

ЗООЛОГИЯ

УДК 575.822:575.858:597.851

DOI: 10.26456/vtbio209

ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БИОХОРОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП РАЗНОГО МАСШТАБА НА ПРИМЕРЕ ЛЯГУШКИ ТРАВЯНОЙ (*RANA TEMPORARIA LINNAEUS*)

А.А. Емельянова¹, Н.Е. Николаева¹, Е.А. Гурская²

¹Тверской государственный университет, Тверь

²Клиническая больница скорой медицинской помощи, Тверь

На примере серий лягушки травяной из четырех биотопов, характеризующихся разной степенью пространственной изоляции, показана перспективность изучения биохорологической структуры данного вида с применением фенетического подхода. Наиболее детальную характеристику пространственно-генетической структуры можно получить при анализе пятнистости дорзальной поверхности тела. Так же для этих целей возможно использование вариаций таких элементов рисунка покровов тела, как форма межлопаточного пятна и число полос на бедре.

Ключевые слова: *травяная лягушка, биохорологическая структура, фенетика, фен, фенокомплекс, окраска, морфотип.*

Введение. Одной из наиболее важных задач современной биологии, как науки, является изучение принципов эволюции относительно систематических групп разного масштаба. При этом макроэволюция рассматривает процессы, охватывающие надвидовые таксоны. Микроэволюционный этап эволюции осуществляется на уровне видов и завершается образованием новых видов. Биологический вид является функциональной системой, которая состоит из естественных территориальных группировок, построенной по принципу иерархии и отражающей уровни интеграции. Такая система получила название биохорологической структуры вида. Иерархия отдельных таксонов этой структуры определяется их функциональной значимостью, а основная функция данной структуры – обеспечение механизма микроэволюционных процессов (Флинт, 1977). Известно, что для обеспечения процессов микроэволюции необходимо и достаточно существование таких элементов биохорологической структуры, как носители генотипического и фенотипического единства, поскольку изменения генотипа возможны только на фоне разнокачественности фенотипов. Таковым носителем в

современном представлении является популяция, как элементарная единица эволюции.

Изучение биохорологической структуры вида представляет теоретический и практический интерес в смысле познания становления таковой в истории взаимоотношений «вид – среда» и применения в популяционных и систематических исследованиях. При этом оправдано использование морфологических признаков, так как, согласно современной теории отбора, в процессе эволюции происходит отбор особей по фенотипам (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

При изучении внутривидовой и популяционной структур с 70-х гг. XX века широко применяется фенетический подход, базирующийся на известном факте фенотипического проявления генотипа и концепции фена как признака-маркера генотипа (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). Особенно актуальны подобные изыскания, отнесенные к модельным видам, предлагаемым для мониторинговых исследований: именно трансформации внутривидовой структуры в той или иной части ареала могут сигнализировать об изменениях условий существования. Излюбленными объектами популяционных и экологических исследований являются бесхвостые амфибии (Боркин, Тихенко, 1979; Вершинин, 1997; Замалетдинов, 2002; Ковылина, 1999; Файзулин, Кузовенко, 2012). Для некоторых видов доказана наследуемость тех или иных форм окраски. Например, наличие дорсомедиальной полосы (морфа «striata») у лягушек видов *Pelophylax ridibundus* (ранее – *Rana ridibundus*) и *Rana arvalis* определяет доминантный аллель диаллельного аутосомного гена (Шварц, Ищенко, 1968; Щупак, 1977; Berger, Smielowski, 1982). Установлено, что морфа «striata» является маркером целого ряда физиологических особенностей, которые в определенных условиях могут представлять адаптивное преимущество особям-обладателям данного фена (Шварц, Ищенко, 1968; Шарыгин, 1980; Вершинин, 1997, 2004; Леденцов, 1990).

Одним из основных требований при выборе модельного вида является его массовость и широкое распространение: на территории европейской части России к таковым относится травяная лягушка (*Rana temporaria temporaria* Linnaeus), распространенная от Пиренеев до Урала и Западной Сибири (Кузьмин, 2006). Несмотря на то, что на состояние популяций *Rana temporaria* в антропогенных ландшафтах оказывают отрицательное влияние загрязнение водоемов минеральными удобрениями, домашними отходами, пестицидами, а также движение автотранспорта, травяная лягушка сравнительно быстро адаптируется к жизни в нарушенных биотопах (Кузьмин, 2012). В связи с этим данный вид – один из модельных видов,

предлагаемых в мониторинговых исследованиях для решения задач оценки благополучия среды обитания (Захаров, Баранов и др., 2000; Захаров, Чубинишвили и др., 2000). Большинство работ, посвященных фенетическим исследованиям популяций травяной лягушки, основываются на выделении определенных морф животных, отражающих генетические особенности особи. На территории европейской части России наиболее известны и чаще всего фиксируются 6 морф (морфотипов) травяной лягушки (Ищенко, 1999). 1. Морфа «striata» – полосатая. Характерно наличие светлой дорсальной полосы, которая пересекает туловище от заднего края спины до конца головы. Полосатые особи достаточно редки и чаще встречаются на севере ареала (Дунаев, 2002). 2. Морфа «maculata» – пятнистая. Характерен набор темных пятен на голове и спинной части туловища. Имеется межлопаточное пятно и около десяти крупных пятен, диаметром до 5-7 мм, расположенных хаотически или рядами, при наличии спинной полосы. 3. Морфа «hemimaculata» – полупятнистая. Количество пятен гораздо меньше, от одного до трех. Это или затылочное пятно и 1-2 дополнительных, или 2-3 пятна в задней части туловища. 4. Морфа «punctata» – крапчатая. Спинная часть туловища покрыта многочисленными мелкими пятнами, диаметром 0,5–1,0 мм. 5. Морфа «hemipunctata» – полукрапчатая. Пятна мелкие и немногочисленны, как правило, от одного до пяти. 6. Морфа «burnsi» – чистая. Крапчатость и пятна полностью отсутствуют. Таким образом, морфы характеризуют особенности рисунка покровов в целом.

