

С. И. Шаповалов, О. Н. Жигилева

## МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana arvalis*) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

*Исследованы три группы признаков: морфометрические, генетические и типы окраски трех западносибирских популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis*), расположенных на различном расстоянии друг от друга. Показана близость соседних популяций по биохимическим признакам и окраске и отсутствие подобного сходства по морфологическим признакам. Последние были более сходны у удаленных друг от друга популяций.*

Важной задачей современной экологии является анализ межпопуляционных различий с использованием максимально возможного количества признаков. Это позволяет оценить степень дивергенции популяций, пути их адаптации в различных естественных и антропогенных условиях, вносит существенный вклад в исследование биоразнообразия.

### Материал и методы

Исследование морфометрических признаков, окраски и белкового полиморфизма производилось у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) — одного из самых массовых видов наземных позвоночных животных лесной зоны. Материал собирался ручным способом и с помощью ловчих канавок в трех пунктах Тюменской и Свердловской областей: в лесопарке г. Тюмени (северо-западная часть), в районе оз. Кучак (в 50 км северо-восточнее Тюмени) и в окрестностях г. Ирбита (в 200 км северо-западнее Тюмени). В районе оз. Кучак с 1994 по 1997 г. было отловлено 190 особей, в лесопарке в 1997 г. — 79, в окрестностях Ирбита в 1996 г. — 100 особей.

Для исследования использовались лягушки возрастом не менее одного года. Измерялась масса тела и внутренних органов по методике С. С. Шварца с сотрудниками [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968], а также длина тела, конечностей и кишечника. Классификация по окраске осуществлялась по В. Г. Ищенко [1978]: первая группа — пятнистая (*maculata*, М), полупятнистая (*hemimaculata*, НМ), отсутствие пятен (*amaculata*, АМ); вторая — крапчатая (*punctata*, Р), полукрапчатая (*hemipunctata*, НР), полное отсутствие крапа (*apunctata*, АР); третья — полосатая (*striata*, S), отсутствие полосы (*astriata*, АS). Параллельно с этим методом электрофореза исследовались три белковые системы: аспартатаминотрансфераза-1 (ААТ-1), эстераза-1 (EST-1) и эстераза-2 (EST-2).

### Результаты и обсуждение

Анализ изученных популяций лягушек показал наличие достоверных различий между ними по большинству морфометрических признаков (табл. 1). Лягушки ирбитской популяции имели наибольшую длину и массу тела, при этом различия по этим показателям между тюменской лесопарковой и кучакской популяциями отсутствовали. По длине кишечника лягушки ирбитской и тюменской популяций не отличались, но превосходили особей оз. Кучак. Индекс почек был наибольшим у особей тюменской популяции, животные кучакской и ирбитской популяций по этому параметру отличались друг от друга заметно меньше.

Лягушки кучакской и особенно тюменской популяции имели относительно более длинные конечности по сравнению с ирбитской. Возможно, это определяется большей неравномерностью роста тела и конечностей у лягушек в этом районе по сравнению с другими местами исследования. Так, по данным Л. Я. Топорковой [1965], относительный рост частей тела у одного и того же вида в различных географических и климатических условиях протекает с неодинаковой скоростью. С другой стороны, это различие между популяциями может быть связано с неодинаковой локомоторной активностью животных, так как лягушки из лесопарка Тюмени отличались и наибольшим индексом сердца. Известно, что этот показатель определяется прежде всего активностью животных [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968]. Лягушки из лесопарка обладали также довольно длинным кишечником. Этот показатель характеризует скорость прохождения пищи, полноту ее усвоения организмом и зависит от общих размеров животного и интенсивности обмена веществ.

