

УДК 575.826:575.857:591.157:597.851
DOI: 10.26456/vtbio432

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АДАПТИВНОСТИ ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ ПОКРОВОВ ТЕЛА ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA LINNAEUS*)

А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, А.А. Никитина
Тверской государственный университет», Тверь

На примере четырех популяций травяной лягушки показана адаптивность таких признаков окраски покровов тела травяной лягушки (*Rana temporaria L.*), как степень пятнистости спины и число полос на бедре. Встречаемость различных морфотипов может быть обусловлена элементами неоднородности растительного покрова, специфика которых на разных уровнях фитоценозов влияет на степень эффективности маскировочной окраски. Обнаружено, что в условиях доминирования в фитоценозе густого однородного злаково-разнотравного травостоя чаще наблюдались вариации окраски с мелкими пятнами или их отсутствием и повышенной полосатостью бедра, при наличии в биотопах растительного покрова с низким проективным покрытием и значительной степенью неоднородности фитоценозов преобладали животные с крупной пятнистостью спинной поверхности и малым числом полос на бедре. При проведении популяционных исследований травяной лягушки с использованием дискретных признаков окраски тела необходимо учитывать наличие отбора по таковым.

Ключевые слова: травяная лягушка, *Rana temporaria*, фенетика, фен, фенокомплекс, окраска, морфотип, среда обитания, адаптации, приспособления.

Введение. В современных популяционно-морфологических исследованиях широко применяется фенетический подход. Одной из ключевых биологических задач, решаемых с его помощью, является изучение действия естественного отбора. Влияние отбора проявляется в случае наличия ясных клинальных изменений по частоте встречаемости фенов — генотипических признаков-маркеров, а убедительным подтверждением роли направляющего эволюционного фактора служит установление адаптивного характера этих признаков (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985).

Вопросы микроэволюции удобно изучать на модельных объектах, таких как бесхвостые амфибии, которые благодаря своей многочисленности, высокой плодовитости и широкому ареалу распространения особенно подходят для исследований (Боркин,

Тихенко, 1979; Вершинин, 1997; Замалетдинов, 2002; Ковылина, 1999; Файзулин, Кузовенко, 2012). Все перечисленные характеристики в полной мере проявлены у травяной лягушки (*Rana temporaria temporaria* Linnaeus), которая распространена на значительной территории — от Пиренеев до Урала и Западной Сибири (Кузьмин, 2006). Этот вид часто используется в мониторинговых исследованиях с целью оценки состояния среды обитания. Такие исследования, в частности, опираются на особенности полиморфизма окраски тела (Захаров, Баранов и др., 2000; Захаров, Чубинишвили и др., 2000).

В пределах европейской части России наиболее известны и регулярно фиксируются 6 морф (морфотипов) травяной лягушки, которые отличаются по наличию и отсутствию пятен на теле, а также по густоте и размерам этих пятен (Ищенко, 1999). Следовательно, морфы отражают общие особенности рисунка покровов. Интересно отметить, что у обладателей некоторых морф, например, «*striata*», выявлены физиологические особенности, которые при определенных условиях могут становиться адаптивным преимуществом для индивидуумов с данным феном (Шварц, Ищенко, 1968; Шарыгин, 1980; Вершинин, 1997, 2004, 2008; Леденцов, 1990). Кроме того, было доказано наследование указанной морфы, выраженной наличием дорсомедиальной полосы, у лягушек видов *Pelophylax ridibundus* и *Rana arvalis* (Шварц, Ищенко, 1968; Щупак, 1977; Berger, Smielowski, 1982).

Ранее мы изучали фенотипические особенности биохорологических групп травяной лягушки из четырех разных биотопов, отличающихся степенью пространственной изоляции, с целью оценки перспективности использования различных признаков окраски тела для анализа популяционной структуры и биологического мониторинга. Для этого морфотипы были разбиты на дискретные вариации в виде фенов, частота встречаемости которых может отражать внутривидовую иерархическую структуру (Емельянова и др., 2021). В процессе исследований было выявлено, что разные признаки, такие как пятнистость дорзальной поверхности тела, вариации формы межлопаточного пятна, а также количество полос на бедре и голени, показывают неодинаковую ценность для детального описания пространственно-генетической структуры вида. Это может быть обусловлено различной степенью влияния генетической и средовой составляющих на их изменчивость. Продолжение подобных исследований представляет интерес, чтобы подтвердить выявленные закономерности и выяснить возможные зависимости частоты встречаемости тех или иных фенотипов окраски тела травяной лягушки от отбирающих факторов окружающей среды.

Материал и методы. Сбор материала проводился в Тверской области в четырех географических точках разной степени удаленности друг от друга: в Калининском м.о., – г. Тверь, ООПТ «Первомайская роща» (56.836858⁰, 35.834044⁰); Рамешковский м.о. – с. Застолбье (57.216114⁰, 36.089707⁰); Селижаровский м.о. – д. Быково-Ларионово (56.899640⁰, 33.473397⁰); Торжокский м.о. – г. Торжок, лес Митино (57.086499⁰, 34.980335⁰). В указанных точках биотопы представляли собой смешанные хвойные леса с преобладанием либо ели, либо сосны. Обычно травяные лягушки собирались в открытых биотопах, прилегающих к лесам и водоемам, то есть в наиболее заселенных ими местообитаниях (рис. 1, 2).