Гипотеза о наследственной обусловленности указанных морфотипов и независимом наследовании морфы «striata» от фенотипов, отражающих пятнистость спинной поверхности тела, у родственного вида *Rana arvalis*, позволяет отнести эти морфы к разным фенетическим признакам (Боркин, 1977). Кроме того, фенотипы «striata» и «maculata» могут быть расчленены на дискретные вариации типа фенотипов, которые своей встречаемостью способны отражать внутривидовую иерархическую структуру (Яблоков, Ларина, 1985). Таким образом, представляет интерес исследование фенотипических особенностей биохорологических групп разного масштаба на примере травяной лягушки с целью оценки перспективности использования различных признаков окраски покровов тела для изучения популяционной структуры травяной лягушки и биологического мониторинга.

Методика. Изыскания проходили на территории Тверской области, где *Rana temporaria* – многочисленный вид (Викторов и др., 2010). При выборе точек исследования выбирались биотопы разной степени изолированности друг от друга физико-географическими

барьерами, но приблизительно одинаковой степени благоприятности условий обитания для лягушки травяной. Сбор серий производился в четырех географических точках (биотопах): три серии – на территории Осташковского административного района, одна серия – на территории Калининского района. Расстояние между административными центрами рассматриваемых районов составляет более 200 км.

В Калининском районе исследовался биотоп в окрестностях города Твери – на территории ООПТ «Комсомольская роща». Биотоп представляет собой сосново-еловый лес с примесью осины, разнотравный. Комсомольская роща расположена между пустошами на берегу Волги, Кривичской улицей, границей города и Октябрьской железной дорогой; в наших исследованиях – точка 4 (Литвицкий, 2010) (рис. 1).

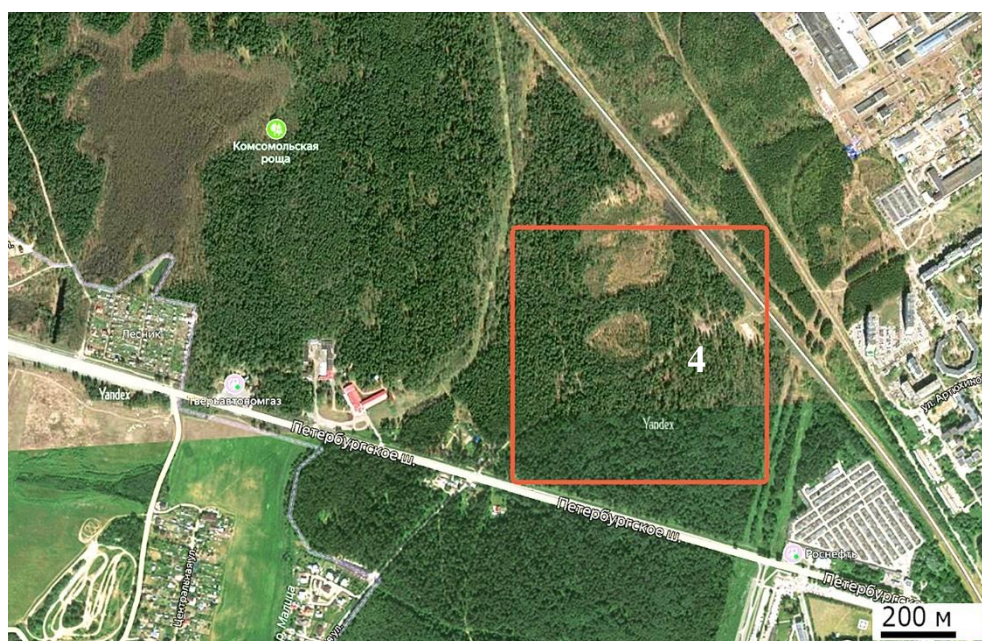


Рис. 1. Точка исследования в сосново-еловом лесу (окр. г. Твери, ООПТ «Комсомольская роща»; 56.882, 35.815), (<https://yandex.ru/maps/>)

В Осташковском районе изучались биотопы, располагающиеся в окрестностях д. Ботово: точка (биотоп) 1 – сосняк сфагновый; точка 2 – низина, подтапливаемая при высоком уровне грунтовых вод, где среди растительности преобладает рогоз; точка 3 – заболоченный березово-осиновый лес (рис. 2А). Расстояние между биотопами 1 и 2 около 200 м, и они отделены друг от друга рекой Сабровкой (рис. 2Б). Биотоп 3 находится на расстоянии порядка 1,5 км от биотопа 2 и 1,7 км –

от биотопа 1, и отделен от таковых населенным пунктом – д. Ботово (рис. 2В).

Для достижения большей однородности выборок по возрасту проводились стандартные измерения тела животных (Терентьев, Чернов, 1949). Таким образом в каждом из четырех биотопов были отобраны 30 животных с длиной туловища не менее 40 мм, что соответствует возрасту от двух лет и старше. Общее число исследованных особей составило 120 экземпляров.

Отлов травяной лягушки осуществлялся в период с 20.06.2014 по 11.09.2014 и представлял собой разовый сбор материала в каждой точке. Сбор животных проводился вручную, во вторую половину дня (после 16:00 часов). Выбор данного времени связан с особенностями образа жизни травяной лягушки, которая наиболее активна в сумеречное время.