**Морфометрическая характеристика остромордой лягушки  
из районов исследования**

Признак	Ирбит ( <i>n</i> = 100)		Кучак ( <i>n</i> = 126)		Тюмень, лесопарк ( <i>n</i> = 29)	
	<i>X</i> / ± <i>M</i>	<i>CV</i>	<i>X</i> / ± <i>M</i>	<i>CV</i>	<i>X</i> / ± <i>M</i>	<i>CV</i>
<i>M</i>	13,05± 0,37	28,5	7,45± 0,28	41,7	7,08± 0,40	30,3
<i>L</i>	55,8± 0,63	11,3	45,82± 0,54	13,1	47,0± 0,96	11,1
<i>Lп. к. / L</i>	0,43± 0,005	11,3	0,48± 0,01	19,0	0,57± 0,01	13,1
<i>Lз. к. / L</i>	1,4± 0,01	7,0	1,46± 0,2	12,1	1,63± 0,02	7,0
<i>Lкиш. / L</i>	1,92± 0,03	13,6	1,63± 0,04	31,4	1,85± 0,06	16,4
<i>Мп. п. / M</i>	3,0± 0,06	21,4	2,63± 0,09	40,3	3,28± 0,14	21,9
<i>Мп. п. / M</i>	2,98± 0,05	17,6	2,79± 0,09	37,9	3,29± 0,13	20,2
<i>Мсер. / M</i>	3,21± 0,09	28,1	2,95± 0,14	51,2	4,14± 0,25	31,4
<i>Мпеч. / M</i>	52,8± 1,90	36,2	37,72± 1,60	47,4	23,4± 2,46	55,5
<i>Мсел. / M</i>	1,35± 0,10	73,9	1,53± 0,10	76,1	1,36± 0,17	64,5

**Примечания:** *M* — масса тела; *L* — длина тела; *Lп. к. / L* — отношение длины передней конечности к длине тела; *Lз. к. / L* — отношение длины задней конечности к длине тела; *Lкиш. / L* — отношение длины кишечника к длине тела; *Мп. п. / M* — индекс левой почки; *Мп. п. / M* — индекс правой почки; *Мсер. / M* — индекс сердца; *Мпеч. / M* — индекс печени; *Мсел. / M* — индекс селезенки.

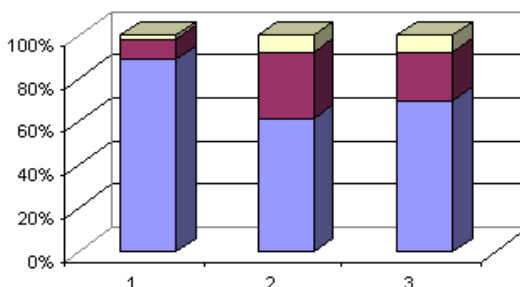
С характером активности и экологическими особенностями популяции тесно связаны размеры почек и сердца [Там же]. Лягушки из лесопарка Тюмени превосходили по этим признакам особей двух других групп, особенно кучакской. У них отмечаются также высокие индексы сердца и почек. Низкий индекс печени подтверждает предположение о более высоком уровне активности лягушек из лесопарка. Известно, что при высоком уровне обмена веществ животные имеют меньшие энергетические резервы в печени и относительно меньшую массу этого органа. По индексу селезенки достоверных различий между исследованными популяциями не обнаружено. Таким образом, по комплексу морфометрических признаков лягушки ирбитской и кучакской популяций показали большое сходство между собой и заметное отличие от особей тюменской лесопарковой популяции.

Исследование частот основных цветовых морф выявило наличие существенных различий между разными популяциями. Морфа *maculata* встречалась значительно чаще во всех популяциях, чем другие морфы этой же группы (*hemimaculata* и *amaculata*) (рис. 1). Морфы *hemimaculata* и *amaculata* были более обычны в кучакской и тюменской популяциях. В другой группе доминирующим типом окраски являлся *aruncata*. Максимальное количество особей с этим типом окраски (64 %) наблюдалось в ирбитской популяции, меньшее — в кучакской (61,6 %) и особенно в тюменской (49,4 %). Морфа *punctata* имела наименьшую частоту у лягушек ирбитской популяции (11,3 %). Полупятнистые лягушки (*hemipunctata*) присутствовали во всех трех популяциях примерно в равных концентрациях. Полосатые особи (*striata*) составляли в ирбитской популяции 40,4 %, в кучакской и тюменской — соответственно 26,2 и 30,4 %. Таким образом, по частотам цветовых морф ирбитская популяция остромордой лягушки существенно отличалась от кучакской и тюменской. При этом между последними достоверных различий по частотам отдельных типов окраски не обнаружено. Различные типы окраски сами по себе вряд ли имеют существенно адаптивное значение, но могут коррелировать с другими признаками, более значимыми для