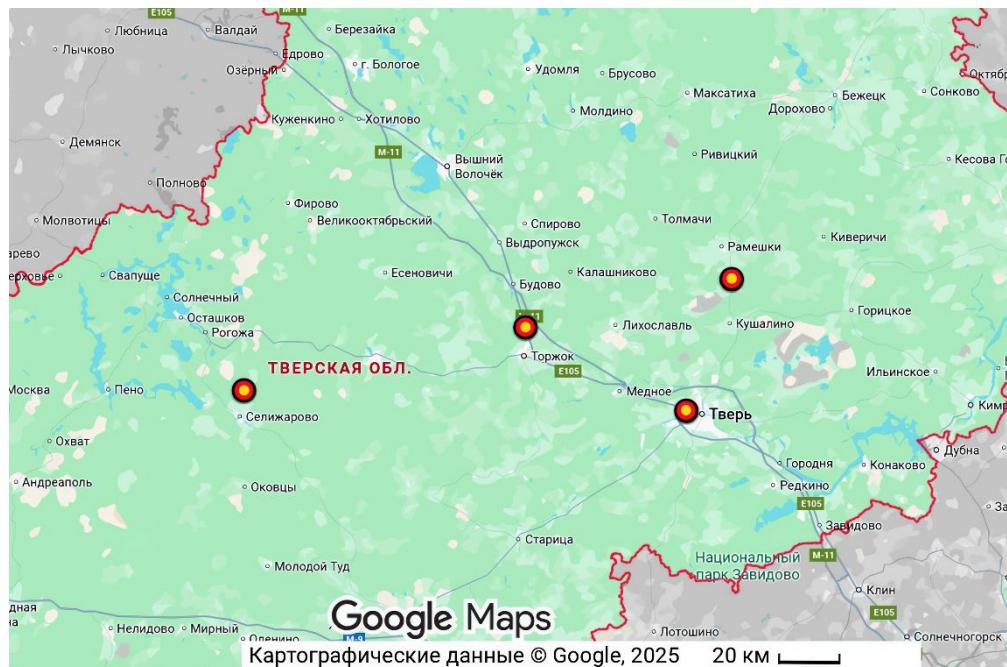
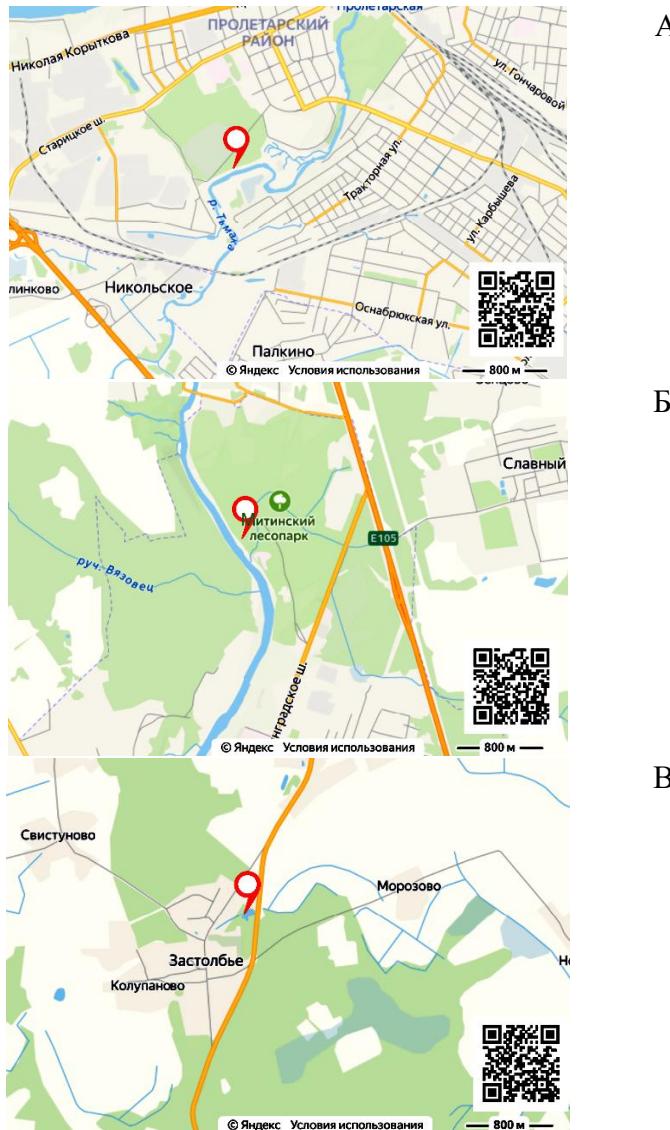


Рис. 1. Расположение точек отловов травяной лягушки (*Rana temporaria*) на карте Тверской области

В Пролетарском районе города Твери биотоп представлен сосняком разнотравным. В древесном ярусе доминируют сосна (*Pinus sylvestris*), встречается ель (*Picea abies*), ольха (*Alnus glutinosa*), во втором ярусе – рябина (*Sorbus aucuparia*), клён (*Acer platanoides*). В травяном покрове преобладали следующие виды: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Примыкающий к левому берегу р. Тьмака биотоп представляет собой разнотравный пойменный луг. Кустарниковый ярус представлен отдельными ивами. В травяном покрове

доминировали различные злаки и осоки. Ввиду значительной рекреационной нагрузки травяной покров разной степени нарушенности (рис. 2а).

В Торжокском м. о. сбор травяной лягушки проходил на территории ООПТ «Лесопарковая зона курорта «Митино». Обследованный биотоп представляет собой **сосняки с елью малинниково-черничные, сосняки-брусничники**. В составе древостоя доминирует сосна и ель, также встречались берёза бородавчатая (*Betula pendula*) и осина (*Populus tremula*). В подросте преобладала ель.



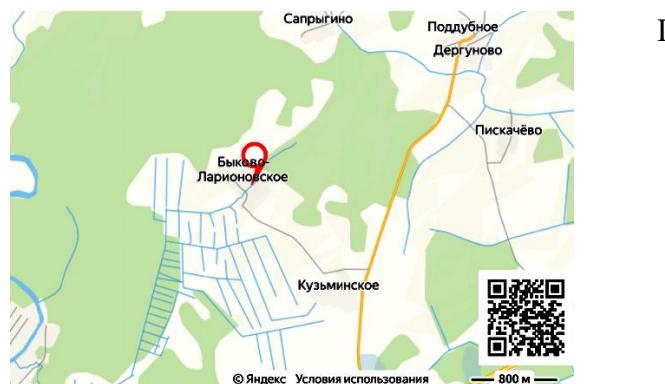


Рис. 2. Точки отловов: А – Калининский м.о., г. Тверь; Б – Торжокский м.о., г. Торжок; В – Рамешковский м.о., с. Застолбье;
Г – Селижаровский м.о., д. Быково-Лариново

Кустарничковый ярус представлен черникой обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*) и брусникой обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*). Травяной покров разнообразный, с доминированием земляники (*Fragaria vesca*) и присутствием злаков, бобовых и зонтичных растений. Примыкающий к левому берегу р. Тверца биотоп представляет собой разнотравно-злаковый низинный луг. В травостое – такие влаголюбивые виды, как тростник (*Phragmites*), камыш (*Scirpus*) и осока (*Carex*). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо. Рекреационная нагрузка значительна, ввиду чего травяной покров на берегу реки нарушен (рис. 2б).