А

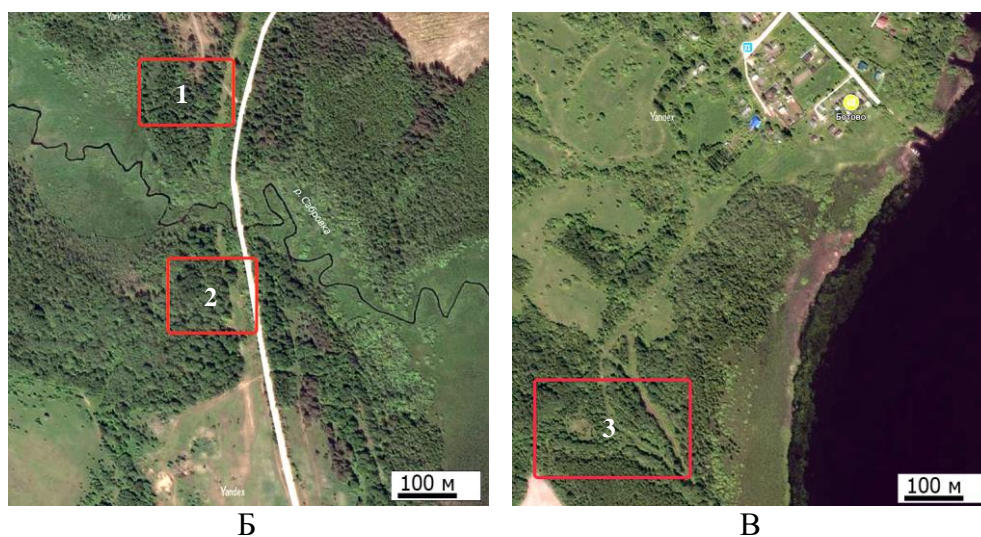



Рис. 2. Точки исследования в окрестностях д. Ботово (Тверская область, Осташковский район; 57.160, 32.981; 57.158, 32.981; 57.145, 32.978), (<https://yandex.ru/maps/>)


Каждая отловленная особь помещалась в общий пластиковый контейнер с вентиляционными отверстиями для дальнейшей транспортировки. Далее проводилась камеральная обработка материала, заключающаяся в измерении амфибий при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм, и фотосъемки каждой особи для последующей работы с рисунком окраски тела и его частей. Затем лягушки помещались в дополнительный контейнер. Выпуск животных осуществлялся на следующий день на месте поимки.

Исходя из тезиса, что фены – это дискретные, альтернативные вариации любых признаков, которые на всем имеющемся материале далее неделимы без потери качества (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985), нами применялось описание вариаций отдельных элементов рисунка покровов. В ходе работы было выделено 28 вариаций (фенов) четырех признаков, а именно: по форме Л-образного затылочного пятна (межлопаточного пятна) – 14 вариаций, по числу полос на бедре и на голени – по 5 фенов, по характеру пятен на спине животных – 4 вариации признака (табл. 1). В случае расположения признаков на билатеральных структурах, учитывались вариации только на правой стороне тела.

Таблица 1

Список фенотипов травяной лягушки (*Rana temporaria* L.)

Обозначение фена	Описание фена	
Фены формы затылочного пятна		
1а		Две слившиеся равнобедренные полосы
1б		Две слившиеся полосы, правая короче
1в		Две слившиеся полосы, левая короче
1г		Две равные полосы, вершины не сливаются
1д		Две не слившиеся у вершины полосы, правая короче
1е		Две не слившиеся у вершины полосы, левая короче
1ж		Левое плечо - длинная полоса, правое плечо - короткая полоса и точка в основании плеча. Правое и левое плечо не сливаются
1з		Две не слившиеся полосы, в вершине которых точка
1и		Три точки
1к		Межлопаточное пятно отсутствует или не выражено
1л		Левое плечо - две точки, правое плечо - длинная полоса
1м		Левое плечо - длинная полоса, правое плечо - точка у вершины и короткая полоса в основании
1н		Левое плечо - точка в основании, правое плечо - длинная полоса

1о		Горизонтальная сплошная линия и точка над линией
Фены признака – число полос на бедре		
2а	2 полосы	
2б	3 полосы	
2в	4 полосы	
2г	5 полос	
2д	6 полос	
Фены признака – число полос на голени		
3а	2 полосы	
3б	3 полосы	
3в	4 полосы	
3г	5 полос	
3д	6 полос	
Фены признака – характер пятен на спине		
4а	Мелкие пятна	
4б	Крупные пятна	
4в	Крапчатость	
4г	Отсутствуют	

При характеристике состава и частоты встречаемости фенов в популяциях использовалось понятие «фенокомплекс». Для математического подтверждения различий серий применялись статистические показатели, специально разработанные для целей фенетики популяций: показатель сходства популяций (показатель Животовского (r), позволяющий оценить степень сходства фенофондов (фенокомплексов) популяций, (J), позволяющий определить значимость отличия r от 1 (Животовский, 1982).

Результаты и обсуждение. Исследование фенокомплексов травяной лягушки по форме межлопаточного пятна выявило, что для серии животных из Калининского района характерно максимальное разнообразие: состав фенов включает 13 фенов из 14 выделенных. Многие из вариаций, отмеченных для лягушек, обитающих в окрестностях г. Твери, не встречены ни в одной из выборок из Осташковского района, такие как: 1н, 1л, 1м, 1н, 1о (рис. 1).

В Калининском районе не были отловлены животные с феном 1в, однако данная вариация с одинаковой частотой встречаемости – 3,3% отмечалась во всех выборках из Осташковского района. В целом для серии лягушек из Осташковского района было характерно преобладание фена 1а – две слившиеся равносторонние полосы. Здесь данный фен – фоновый, с частотой встречаемости от 26,7% до 36,7%. В Калининском районе встречаемость данного фена – 13,3%. Фоновым

феном в популяции из Калининского района являлась вариация 1г (23,3%) – две равные полосы, вершины не сливаются (табл. 2; рис. 3).

Таблица 2

Частоты некоторых фенов (в %) окраски покровов четырех серий травяной лягушки (*Rana temporaria* L.)