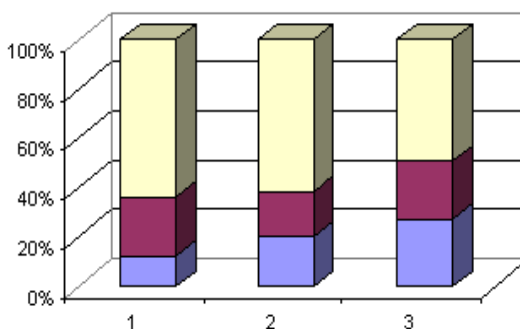
животных. Так, В. Г. Ищенко и Е. Л. Щупак [1974] показали связь между типом окраски, с одной стороны, и сроками размножения, скоростью роста и метаморфоза — с другой.

Электрофоретическое исследование белковой системы ААТ-1 показало преобладание аллеля М во всех исследованных популяциях (табл. 2), достоверных различий между отдельными популяциями выявлено не было. В кучакской и тюменской популяциях частота гетерозигот была меньше расчетной, тогда как гомозиготы распределялись преимущественно в соответствии с законом Харди — Вайнберга (см. табл. 2). В другой белковой системе, EST-1, в ирбитской популяции преобладал ген С, но в двух других — ген В. При этом отмечался дефицит одной из гетерозигот (ВС) во всех популяциях, а концентрация другой (АС) не отличалась от теоретически ожидавшейся (табл. 3). Дефицит гетерозигот может быть связан с обособлением отдельных панмиктических групп, что приводит к последствиям, сходным с инбридингом в большой неразделенной популяции. Доля гомозигот при этом возрастает на величину межпопуляционной вариации частот генов за счет уменьшения доли гетерозигот. Другое возможное объяснение этого явления связано с отрицательным отбором гетерозиготных особей, имеющих большую скорость роста и потребления корма в условиях его недостатка или скученности особей. Наконец, третья возможная причина устойчивого понижения доли гетерозигот в популяции по сравнению с расчетной может быть объяснена хромосомными мутациями (транслокациями) и меньшей приспособленностью гетерозигот к условиям среды по сравнению с обеими гомозиготами [Кимура, 1978]. Анализ генных и генотипических частот локуса ААТ-1 выявил большую степень различия между ирбитской популяцией, с одной стороны, тюменской и кучакской — с другой (см. табл. 2). Это касается частот генов М, а также частот генотипов NN, NM, MM. В другом локусе, EST-1, по частотам генов В и С и генотипов ВВ и СС обнаруживаются значительная близость между тюменской и кучакской популяциями, расположенными на малом расстоянии друг от друга, и отличие последних от удаленной от них ирбитской популяции (см. табл. 3).

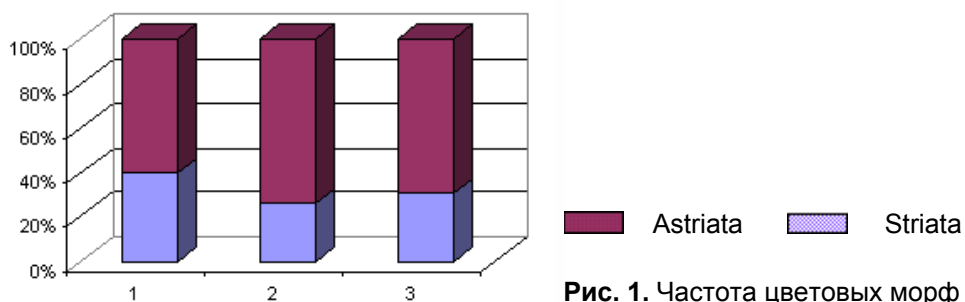
Результаты по третьему изученному локусу, EST-2, несколько отличались от данных по двум предыдущим: частоты генов F и S были сходны в ирбитской и кучакской популяциях, тогда как тюменская лесопарковая популяция заметно отличалась от них. Очевидно, это определялось достаточно низкой концентрацией гена S и соответственно генотипа SS в тюменской популяции (табл. 4). Несомненно, что в условиях лесопарка ген S обладает меньшей адаптивной ценностью, чем альтернативный ген F.