В Рамешковском м. о. биотоп характеризовался елово-сосновым разнотравным лесом. В древостое преобладала ель (*Picea abies*), сосна (*Pinus sylvestris*) встречалась гораздо реже. Подлесок разреженный, представлен рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) и крушиной ломкой (*Frangula alnus*). Травяной покров редкий, включал землянику лесную (*Fragaria vesca*), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella*) и майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Мохово-лишайниковый ярус представлен кладонией оленьей (*Cladonia rangiferina*), пармелией (*Parmelia*), мхом кукушкин лен (*Polytrichum commune*) (рис. 2в).

Биотоп вокруг деревни Быково Селижаровского м. о. относился к сосновым лесам с участием берески и ольхи. Подрост на окраине леса представлен загущенными еловыми посадками. В подлеске густые заросли крушны (*Frangula alnus*) и шиповника (*Rosa*), можжевельника (*Juniperus*). Травянистый покров разнотравный, с такими видами, как сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*) и майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). В мохово-

лишайниковом ярусе встречались: кукушкин лен (*Polytrichum commune*), мох сфагnum (*Sphagnum*), кладония (*Cladonia*), пармелия (*Parmelia*) (рис. 2г).

Отлов травяной лягушки осуществлялся в период с 16.07.2023 по 23.09.2024 и представлял собой разовый сбор материала в каждой точке. В анализ включались особи в возрасте от года и старше, поскольку к этому возрасту большинство морфологических признаков уже сформированы и остаются относительно неизменными. Измерение тел животных проводилось по стандартной методике для бесхвостых амфибий (Терентьев, Чернов, 1949). Для сбора образцов отбирались животные примерно одинакового размера. Объем каждой выборки составил 50 особей, в общей сложности – 200 особей.

При сопоставлении серий использовались 35 вариаций таких элементов рисунка покровов тела, как форма межлопаточного пятна, число полос на бедре, число полос на голени, пятнистость дорзальной поверхности тела (табл. 1). В случае расположение признаков на билатеральных структурах, учитывались вариации только на правой стороне тела.

Таблица 1

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

Обозначение фена	Рисунок	Описание фена
Фены формы затылочного пятна		
1а		Две слившиеся равносторонние полосы
1б		Две слившиеся полосы, правая короче
1в		Две слившиеся полосы, левая короче
1г		Две слившиеся полосы, левая короче. Точка с левой стороны в основании плеча
1д		Две слившиеся полосы, правая короче. Точка с правой стороны в основании плеча
1е		Две равные полосы, вершины не сливаются
1ж		Две не слившиеся у вершины полосы, правая короче

1з		Две не сливающиеся у вершины полосы, левая короче
1и		Левое плечо - длинная полоса, правое плечо – короткая полоса и точка в основании плеча. Правое и левое плечо не сливаются
1к		Правое плечо - длинная полоса, левое плечо – короткая полоса и точка в основании плеча. Правое и левое плечо не сливаются
1л		Две не сливающиеся полосы, в вершине которых точка
1м		Три точки
1н		Левое плечо 2 точки, правое плечо – 2 точки, все эти точки не соединены друг с другом.
1о		Левое плечо – две точки, правое плечо – длинная полоса
1п		Правое плечо – две точки, левое плечо – длинная полоса
1р		Левое плечо – длинная полоса, правое плечо – точка у вершины и короткая полоса в основании
1с		Правое плечо – длинная полоса, левое плечо – точка у вершины и короткая полоса в основании
1т		Левое плечо – точка в основании, правое плечо – длинная полоса
1у		Правое плечо – точка в основании, левое плечо – длинная полоса
Фены признака – число полос на бедре		
2а		1 полоса
2б		2 полосы
2в		3 полосы
2г		4 полосы
2д		5 полос

2е	6 полос
Фены признака – число полос на голени	
3а	1 полоса
3б	2 полосы
3в	3 полосы
3г	4 полосы
3д	5 полос
3е	6 полос
Фены признака – характер пятен на спине	
4а	Мелкие пятна
4б	Крупные пятна
4в	Крапчатость
4г	Отсутствуют

При изучении вида с использованием фенетического подхода одним из немаловажных предварительно решаемых вопросов является определение иерархического уровня исследуемой внутривидовой структурной единицы. 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 (Флинт, 1977). 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. В нашем исследовании расстояние между точками сбора *R. temporaria* в окрестностях городов Тверь и Торжок составило – 61 км, Торжком и д. Застолбье Рамешковского м.о. – 68 км. Наиболее удаленным из обследованных районов является д. Быково Селижаровского м.о. – расстояние между этой точкой и пунктами в Рамешковском м.о., г. Торжке и г. Твери составило – 162 км, 93 км и 142 км соответственно. Наименее удаленными друг от друга районами исследования оказались г. Тверь и д. Застолбье Рамешковского м.о. – 41 км, при этом между указанными точками нет водных путей сообщения. Таким образом, учитывая расстояния, значительно превышающие величину радиуса репродуктивной активности вида, мы предположили, что

рассматриваемые в настоящем исследовании выборки травяной лягушки принадлежат к разным популяциям.

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 их обсуждение. Анализ фенофондов признаков окраски покровов травяной лягушки показал, что максимальная степень реализации такового свойства серии из г. Твери – 80% (28 фенов из 35), для остальных выборок были получены одинаковые значения данного показателя – 77,1% (27 фенов). При этом животные из разных географических точек отличались степенью разнообразия элементов рисунка покровов тела (табл. 2).

Так, наиболее разнообразной формой межлопаточного пятна обладали животные из Рамешковского м.о. – степень реализации фенофонда 84,2%; величина данного показателя у лягушек из Калининского м.о. и Селижаровского м.о. была несколько меньше – 73,7% и 73,7% соответственно; наименее разнообразным фенокомплексом первого элемента рисунка спинной поверхности тела характеризовалась популяция из Торжокского района – 68,4%. При этом, у лягушек из Рамешковского м.о. не были отмечены асимметричные фены 1и, 1о, 1п. В популяции из Калининского м.о. отсутствовали вариации 1д, 1и, 1р, 1т, 1у, так же асимметричные. У животных из Селижаровского района не были обнаружены фены 1д, 1о, 1п, 1т, 1у. В Торжокском районе не регистрировались вариации 1г, 1и, 1л, 1н, 1о, 1у, из которых две – симметричные (табл. 1–3; рис. 3).