Фены	1 n=30	2 n=30	3 n=30	4 n=30
1а	26,7	36,7	33,3	13,3
1б	13,3	10	10	6,7
1в	3,3	3,3	3,3	–
1г	16,7	13,3	16,7	23,3
1д	10	6,7	3,3	10
1е	3,3	–	6,7	6,7
1ж	10	3,3	10	3,3
1з	10	16,7	10	6,7
1и	–	10	–	3,3
1к	6,7	–	6,7	10
1л	–	–	–	6,7
1м	–	–	–	3,3
1н	–	–	–	3,3
1о	–	–	–	3,3
2а	16,7	23,3	26,7	46,7
2б	60	53,4	66,7	36,6
2в	13,3	23,3	3,3	16,7
2г	6,7	–	3,3	–
2д	3,3	–	–	–
3а	13,3	3,3	10	23,3
3б	26,7	60	56,7	53,4
3в	46,7	36,7	30	20
3г	10	–	–	3,3
3д	3,3	–	3,3	–
4а	33,3	30	43,3	–
4б	40	43,3	13,3	46,7
4в	10	10	6,7	–
4г	16,7	16,7	36,7	53,3

Примечание. 1 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, сосняк сфагновый; 2 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, низина, подтапливаемая при высоком уровне грунтовых вод; 3 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, березово-осиновый лес; 4 – Калининский р-н, окр. г. Твери, сосново-еловый лес с примесью осины. «–» – в данной выборке фен не обнаружен.

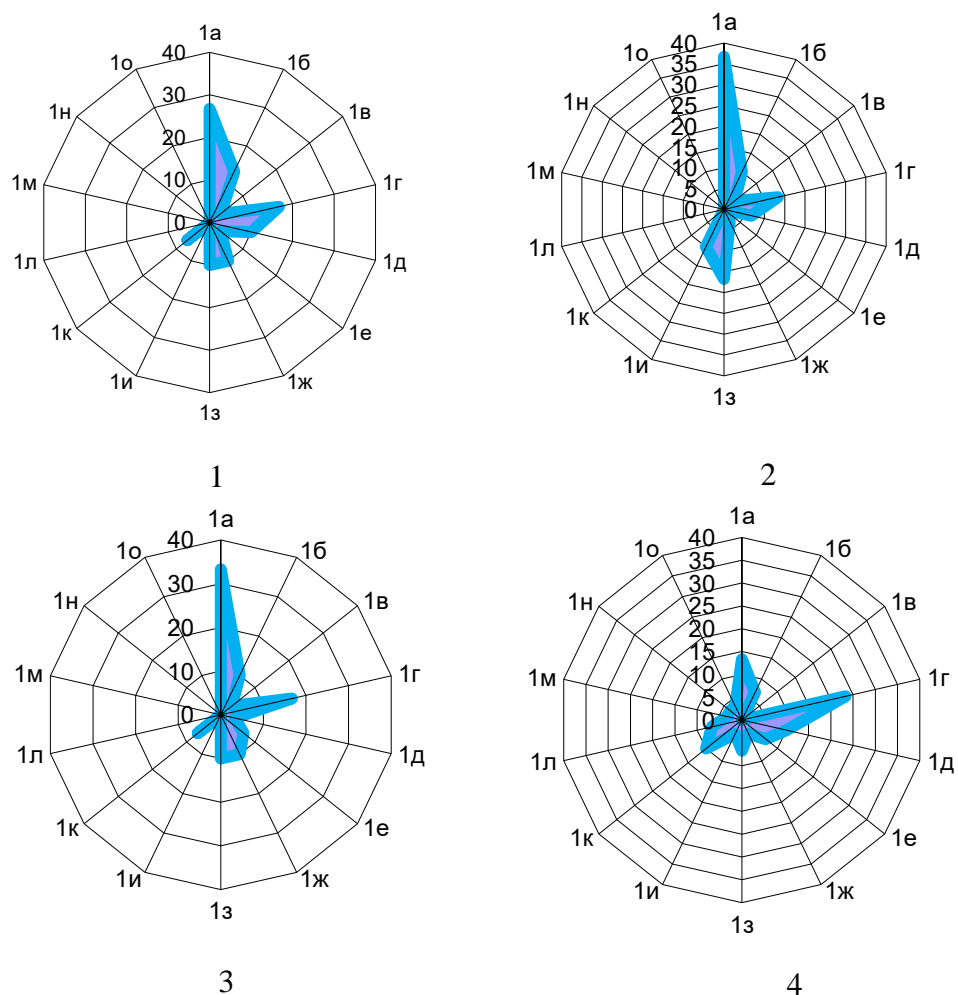


Рис. 3. Частоты 14 дискретных вариаций признака форма Л-образного затылочного пятна у травяной лягушки в некоторых районах Тверской области: 1 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, сосняк сфагновый; 2 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, низина, подтапливаемая при высоком уровне грунтовых вод; 3 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, березово-осиновый лес; 4– Калининский р-н, окр. г. Твери, сосново-еловый лес с примесью осины