Amaculata Hemimaculata Maculata



Apunctata Hemipunctata Punctata



**Рис. 1.** Частота цветных морф в трех популяциях остромордой лягушки:

1 — ирбитской, 2 — кучакской, 3 — тюменской (лесопарк).

Таблица 2

**Частоты генов и генотипов по локусу AAT-1 остромордой лягушки в районах исследования**

Гены и генотипы	Ирбит (n = 81)			Кучак (n = 246)			Тюмень, лесопарк (n = 22)		
	Частота	N	$\chi^2$	Частота	N	$\chi^2$	Частота	N	$\chi^2$
NN	51,9 (52,3)	42	0,01	43,9 (39,7)	54	3,4	45,5 (43,5)	10	0,02
NM	40,7 (40,0)	33		38,2 (46,6)	47		40,9 (44,9)	9	
MM	7,4 (7,7)	6		17,9 (13,7)	22		13,6 (11,6)	3	
qN	72,3±4,90	58,5		63,0±4,30	77,5		65,9±9,90	14,5	
qM	27,7±4,90	22,5		37,0±4,30	45,5		34,1±9,90	7,5	

Таблица 3

**Частоты генов и генотипов по локусу EST-1 остромордой лягушки в районах исследования**

Гены и генотипы	Ирбит (n = 70)			Кучак (n = 98)			Тюмень, лесопарк (n = 21)		
	Частота	N	$\chi^2$	Частота	N	$\chi^2$	Частота	N	$\chi^2$
AA	2,9 (1,7)	2	12,0	1,0 (1,9)	1	16,7	0,0 (0,9)	0,0	6,0
BB	14,3 (6,3)	10		29,6 (19,7)	29		38,1 (27,5)	8	
CC	47,1 (38,6)	33		25,5 (17,5)	25		28,6 (14,5)	6	
AB	5,7 (6,4)	4		11,2 (12,2)	11		14,0 (10,0)	3	
AC	14,3 (16,0)	10		14,3 (11,5)	14		4,8 (7,2)	1	

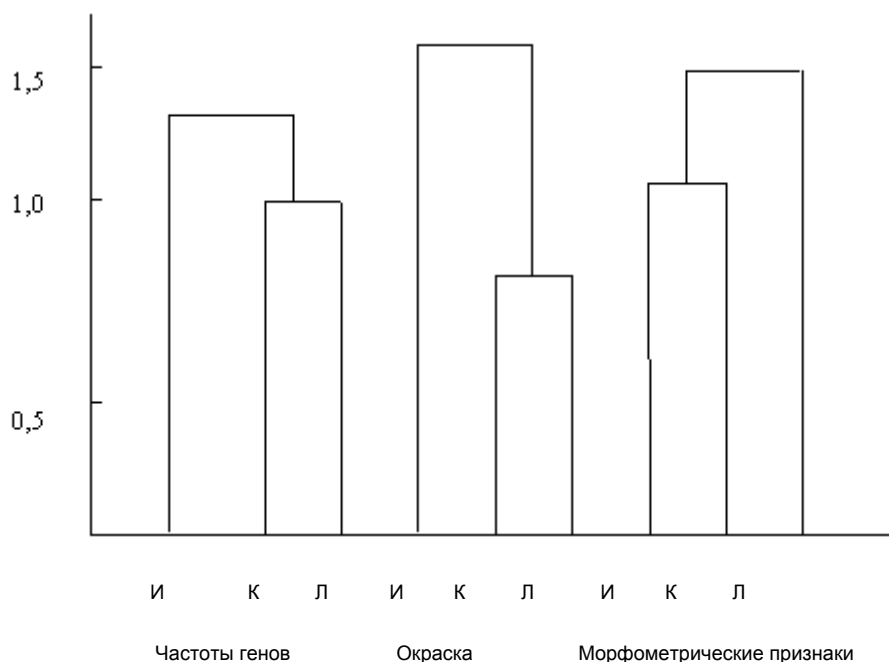
BC	15,7 (31,0)	11	18,4 (37,1)	18	14,3 (39,9)	3
qA	12,9± 3,90	9	13,8± 3,40	13,5	9,5± 6,30	2
B	25,0± 5,10	17,5	44,4± 4,90	43,5	52,4± 10,70	11
qC	62,1± 5,70	43,5	41,8± 49,00	41	38,1± 10,4	8