По признаку число полос на бедре наиболее полно реализован фенофонд травяных лягушек Торжокского м.о. (100%); в расположенной наиболее близко к г. Торжок точке в г. Тверь было отмечено на 1 фен меньше (83,3%); в Рамешковском м.о. и Селижаровском м.о. найдено на 2 и 3 фена меньше – степень реализации фенофонда составила 66,7% и 50% соответственно. В Калининском районе не отмечался фен – одна полоса на бедре, в Рамешковском и Селижаровском м.о. отсутствовали вариации – одна полоса на бедре и шесть полос на бедре (табл. 1–3; рис. 4).

Полный набор фенов признака число полос на голени зарегистрирован для популяции из Селижаровского м.о. (100%). Степень реализации фенофонда по данному признаку в Калининском м.о. составила 83,3%, в Торжокском м.о. и Рамешковском м.о. – 66,7% и

66,7%. В Калининском районе не отмечался фен – одна полоса на голени, в Торжокском и Рамешковском м.о. отсутствовали вариации – одна полоса на голени и шесть полос на голени (табл. 1–3 рис. 4).

Вариации признака пятнистости дорзальной поверхности тела оказались наиболее полно представленными во всех исследованных районах – степень реализации фенофонда составила 100% в Калининском м.о., Торжокский м.о. и Селижаровском м.о.; исключение – популяция из Рамешковского района, где на были отмечены лягушки с отсутствием пятен на спине – степень реализации фенофонда – 75% (табл. 1–3 рис. 4).

Таблица 2

Степень реализации фенофондов признаков окраски покровов четырёх серий травяной лягушки (*R. temporaria L.*) (в %)

Признаки	Калининский м.о.	Торжокский м.о.	Рамешковский м.о.	Селижаровский м.о.
1	73,7	68,4	84,2	73,7
2	83,3	100	66,7	50
3	83,3	66,7	66,7	100
4	100	100	75	100
Степень реализации фенофонда	80	77,1	77,1	77,1

Ранее, при анализе перспектив применения вариаций элементов рисунка покровов тела и его частей травяной лягушки для характеристики биохорологических групп различного масштаба, было отмечено, что фенотипы признаков, таких как форма Л-образного затылочного пятна (или межлопаточного пятна), количество полос на бедре и особенности пятен на спине, можно рассматривать в качестве маркеров фенетических (генетических) характеристик популяций. При этом данные признаки обладали разной степенью пригодности для подобных задач. Менее чувствительным оказался признак, связанный с формой межлопаточного пятна: различия в сериях лягушек, выявленные в ходе исследования, не достигали статистической значимости, однако это не отменяло факта засвидетельствованного своеобразия рисунка затылочного пятна у лягушек, обитающих в разных районах. Предполагалось, что для выделения с помощью фенов признака форма межлопаточного пятна территориальных групп популяционного уровня необходимы большие объемы выборок. Количество полос на бедре уже при относительном небольшом объеме выборки позволяло выявлять межпопуляционные различия.

Таблица 3
Частоты некоторых фенов окраски покровов четырёх серий травяной лягушки (*R. temporaria L.*) (в %)

Фены	1 N=50	2 N=50	3 N=50	4 N=50
1а	44	28	22	20
1б	8	12	8	4
1в	8	10	10	18
1г	2	-	4	2
1д	-	4	2	-
1е	12	10	20	8
1ж	2	12	4	6
1з	8	10	4	22
1и	-	-	-	4
1к	4	2	4	4
1л	2	-	4	2
1м	2	4	2	2
1н	2	-	2	2
1о	2	-	-	-
1п	2	2	-	-
1р	-	2	6	4
1с	2	2	2	2
1т	-	2	4	-
1у	-	-	2	-
2а	-	2	-	-
2б	22	30	44	40
2в	50	36	34	46
2г	20	20	14	14
2д	6	8	8	-
2е	2	4	-	-
3а	-	-	-	2
3б	6	20	18	14
3в	50	54	38	44
3г	34	22	36	36
3д	6	4	8	2
3е	4	-	-	2
4а	52	48	32	24
4б	36	42	66	64
4в	2	4	2	6
4г	10	6	-	6

Примечание: 1 – Калининский м.о., г. Тверь; 2 – Торжокский м.о., г. Торжок; 3 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 4 – Селижаровский м.о., д. Быково; «-» – в данной выборке фен не обнаружен.

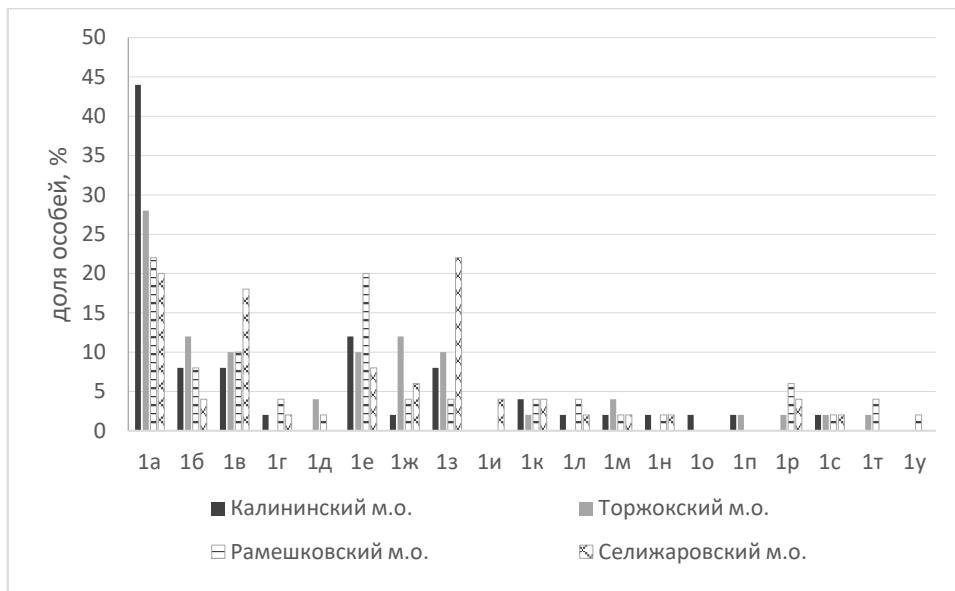


Рис. 3. Частоты 19 дискретных вариаций признака форма Л-образного затылочного пятна у травяной лягушки в некоторых районах Тверской области. Обозначения точек сбора: 1 – Калининский м.о., г. Тверь; 2 – Торжокский м.о., г. Торжок; 3 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 4 – Селижаровский м.о., д. Быково