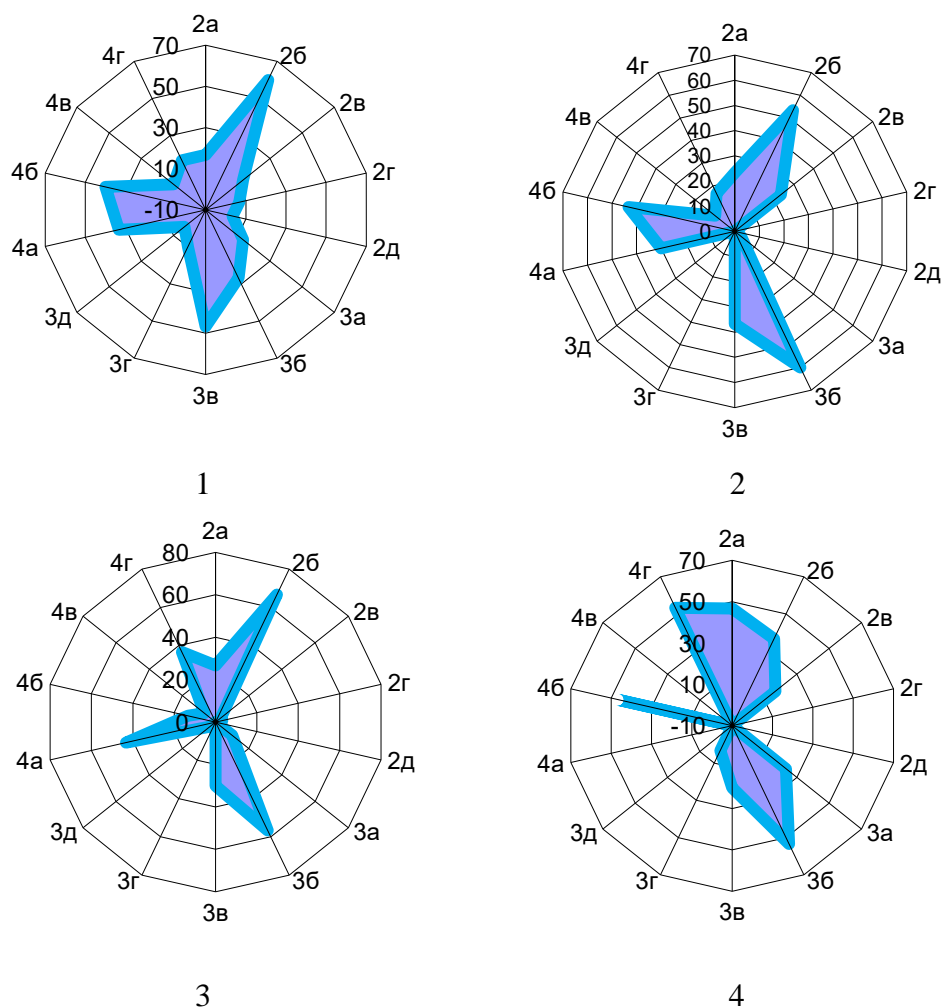


Рис. 3. Частоты 14 дискретных вариаций признаков окраски покровов травяной лягушки в некоторых районах Тверской области: число полос на бедре (2а–2д), число полос на голени (3а–3д), характер пятен на спине (4а–4г). 1 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, сосняк сфагновый; 2 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, низина, подтапливаемая при высоком уровне грунтовых вод; 3 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, березово-осиновый лес; 4– Калининский р-н, окр. г. Твери, сосново-еловый лес с примесью осины

Отмечено своеобразие фенокомплекса лягушек из Осташковского района, обитавших на открытом пространстве (точка 2): здесь, по сравнению с другими сериями из Осташковского района, не были отмечены фены 1е и 1к. Также в данной точке зарегистрированы особи с вариацией 1и (10%), отсутствующей у лягушек, отловленных в лесных биотопах Осташковского района. Несмотря на сравнительную удаленность друг от друга обследованных лесных биотопов, обнаружено сходство серий 1 и 3 из Осташковского района по частоте встречаемости большинства фенотипов формы межлопаточного пятна. Различия отмечены для асимметричных фенотипов 1д и 1е. В сосняке сфагновом чаще встречались особи с вариацией – две не слившиеся у вершины полосы, правая короче – 10% против 3,3%, а в березово-осиновом лесу – две не слившиеся у вершины полосы, левая короче – 6,7% против 3,3% (табл. 2; рис. 3).

Таблица 3

Значения показателя сходства популяций (показатель Животовского (r), его ошибки (Sr) и критерия идентичности (J) для четырех серий травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) при сопоставлении частот встречаемости вариаций окраски покровов

Признаки		Форма затылочного пятна	Число полос на бедре	Число полос на голени	Характер пятен на спине	Среднее
Сопоставляемые выборки						
1/2	r	0,875	0,939	0,880	0,999	0,923
	Sr	0,047	0,034	0,051	0,006	0,0345
	J	9,0	4,32	10,4*	0,12	23,84
1/3	r	0,981	0,957	0,878	0,931	0,937
	Sr	0,025	0,043	0,054	0,047	0,042
	J	2,28	4,17	11,64**	8,28*	26,37
2/3	r	0,864	0,934	0,972	0,930	0,925
	Sr	0,048	0,043	0,002	0,047	0,035
	J	9,3	6,93	2,37	8,4*	27,0
1/4	r	0,808	0,896	0,916	0,730	0,838
	Sr	0,008	0,050	0,049	0,065	0,043
	J	16,08	9,48*	9,09	19,41***	54,06***
2/4	r	0,757	0,969	0,925	0,748	0,850
	Sr	0,069	0,002	0,046	0,063	0,045
	J	21,18	7,92**	8,01*	18,24***	55,35***
3/4	r	0,834	0,921	0,948	0,691	0,845
	Sr	0,056	0,047	0,033	0,057	0,048
	J	12,96	8,49*	4,26	22,08***	47,79***

Примечания. 1 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, сосняк сфагновый; 2 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, низина, подтапливаемая при высоком уровне грунтовых вод; 3 – Осташковский р-н, окр. д. Ботово, березово-осиновый лес; 4 – Калининский р-н, окр. г. Твери, сосново-еловый лес с примесью осины; различия достоверны при: * – $P \leq 0,05$; ** – $P \leq 0,025$; *** – $P \leq 0,01$.

