево. В шести местообитаниях (лесопарк «Сосновая роща», пруды п. Старожильск, п. Кугуван) у лягушек найдены различные повреждения: повреждение кожи, резонаторов, отсутствие отделов задних конечностей.

Для озерной лягушки найдено четыре, для прудовой – шесть, а для съедобной лягушки – один тип аномалий. У *P. ridibundus* встречены асимметричная полифалангия, симметричная полидактилия, брахидактилия, хемимелия (1.9% аномальных особей от всех особей в выборке). У *P. lessonae* найдены асимметричная полифалангия, асимметричный и симметричный случаи полидактилии, эктродактилия, нарушение радужной оболочки глаза (1.7% аномальных особей от всей выборки), а также аксантизм. У *P. esculentus* найдена только симметричная полидактилия (0.7% аномальных особей).

Статистически значимых различий во встречаемости морфологических аномалий у самцов и самок озерной лягушки не найдено (χ^2 с поправкой Йетса = 0.956; $p > 0.05$).

ВЫВОДЫ

1) Наблюдается тенденция к снижению локалитетов с прудовой лягушкой, *Pelophylax lessonae*, с запада на восток и с юга на север. В Марийской низменности преобладает *P. lessonae*, тогда как на территории южной части Вятского увала чаще встречается озерная лягушка, *P. ridibundus*. Съедобная лягушка, *P. esculentus*, многочисленна на территории Оршанско-Кокшагской равнины преимущественно на границе лесных массивов и открытых ландшафтов.

2) На северо-востоке ареала у съедобной лягушки, *P. esculentus*, отсутствует массовая полиплоидия. Зеленые лягушки образуют пять типов популяционных систем (R-, L-, R-L-, L-E- и R-E-L-типов). Не найдены популяционные системы R-E-типа. Доля съедобной лягушки в выборках не превышает долю родительских видов, составляя 14 – 40% (13.2% в общей выборке). Самцы съедобной лягушки встречаются чаще самок (соотношение полов 6:1).

3) Особи родительских видов производят нормальные гаметы. Особи съедобной лягушки, *P. esculentus*, либо стерильны (43%), либо производят гаплоидные гаметы, содержащие геномы озерной (54%) или прудовой (3%) лягушек. Во всех исследованных популяционных системах отмечены стерильные особи *P. esculentus*.

4) В исследованном регионе наблюдается значительное преобладание маркеров мт- и яДНК «западной» формы у *P. ridibundus*. У *P. esculentus* отмечены оба варианта яДНК озерной лягушки, что указывает на участие «восточной» озерной лягушки в формировании гибридов. Наблюдаемое соответствие в ландшафтном распределении гаплотипов «восточной» формы у съедобной и озерной лягушек свидетельствует в пользу происхождения съедобной лягушки «de novo» в местах отлова. Наличие мтДНК озерной лягушки у самок *P. esculentus* из систем L-E-типа доказывает их участие в размножении.

5) По ряду индексов у прудовой (L./F., L./T., L./C.s., T./C.int.l., Tar, Nem) и съедобной (L./C.int.l.) лягушек наблюдается половой диморфизм, отсутствующий у озерной. Наибольшее значение внутривидового разнообразия по признакам окраски отмечено для озерной лягушки, доля редких морф более высока у самцов прудовой лягушки. Для родительских видов найдены половые различия в фоновой окраске спины, количестве пятен (только для *P. lessonae*) и окраске нижней стороны тела. Также для озерной и прудовой лягушек выявлены межпопуляционные различия по количеству пятен, встречаемости дорсомедиальной полосы (только для *P. ridibundus*) и вентральных фенотипов.

6) Наибольший вклад в разделение видов зеленых лягушек на северо-востоке ареалов вносят индексы D.p./C.int.l., T./C.int.l., Tar, Nem и L./C.int.l., с помощью которых можно разделить выборку с высокой степенью надежности (96 - 98%). Фенетические признаки обладают низкой диагностической ценностью. По признакам окраски и диагностическим индексам съедобная лягушка оказывается более схожа с прудовой, чем с озерной лягушкой, тогда как по относительным индексам – наоборот.

Публикации автора по теме диссертации

Статьи в журналах, включённых в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук:

1. **Свинин А. О.** Распространение и типы популяционных систем зеленых лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843 в Республике Марий Эл / А. О. Свинин, С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, вып. 3–4. – С. 137–147. – 1,29 / 0,32 п.л.

2. Рыжов М. К. Морфологическая структура некоторых популяций гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) из Среднего Поволжья / М. К. Рыжов, **А. О. Свинин** // Вестник Тамбовского университета. – 2013. – Т.18, вып. 6. – С. 3071–3076. – 1,02 / 0,51 п.л.

Публикации в прочих научных изданиях:

3. **Свинин А. О.** Новые данные по распространению съедобной лягушки в Марий Эл / А. О. Свинин, С. Н. Литвинчук, О. А. Ермаков, А. Ю. Иванов, Ю. М. Розанов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием. Йошкар-Ола, 11–14 марта 2015 г. – Йошкар-Ола, 2015. – С. 108 – 111. – 0,47 / 0,16 п.л.

4. **Свинин А. О.** Встречаемость морфологических аномалий в популяционных системах зеленых лягушек (*Pelophylax* Fitzinger, 1843) с северо-востока ареалов / А. О. Свинин // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды: материалы международной школы-конференции. Екатеринбург, 23–26 сентября 2013 г. – Екатеринбург, 2014. – С. 156–161. – 0,35 п.л.

5. Павлов А. В. Аннотированный список амфибий и рептилий заповедника, отмеченных в период 2009–2013 гг. / А. В. Павлов, **А. О. Свинин**, С. Н. Литвинчук, В. А. Забиякин // Научные труды / Государственный природный заповедник «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола, 2013. – Вып. 6. – С. 216–232. – 0,99 / 0,33 п.л.

6. **Свинин А. О.** Распространение и численность амфибий и рептилий антропогенных ландшафтов города Йошкар-Олы / А. О. Свинин, В. И. Гаранин // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции. Йошкар-Ола, 09–13 декабря 2013 г. – Йошкар-Ола, 2013. – Ч. I. – С. 153–157. – 0,29 / 0,17 п.л.

7. **Свинин А. О.** Морфологическая характеристика популяций озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), обитающих в черте города Йошкар-Олы / А. О. Свинин // Актуальные проблемы биологии, экологии и химии: сборник научных трудов. – Йошкар-Ола, 2012. – С. 28–31. – 0,33 п.л.

8. Камаев И. О. Спектр питания прудовой лягушки (*Rana lessonae* Camerano, 1882) в Республике Марий Эл / И. О. Камаев, **А. О. Свинин** // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всероссийской конференции с международным участием. Йошкар-Ола, 22–26 сентября 2010 г. – Йошкар-Ола, 2010. – С. 361–363. – 0,35 / 0,17 п.л.

9. **Свинин А. О.** Оценка состояния природных популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), обитающих в черте г. Йошкар-Олы (Республика Марий Эл) / А. О. Свинин, А. А. Ведерников // Экология России и сопредельных территорий: материалы XV Международной экологической студенческой конференции. Новосибирск, 29–31 октября 2010 г. – Новосибирск, 2010. – С. 69–70. – 0,23 / 0,12 п.л.