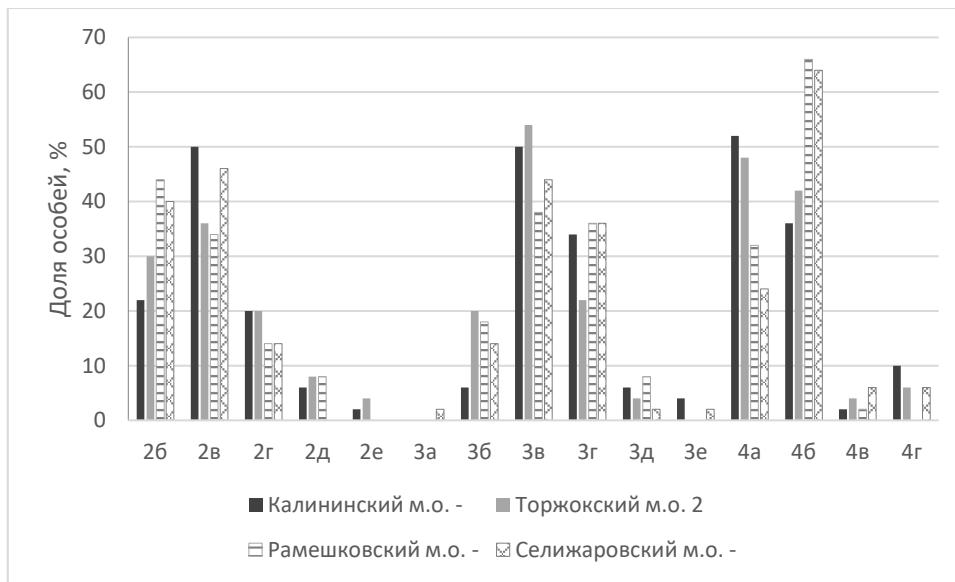


Рис. 4. Частоты 16 дискретных вариаций признаков окраски покровов травяной лягушки в некоторых районах Тверской области: число полос на бедре (2а–2е), число полос на голени (3а–3е), характер пятен на спине (4а–4г). Обозначения точек сбора: 1 – Калининский м.о., г. Тверь; 2 – Торжокский м.о., г. Торжок; 3 – Рамешковский м.о., с. Застолбье; 4 – Селижаровский м.о., д. Быково

Анализ вариаций и частоты признака количество полос на голени не дал возможности обнаружить стабильные межпопуляционные отличия: зачастую значимые различия выявлялись на уровне внутрипопуляционных групп, каждая из которых обладала уникальным набором фенотипических признаков. Наиболее чувствительным признаком, отражающим фенетические особенности внутривидовых групп, оказался характер пятнистости спинной поверхности тела (Емельянова и др., 2021).

Результаты, представленные в настоящем изыскании, в целом согласуются с обнаруженными ранее закономерностями. При сопоставлении серий *R. temporaria* объемом 50 особей каждая не отмечены достигающие уровня достоверности различия для признаков форма затылочного пятна и число полос на голени. По признаку число полос на бедре уровня достоверности достигли отличия серии из Селижаровского м.о. от выборок из Твери и Торжка – $J=11,287$ и $J=15,863$ соответственно. По встречаемости фенов пятнистости достоверно различаются лягушки из Торжокского м.о. и Рамешковского м.о. ($J=10,659$); достоверны отличия выборки из Твери от серий из Селижаровского м.о. и Рамешковского м.о. – $J=10,925$ и $J=16,927$ (Никитина, Емельянова, 2025) (табл. 4).

Наибольший уровень сходства фенокомплексов отмечен для животных из Твери и Торжка – здесь достоверные различия не обнаружены; среднее значение показателя сходства для этих двух популяций максимально среди исследованных – $r_{cp}=0,951\pm0,027$. При этом в указанное сходство морфотипов значителен вклад признаков число полос на бедре и характер пятен на спине, для которых так же отмечаются самые большие значения показателя Животовского – $r=0,978\pm0,020$ и $r=0,994\pm0,010$ (табл. 4).

При этом травяные лягушки, обитающие в окрестностях г. Твери, отличаются своеобразием состава и частоты встречаемости фенов, отмеченным еще на предварительном этапе исследований (Никитина, 2024). Для данной популяции свойственна указанная выше максимальная степень реализации фенофонда, значительно большая частота встречаемости по сравнению с остальными популяциями фенов 1а (две слившиеся равносторонние полосы) и 4а (мелкие пятна на спине), наличие редкого фена 1о (левое плечо – две точки, правое плечо – длинная полоса) (табл. 1–3; рис. 3, 4).

Таблица 4

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 (r_{cp})
1/2*	r	0,876	0,960	0,959	0,915	0,927
	Sr	0,048	0,028	0,028	0,040	0,036
	J	24,617	7,989	8,209	16,927	57,744
1/3	r	0,878	0,943	0,973	0,945	0,935
	Sr	0,047	0,033	0,022	0,032	0,034
	J	24,299	11,287	5,304	10,925	51,817
1/4	r	0,883	0,978	0,951	0,994	0,951
	Sr	0,046	0,020	0,030	0,010	0,027
	J	23,406	4,253	9,670	1,162	38,493
2/3	r	0,875	0,955	0,967	0,961	0,939
	Sr	0,048	0,029	0,025	0,027	0,032
	J	24,931	9,000	6,470	7,661	48,064
2/4	r	0,887	0,960	0,980	0,946	0,944
	Sr	0,046	0,027	0,019	0,032	0,031
	J	22,420	7,898	3,856	10,659	44,834
3/4	r	0,867	0,920	0,964	0,966	0,929
	Sr	0,049	0,039	0,026	0,025	0,035
	J	26,487	15,863	7,103	6,627	56,082

Примечание: *— обозначения: 1 — г. Тверь; 2 — Рамешковский м.о., с. Застолбье; 3 — Селижаровский м.о., д. Быково; 4 — Торжокский м.о., г. Торжок; красным шрифтом выделены значимые различия сопоставляемых выборок ($p \leq 0,05$)

Так же не зафиксированы достоверные различия r_{cp} при сопоставлении фенокомплексов лягушек из Торжка и Рамешковского м.о.; при этом уровня достоверности достигли отличия по признаку

характер пятен на спине ($r=0,946\pm0,032$), а среднее значение показателя сходства этих популяций – второе по величине – $r_{cp}=0,944\pm0,031$ (табл. 4).