Оценка уровня сходства популяций при сопоставлении по частоте встречаемости фенотипов формы затылочного пятна подтвердила сравнительно большее сходство фенотипов животных из лесных биотопов Осташковского района ($r=0,981\pm 0,025$ для точек 1 и 3) и их отличие от лягушек, обитающих в низине ($r=0,875\pm 0,047$ – для точек 1 и 2; $r=0,864\pm 0,048$ – для точек 2 и 3). Наименьшие значения показателя сходства популяций получены при сопоставлении серии, отловленной в лесном биотопе в окрестностях г. Твери с выборками из Осташковского района; при этом отмечался несколько больший уровень сходства с сериями из закрытых биотопов ($r=0,808\pm 0,008$; $r=0,834\pm 0,056$) и меньший – с выборкой из открытого биотопа ($r=0,757\pm 0,069$).

Указанные различия серий лягушек не достигли уровня достоверности, что не отменяет факта регистрации своеобразия рисунка затылочного пятна лягушек, обитающих на территории двух рассматриваемых административных районов Тверской области: полученные значения критерия идентичности близки к значимому уровню, который может быть достигнут при увеличении объема выборок – при сопоставлении с точкой 4 – $J=16,08$, $J=21,18$, $J=12,96$ – для точек 1, 2, 3 соответственно (табл. 3).

Оценивая особенности рисунка покровов задних конечностей лягушек, отметим, что здесь так же отмечаются отличия выборок из Калининского и Осташковского районов. Так, в Осташковском районе преобладают животные с тремя полосками на бедре (фенотип 2б) – встречаемость 60%, 53,4% и 66,7% для точек 1, 2 и 3 соответственно. В Калининском районе обычны лягушки с двумя полосками – 46,7%. Для лягушек, обитающих в закрытых биотопах Осташковского района отмечена тенденция к увеличению числа полос на бедре до 5 и 6 (фенотипы 2г, 2д). Все три серии из Осташковского района отличаются друг от друга встречаемостью фенотипа 2в – 4 полосы на бедре, доля которого была максимальна в выборке из открытого биотопа (23,3%), реже встречалась в выборке из 1 точки (13,3%) и была редка в серии из точки 3 (3,3%) (табл. 2, рис. 3). Уровня достоверности достигли отличия при сопоставлении фенотипов животных из Калининского и Осташковского районов – $J=9,48$ ($P \leq 0,05$), $J=7,92$ ($P \leq 0,025$), $J=8,49$ ($P \leq 0,05$) (для точек 1, 2, 3 соответственно) (табл. 3).

При анализе рисунка голени лягушки травяной отмечалось своеобразие фенотипов каждой рассматриваемой серии. Преимущественно обычной вариацией был фенотип 3б, доля которого сходна у животных, отловленных в точках 2, 3, 4 – 60%, 56,7% и 53,4% соответственно, притом для выборки из точки 1 обычна

была вариация 3в (46,7%). Так же для животных, обитающих в лесных биотопах отмечалась тенденция к увеличению числа полос на голени до 5 и 6 в Осташковском районе: в точке 1 – фены 3г, 3д – 10% и 3,3% соответственно, в точке 3 – фен 3д – 3,3%; до 5 полос в Калининском районе – 3,3% (табл. 2, рис. 3). Уровня достоверности достигли отличия при сопоставлении серии, отловленной в сосняке сфагновом Осташковского района с другими выборками из Осташковского района – $J=10,40$ ($P \leq 0,05$), $J=11,64$ ($P \leq 0,025$) – для точек 2, 3 соответственно. Сходство рисунка голени у лягушек, обитающих в точках 2 и 3 подтверждается самым большим значением показателя r для данного признака ($r=0,972 \pm 0,002$) и отсутствием значимых различий. Достоверны отличия серий из Калининского района и открытого биотопа Осташковского района – $J= 8,01$ ($P \leq 0,05$) (табл. 3).

При сопоставлении серий по характеру пятнистости дорзальной поверхности тела лягушки травяной обнаружено наибольшее сходство животных, поимка которых произошла в наиболее близко расположенных биотопах 1 и 2: здесь зарегистрированы практически одинаковые частоты встречаемости всех четырех выделенных морфотипов ($r=0,999 \pm 0,006$). Наиболее характерными вариациями для лягушек, обитающих в сосняке сфагновом (точка 1) и подтапливаемой низине в окр. д. Ботово (точка 2) Осташковского района были: крупные пятна – фен 4б – 40% и 43,3%, мелкие пятна – фен 4а – 33,3% и 30% соответственно. Встречаемость лягушек с крапчатостью на спине в каждом из указанных биотопов достигала 10% (фен 4в); отмечалась одинаковая доля особей с отсутствием пятен на спине – 16,7% (фен 4г). Для остальных серий свойственно своеобразие пятнистости поверхности спины: для лягушек, обитающих в березово-осиновом лесу Осташковского района (точка 3) наиболее обычными вариациями были мелкие пятна (43,3%) и отсутствие пятен (36,7%), особи с крупными пятнами регистрировались в 13,3% случаев, крапчатость встречалась с частотой 6,7%; у животных, обитающих в окр. г. Твери (точка 4), отмечались только два варианта признака – отсутствие пятен (53,3%) и наличие крупных пятен (46,7%). Отметим, что отличительной особенностью лягушек, обитающих на территории Осташковского района, является сходная частота встречаемости вариаций «мелкие пятна» и «крапчатость», которые не были встречены у особей из Калининского района (табл. 2; рис. 4). Указанные особенности феноккомплексов рассматриваемых групп особей подтверждаются значимостью отличий величин показателей сходства популяций: уровень достоверности был достигнут во всех попарных сопоставлениях, кроме выборок из точек 1 и 2.

Максимальный уровень отличий получен при сравнении серий из Калининского и Осташковского районов: при сопоставлении с точкой 1 – $J=19,41$ ($P \leq 0,01$), с точкой 2 – $J=18,24$ ($P \leq 0,01$), с точкой 3 – $J=22,08$ ($P \leq 0,01$). Уровень отличий серии из точки 3 от других выборок из Осташковского района ниже: при сопоставлении с точкой 1 – $J=8,28$ ($P \leq 0,05$), с точкой 2 – $J=8,4$ ($P \leq 0,05$) (табл. 3).

Проверка уровня сходства популяций по четырем рассматриваемым признакам подтвердила высокий уровень значимости различий животных, обитающих на территории Калининского и Осташковского районов: при сопоставлении с точкой 1 – $J=54,06$ ($P \leq 0,01$), с точкой 2 – $J=55,35$ ($P \leq 0,01$), с точкой 3 – $J=47,79$ ($P \leq 0,01$). Таким образом, две данные территориальные группы можно считать разными популяциями. Уровень различий фенотипов выборок из обследованных точек Осташковского района не достигает значимого, что позволяет считать их принадлежащими одной популяции; при этом отмечается несколько большее сходство окраски покровов животных, отловленных в лесных биотопах: значения показателя сходства для точек 1 и 3 – $r=0,937$, для точек 1 и 2 – $r=0,923$, для точек 2 и 3 – $r=0,925$ (табл. 3).

Пространственная структура популяции тесно связана с главными особенностями ландшафта и его компонентов – с одной стороны, и с биологическими характеристиками вида – с другой стороны. Именно в результате взаимодействия этих двух явлений складывается определенный тип пространственной структуры популяции в каждом конкретном случае (Флинт, 1977). В нашем изыскании число обследованных точек невелико, что не позволяет получить подробную картину структуры популяции, но возможно обсудить уровень иерархии исследованных территориальных групп. Для этого необходимо обратиться к биологии и экологии рассматриваемого вида. Известно, что размеры популяций тесно связаны с радиусом репродуктивной активности вида, который в свою очередь зависит от радиуса индивидуальной активности особей (Яблоков, 1985). Условием сохранения целостности популяции являются разного рода миграции животных, обеспечивающие обмен генетической информацией между отдельными пространственными локалитетами. Для амфибий под популяцией понимается группа локальных популяций, между которыми вне периода размножения может осуществляться обмен особями (Ищенко, 2007а, б). Литературные сведения о миграциях сеголеток лягушки остромордой (*Rana arvalis*) на расстояния до 4 км (Ищенко, 2007а, б) позволяют предполагать для *R. temporaria* способность к перемещению приблизительно на такие же дистанции. Величина ареала популяции и ее структура так же зависят от степени благоприятности условий

обитания для вида. Распространение травяной лягушки тесно связано с лесными или кустарниковыми растительными сообществами (Кутенков, 2017). Исследованные нами в Осташковском районе биотопы относятся к типичным местам обитания *R. temporaria*, где она является фоновым видом, образуя более-менее сплошные поселения. Существующие между точками отловов физико-географические преграды в виде реки, или взаимной пространственной удаленности (не более 2 км), вероятно не столь значимы, чтобы ограничивать перемещения животных ниже уровня 5% обмена особями, что считается достаточным для образования самостоятельных устойчивых во времени территориально-генетических структур – популяций (Яблоков, 1987). Таким образом, все три выборки из Осташковского района можно отнести к одной популяции, что доказывает произведенный нами фенетический анализ, подтверждающий общность фенотипических и генотипических характеристик данных групп особей. При этом наличие достоверных отличий по ряду фенетических признаков указывает на подразделение популяции на территориальные группы – микропопуляции, или мерусы, по терминологии В.Е. Флинта (1977): на данном уровне биохорологической структуры каждая группа животных является носителем фенотипического единства, основанного на адаптации к конкретным условиям ограниченного участка поверхности земли. Так, лягушки из разных биотопов отличались набором и частотой встречаемости фенотипических признаков. При сопоставлении фенокомплексов отмечена зависимость степени сходства от взаимной удаленности точек сбора животных и наличия физико-географических преград: наименьшие различия зафиксированы при попарном сравнении выборок из биотопов 1 и 2, и из биотопов 2 и 3 – по одному признаку; больше отличий зарегистрировано для серий 1 и 3 – по двум признакам. Обследованные территории в Осташковском и Калининском районах удалены друг от друга на расстояние более 170 км, что отражается максимальными уровнями значимости различий фенокомплексов, как при сопоставлении по отдельным признакам, так и по усредненным показателям сходства ($P \leq 0,01$) – это позволило нам отнести животных из этих районов к разным популяциям.

Оценивая перспективность использования рассмотренных фенотипических признаков в целях характеристики биохорологических групп разного масштаба, отметим, что фены признаков форма Л-образного затылочного пятна (межлопаточного пятна), число полос на бедре и характер пятен на спине можно признать маркерами фенетических (генотипических) особенностей популяций. При этом менее чувствителен признак форма межлопаточного пятна: для выделения с его помощью

территориальных групп популяционного уровня необходимы большие объемы выборок (более 30 ос.). Число полос на бедре уже на сравнительно небольших выборках позволяет уловить межпопуляционные различия. Наиболее чувствительным признаком, отражающим фенетические особенности внутривидовых групп, следует признать характер пятнистости спинной поверхности тела. В настоящем исследовании популяции различались набором морфотипов, а внутривидовые территориальные группы, имея одинаковые феноккомплексы, отличались частотой встречаемости фенов. В данном случае пространственная иерархическая структурированность вида отражалась скорее уровнем достоверности обнаруженных различий: при сопоставлении выборок из сравнительно близко расположенных точек был получен уровень достоверности различий $P \leq 0,05$, для серий из удаленных районов – $P \leq 0,01$. Эти данные вполне согласуются с литературными, указывающими на наследственную обусловленности морфотипов характера пятнистости спины травяной лягушки (Боркин, 1977). Анализ набора и частот встречаемости вариаций признака число полос на голени не позволил получить четких межпопуляционных отличий: зачастую высокий уровень достоверности различий отмечался для внутривидовых групп, каждая из которых отличалась своеобразием феноккомплекса. Это может быть обусловлено малым давлением естественного отбора на данный признак, когда повышенная изменчивость отражает генетическую гетерогенность популяции, или повышенную лабильность в пределах широкой нормы реакции. Так же возможно, что признак отражает специфику мелких внутривидовых групп уровня демов, которые неустойчивы во времени (Яблоков, Ларина, 1985). Для более конкретного объяснения необходимы дополнительные исследования; в настоящий момент ценность этого признака для целей изучения биохорологической структуры вида сомнительна.