Наиболее различающимися фенокомплексами обладали травяные лягушки из Твери – с одной стороны, и животные из Селижарово и Рамешковского м.о. – с другой стороны: соответствующие значения $r_{cp}=0,935\pm0,034$ и $r_{cp}=0,927\pm0,036$. При этом отличия морфотипов животных из Твери и Рамешковского м.о. обусловлены степенью пятнистости рисунка спинной поверхности тела, различия *серий R. temporaria* из Твери и Селижарово определяют, как характер пятен на спине, так и число полос на бедре (табл. 4).

Отметим, что обнаруженные степени сходства или различий фенетических особенностей четырех изученных популяций травяной лягушки не всегда зависят от степени удаленности таковых друг от друга. Выборки из Твери и Торжка, находящиеся на сравнительно небольшом расстоянии – около 60 км, и места обитания которых объединены гидросетью, включающей реки Тверца, Волга и Тьмака, судя по результатам фенетического анализа, могут принадлежать к одной макропопуляции. Располагающаяся на еще более близком расстоянии от Твери популяция из Рамешковского м.о. – около 40 км, уже значимо отличается по признаку пятнистости спинной поверхности тела, в том числе и от лягушек из Торжка – расстояние между точками около 70 км. Кроме того, популяции из Твери и Торжка отличаются от наиболее удаленной от них популяции из Селижарово по признаку степень полосатости бедра и пятнистости дорзальной поверхности тела – расстояния между точками около 142 км и 93 км соответственно. При этом травяные лягушки из Селижарово и Рамешковского м.о., собранные на расстоянии 162 км друг от друга, не обнаруживают достоверных отличий по встречаемости разных морфотипов, хотя подтверждают принадлежность к разным популяциям по величине показателя r_{cp} .

Для отображения особенностей окраски поверхности тела травяной лягушки удобно пользоваться образным изображением фенофондов. Наиболее часто встречающиеся фены изучаемых групп признаков окраски *R. temporaria*, обитающей на территории Тверской, отображены на рисунке и представлены вариациями 1а (две слившиеся равносторонние полосы), 2в (3 полосы на бедре), 3в (3 полосы на голени) и 4б (большие пятна на спине). Этот обобщенный портрет составлен на основании рассматриваемой выборки объемом 200 особей (рис. 5).



Рис. 5. Обобщенный портрет лягушки, обитающей на территории Тверской области 2024 г (оригинал, автор А. А. Никитина)

При использовании образного изображения фенофондов для отображения популяционных особенностей окраски поверхности тела травяной лягушки становится заметным фенотипическое сходство *R. temporaria*, обитающих в окрестностях городов Тверь и Торжок, для которых характерны следующие вариации: 1а – две слившиеся равносторонние полосы, 2в – 3 полосы на бедре, 3в – 3 полосы на голени, 4а – мелкие пятна на спине. У животных из Рамешковского м.о. превалируют следующие фены: крупные пятна на спине (4б), слившиеся равносторонние полосы Л-образного затылочного пятна (1а), 2 полосы на бедре (2б) и 3 полосы на голени (3в). Популяция из Селижаровского района демонстрирует уникальный фенотип с преобладанием крупных пятен на спине (4б), доминирующей формой межлопаточного пятна 1з – две не слившиеся у вершины полосы, левая короче, и 3 или 2 полосами на бедре и 3 – на голени (фены 2в и 2б, 3в) (рис. 6).

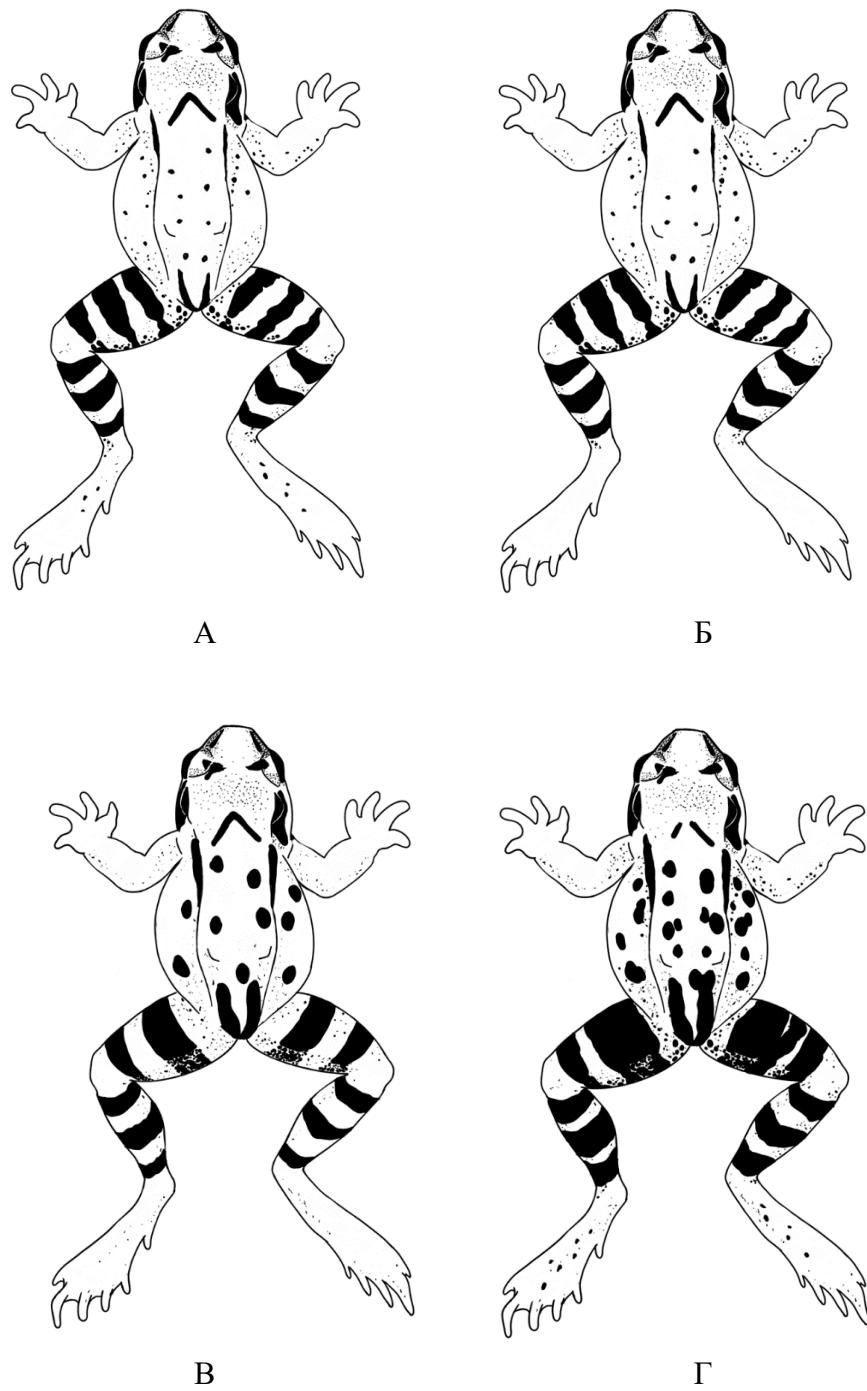


Рис.6. Обобщенный портрет лягушки: А – Калининский м.о., г. Тверь;
Б – Торжокский м.о., г. Торжок; В – Рамешковский м.о.; Г –
Селижаровский м.о. (оригинал, автор А. А. Никитина)

Таким образом, фенотипы травяных лягушек из Селижаровского м.о. и Рамешковского м.о. обнаруживают сходство, в котором ведущее значение имеют пятнистость дорзальной поверхности и степень полосатости бедра. От обобщенного фенотипа *R. temporaria* Тверской области животные из этих районов отличаются пониженной полосатостью бедра. *R. temporaria*, для окраски которых характерно наличие около десяти крупных пятен, диаметром до 5-7 мм, расположенных хаотически или рядами, могут быть отнесены к морфе «*maculata*» – пятнистая (Ищенко, 1999). Лягушки, обитающие в окрестностях городов Тверь и Торжок, отличаются от обобщенного портрета сравнительно меньшей пятнистостью и могут быть отнесены к морфе «*hemipunctata*» – полукрапчатая, когда пятна мелкие и немногочисленны (Ищенко, 1999). В последних из упомянутых районов так же встречаются животные с крупными пятнами на спинной поверхности тела, но суммарная доля особей с крапчатым рисунком и отсутствием пятен значительно превышает долю таковых – в г. Тверь и Торжок доли морфы «*maculata*» составили 36% и 42%. При этом в Рамешковской и Селижаровском м.о. доли морфы «*maculata*» – 66% и 64% (табл. 3; рис. 4–6).

Несмотря на указанную в литературных источниках наследственную обусловленность морфотипов характера пятнистости спины травяной лягушки (Боркин, 1977) и отмеченную нами ранее возможности использования этого признака для детальной характеристики пространственно-генетической структуры данного вида (Емельянова и др., 2021), в данном случае существование прямого обмена генами между столь удаленными друг от друга популяциями сомнительно. Следовательно, необходимо уделить внимание второму компоненту, принимающему участие в становлении биохорологической структуры вида, которая в свою очередь представляет собой историю взаимоотношений «вид – среда».

Приспособительная окраска тела относится к ярким примерам адаптаций, средствам пассивной защиты – это структуры и особенности, которые одним своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование. Возникновение приспособленности к среде – основной результат эволюции (Дарвин, 1864). К приспособительным окраскам относятся все случаи окраски, при которых животные становятся незаметными на фоне окружающей их обстановки. Наиболее широко в природе распространены три типа окраски, среди которых криптическая и расчленяющая окраски. Криптическая окраска – окраска, гармонизирующая с фоном. Расчленяющая окраска характеризуется

защитными свойствами, обусловленными визуальными и психологическими эффектами. При этом виде маскировки тело или отдельные его участки покрыты пятнами и/или полосами, которые привлекают взгляд наблюдателя, переключая его внимание с самого животного. Кроме того, расчленяющая окраска искажает восприятие контуров тела за счёт совпадения темных и светлых полос на теле с чередованием света и тени, существующим в природной среде. Чем более выражен контраст между элементами окраски, тем сильнее эффект маскировки (Емельянова, Зиновьев, 2006). Рассматриваемые нами элементы рисунка поверхности тела травяной лягушки способны выполнять роль расчленяющей окраски, то есть быть средством маскировки в среде обитания.

Известно, что под пологом леса создается своеобразная световая обстановка в виде солнечных пятен, бликов, лучей, создающих игру светотеней, такие же оптические эффекты характерны для травянистого и кустарникового ярусов. На проникновение света на напочвенный покров влияют биологические и экологические свойства растений, их фенологическое состояние и индекс листовой поверхности. Цвет кроны, размер и пространственное расположение листьев также будут сказываться на проникновении света под полог древостоя. Древостои, состоящие из теневыносливых деревьев, пропускают света в несколько раз меньше, чем светолюбивые. (Садыкова, 2025). На проникновение света под полог леса так же влияют полнота, состав и структура древостоев. При высоких полнотах и густом пологе древостоев нижние ярусы растительности получают мало света, поэтому они или слабо развиты, или даже отсутствуют (Луганский и др., 2010).

Таким образом, на количество и качество световых лучей, поступающих к нижним ярусам леса и поверхности почвы будут влиять тип лесных насаждений, вышеуказанные их характеристики или, в случае открытых биотопов, особенности видового состава травянистых растений. К деревьям, пропускающим мало света, в нашем регионе относятся ель, липа, ольха серая, к деревьям с редкой сквозистой кроной – береза, сосна, осина. Несомненно, что в густом ельнике будет слабо развитый травяно-кустарничковый покров, состоящий из теневыносливых растений, и низкое проективное покрытие. Наличие оголенных участков почвы, покрытых растительным опадом в виде веточек, хвоинок и листьев, способствуют мозаичности растительного покрова, одновременно являясь микроэкотопическим элементом мозаики в фитоценозах, что очевидно должно оказывать влияние на маскирующие способности разных типов окраски *R. temporaria* в условиях того иного местообитания.