Заключение. Таким образом, на примере серий лягушки травяной из четырех биотопов, характеризующихся разной степенью пространственной изоляции, показана перспективность изучения биохорологической структуры вида с использованием в качестве индикаторов элементов рисунка покровов тела и его частей. Предполагается, что наиболее детальную характеристику пространственно-генетической структуры этого вида можно получить при анализе пятнистости дорзальной поверхности тела; так же для этих целей возможно использование вариаций формы межлопаточного пятна и число полос на бедре.

Список литературы

- Боркин Л.Я.* 1977. Анализ внутривидового полиморфизма по признаку «striata» и его корреляции с размерными признаками у остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 74. С. 17-23.
- Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д.* 1979. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий. Труды ЗИН АН СССР. Т. 89. С. 18-54.
- Вершинин В.Л.* 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 47 с.
- Вершинин В.Л.* 2004. Морфа striata и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Доклады академии наук. Т. 396. № 2. С. 280-282.
- Вершинин В.Л.* 2008. Морфа striata у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журнал общей биологии. Т. 69. № 1. С. 65-71.
- Викторов Л.В., Николаев В.И., Виноградов А.А., Емельянова А.А., Кириллов П.И.* 2010. Позвоночные животные Тверской области: видовой состав и характеристика основных групп: Учебно-справочное пособие. Тверь: ТвГУ. 32 с.
- Дунаев Е.А.* 2002. Лягушки Подмосковья // Электронный научный журнал "Биология". № 45. <http://bio.1september.ru/article.php?ID=200204406>.
- Животовский Л.А.* 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38-44.
- Замалетдинов Р.И.* 2002. Фенотипическая структура популяций зеленых лягушек на урбанизированных территориях // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 163-165.
- Зарипова Ф.Ф., Юмагулова Г.Р., Файзулин А.И.* 2009. Характеристика состояния популяции озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibia) в Республике Башкортостан по полиморфизму рисунка окраски спины // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 1. № 1. С. 78-82.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т.* 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К.* 2000. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России. 320 с.
- Иценко В.Г.* 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. ... доктор биол. наук. СПб.: ООО "ИРА УТК". 66 с.
- Иценко В.Г.* 2007а. Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842). Нетрадиционное решение общей задачи // Современная герпетология. Т. 7. Вып. 1/2. С. 76-87.
- Иценко В.Г.* 2007б. Популяционная структура амфибий. Современные проблемы // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали IV Міжнародної наукової конференції. Дніпропетровськ: ДНУ. С. 366-370.

- Ковылина Н.В.* 1999. Использование озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) для оперативной индикации техногенного загрязнения водоемов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград: Волгоградская мед. Академия. 18 с.
- Кутенков А.П.* 2017. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. № 1. С. 4-51.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.* 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 139 с.
- Кузьмин С.Л.* 2012. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.
- Леденцов А.В.* 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск. 18 с.
- Литвицкий К.* 2010. Комсомольская роща // Энциклопедия тверских улиц. http://litvitsky.tverlib.ru/komsomolskaya_roshcha.
- Терентьев П.В., Чернов С.А.* 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.
- Файзулин А.И., Кузовенко А.Е.* 2012. Использование амфибий в мониторинге состояния окружающей среды в условиях Самарской области: фенетическая структура популяций // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 1 (3). № 1. С. 829-833.
- Флинт В.Е.* 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. 183 с.
- Шарыгин А.* 1980. Микроэлементы и организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под воздействием антропогенных факторов: автореф. дисс... канд. биол. наук. Свердловск. 24 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г.* 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. № 4. С. 127-134.
- Щупак Е.Л.* 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 36.
- Яблоков А.В.* 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 136 с.
- Яблоков А.В.* 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 302 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И.* 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. 160 с.
- Berger L., Smielowski J.* 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // AmphibiaReptilia. V. 3. P. 145-151.

**PHENETIC PECULIARITIES OF BIOCHOROLOGICAL GROUPS
OF DIFFERENT SCALES IN A COMMON FROG
(*RANA TEMPORARIA LINNAEUS*)**

A.A. Emelyanova¹, N.E. Nikolaeva¹, E.A. Gurskaya²

¹Tver State University, Tver

²Clinical Hospital of Emergency Medical Care, Tver

The prospects of studying the biochorological structure of the selected species using a phenetic approach are shown in a series of common frogs from four biotopes characterized by varying degrees of spatial isolation. The most detailed characterization of the spatial-genetic structure can be obtained by analyzing the spotting of the dorsal surface of the body. Also, for these purposes, it is possible to use variations of such elements of the body covering pattern as the shape of the interscapular spot and the number of stripes on the thigh.

Keywords: *Rana temporaria*, biochorological structure, phenetics, hair dryer, phenocomplex, coloration, morphotype.

Об авторах:

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru.

НИКОЛАЕВА Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: Nikolaeva.NE@tversu.ru.

ГУРСКАЯ Елена Андреевна – биолог клинико–диагностической лаборатории, ГБУЗ Клиническая больница скорой медицинской помощи, 170024, Тверь, ул. Маршала Конева, д. 71; e-mail: gurskayaelena826@gmail.com.

Емельянова А.А. Фенетические особенности биохорологических групп разного масштаба на примере лягушки травяной (*Rana temporaria* Linnaeus) / А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, Е.А. Гурская // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 3(63). С. 19-38.