Места обитания изученных популяций *R. temporaria* в окрестностях городов Тверь и Торжок характеризуются наличием деструктогенных микрогруппировок антропогенного происхождения (места костищ, тропы и другие пятна вытаптывания, порои, локальные химические и механические загрязнения и пр.) (Мирин, 2012). Леса здесь представлены светлыми сосново-еловыми разнотравными или ягодными лесами, а открытые биотопы – разнотравно-злаковые низинные луга – достаточно густые заросли преимущественно узколистных травянистых растений. Вероятно, в подобных условиях маскировку травяной лягушки обеспечивает мелкопятнистость окраски спины или отсутствие пятен, дополненные сложным рисунком бедра.

Исследованные в Рамешковском м.о. и Селижаровском м.о. леса являются елово-сосновыми и сосново-смешанными разнотравными лесами. Открытые биотопы представляли собой разнотравно-низинные вторичные луга. Все биотопы характеризовались низким проективным покрытием и значительной степенью неоднородности фитоценозов ввиду их формирования на месте антропогенно измененных ландшафтов – вдоль трассы газопровода и на месте бывших колхозно-совхозных полей. По всей видимости, свойственные обитающим в этих биотопах животным крупные пятна на спинной поверхности, «крупнопятнистость» рисунка на бедрах, обеспечивающая наличием 2-3 полос, способствуют маскировке на лишенных или частично лишенных растительности участках.

Заключение. Исходя из вышеизложенного можно сделать вывод, что такие обширные элементы окраски покров тела травяной лягушки, как степень пятнистости окраски спины и число полос на бедре, занимающие большие площади поверхности, с большой степенью вероятности подвергаются отбору в конкретных условиях среди обитания, что необходимо учитывать при проведении фенетических исследований. На примере четырех популяций травяной лягушки рассмотрена потенциальная адаптивность признаков окраски покровов тела травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus), выражающаяся преимущественно встречаемостью вариаций признаков пятнистости спины и числа полос на бедре. Встречаемость различных морфотипов может быть обусловлена элементами неоднородности растительного покрова, специфика которых на разных уровнях фитоценозов влияет на степень эффективности маскировочной окраски. В ходе исследования получены данные, подтверждающие, что в условиях доминирования в фитоценозе густого однородного злаково-разнотравного травостоя чаще наблюдались вариации окраски с мелкими пятнами или их отсутствием и повышенной полосатостью бедра, при наличии в биотопах растительного покрова с низким проективным покрытием и

значительной степенью неоднородности фитоценозов преобладали животные с крупной пятнистостью спинной поверхности и малым числом 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 адаптационного генеза 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.
- Дарвин Ч.С. 1864. О происхождении видов в царстве животном и растительном путем естественного подбора родичей, или о сохранении усовершенствованных пород в борьбе за существование. СПб.: Изд. Книгопродавца А.И. Глазунова. 520 с.
- Емельянова А.А. 2021. 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. № 3(63). С. 19-38.
- Емельянова А.А., Зиновьев А.В. 2006. Теория эволюции: учеб.-метод. пособие для студентов IV курса специальности биология. Тверь: Твер. гос. ун-т. 144 с.
- 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.
- 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.
- Ищенко В.Г.* 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. ... доктор биол. наук. СПб.: ООО "ИРА УТК". 66 с.
- Ищенко 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.
- Ищенко 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.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В.* 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 139 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.
- Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н.* 2010 Лесоведение: учебн. пособие / Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н.: Урал. гос. лесотехн. ун-т. Екатеринбург, 432 с.
- Мирин Д.М.* 2012. Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // Изв. Самарского НЦ РАН. — Т. 14, № 1 (5). — С. 1320–1323.
- Никитина А.А.* 2025. Предварительные результаты изучения фенетических особенностей лягушки травяной (Тверская область) // Материалы XXIII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2025 года: сб. ст. — Тверь: Издательство Тверского государственного университета. С. 79–81.
- Никитина А.А., Емельянова А.А.* 2025. Фенетические особенности популяций лягушки травяной (Тверская область) // Материалы XXIII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2025 года: сб. ст. — Тверь: Издательство Тверского государственного университета. С. 81–83.
- Садыкова К.* 2025. Лесоводство. Учебник. Режим доступа – <https://textbook.tou.edu.kz/books/251/4.html#>. Дата обращения 06.12.2025.
- Терентьев П.В., Чернов С.А.* 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Файзуллин 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.
- Шупак 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., Ларина Н.И.* 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. С. 160.
- Berger L., Smielowski J.* 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // AmphibiaReptilia. Vol. 3. P. 145-151.

RESULTS OF A STUDY ON THE ADAPTIVENESS OF DORSAL COLORATION TRAITS IN THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA LINNAEUS*)

A.A. Emelyanova, N.E. Nikolaeva, A.A. Nikitina
Tver State University, Tver

Using four distinct populations of the common frog (*Rana temporaria* L.), this study demonstrates the adaptive significance of specific coloration traits—namely, the degree of dorsal spotting and the number of thigh stripes. The distribution of different morphotypes appears to be influenced by microhabitat heterogeneity in vegetation structure, with vegetation characteristics at varying strata of the phytocoenosis affecting the efficacy of cryptic coloration. In habitats dominated by dense, homogeneous grass-forb vegetation, frogs exhibiting fine dorsal spotting (or lacking spots altogether) and a higher number of thigh stripes were more frequently observed. Conversely, in biotopes characterized by sparse vegetation cover and high structural heterogeneity of the phytocoenosis, individuals with large dorsal spots and fewer thigh stripes predominated. These findings underscore that when conducting population-level studies of *R. temporaria* based on discrete coloration traits, the potential influence of natural selection on these phenotypic characters must be taken into account.

Keywords: common frog, *Rana temporaria*, phenetics, phenotype, phenocomplex, coloration, morphotype, habitat, adaptation, adaptive traits.

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

НИКИТИНА Анастасия Александровна – студентка 1 курса направления 06.04.01 Биология (Медико-биологические науки), ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Nikitina-AA@tversu.ru.

Емельянова А.А. Результаты исследования адаптивности признаков окраски покровов тела травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus) / А.А. Емельянова, Н.Е. Николаева, А.А. Никитина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 4(80). С. 78–101.

Дата поступления рукописи в редакцию: 12.10.25
Дата подписания рукописи в печать: 01.12.25