Таблица 4

**Частоты генов и генотипов по локусу EST-2 остромордой лягушки  
в районах исследования**

Гены и генотипы	Ирбит (n = 80)			Кучак (n = 103)			Тюмень, лесопарк (n = 22)		
	Частота	N	$\chi^2$	Частота	N	$\chi^2$	Частота	N	$\chi^2$
FF	23,8 (25,6)	19	0,2	45,6(33,4)	47	24,6	59,1 (59,9)	13	0,05
FS	53,8 (50,0)	43		24,3(48,8)	25		36,4 (35,1)	8	
SS	22,6 (24,4)	18		30,1(17,8)	31		4,5 (5,1)	1	
QF	56,0± 5,50	40,5		57,8± 4,80	59,5		77,3± 8,80	17	
QS	49,0± 5,50	39,5		42,2± 4,80	43,5		22,7± 8,80	5	

Согласно гипотезе о нейтральности белкового полиморфизма, развиваемой в работах М. Кимур [1978], большинство аллелей, обуславливающих электрофоретически различимую изменчивость белков, являются селективно нейтральными или почти нейтральными. Поэтому их частоты в популяциях поддерживаются дрейфом генов, а факторы, обуславливающие сходство между популяциями по этому признаку, определяются интенсивностью потока генов между ними. Интенсивность потока генов в популяции обратно пропорциональна расстоянию между популяциями и прямо пропорциональна подвижности особей. Очевидно, этим объясняется большее сходство между соседними тюменской и кучакской популяциями лягушек по аллелям AAT-1 и EST-1. Некоторое различие между названными популяциями по частотам генов F и S локуса EST-2 можно объяснить их селективной эквивалентностью.



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства трех популяций остромордой лягушки:

И — ирбитская; К — кучакская; Л — лесопарковая тюменская.

Окраска лягушек в значительной степени нейтральна, а сходство в частотах отдельных морф между различными популяциями так же, как и в случае с белковыми локусами, определяется потоком генов. Следует отметить, что близость между кучакской и тюменской популяциями была большей по частотам генов и несколько меньшей по частотам цветовых морф (рис. 2). Межпопуляционные различия по морфометрическим признакам в большей мере определялись спецификой местообитаний лягушек, а не обменом генов между популяциями.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.  
 Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Об экологических отличиях отдельных генотипов в популяциях остромордой лягушки // Экология. 1974. № 4. С. 93–95.  
 Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1978. 398 с.  
 Топоркова Л. Я. О географической изменчивости морфологических признаков у амфибий. *Rana terrestris* Andrz. // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1965. № 1. С. 31–36.  
 Шварц С. С., Смирнов И. С., Добринский Л. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Уральский рабочий, 1968. 150 с.

ТюмГУ, г. Тюмень

S. I. Shapovalov, O. N. Zhigileva

### MATERIALS ON ECOLOGICAL-AND-GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF THE MOOR FROG (*RANA ARVALIS*) IN WEST SIBERIA

Three groups of features (morphometric, genetic and types of coloration), with respect to three West Siberian populations of the moor frog (*Rana arvalis*) located within different distance from each other, have been investigated. The materials show similarity of the adjacent populations in biochemical features and coloration vs. lack of such similarity in morphological features. The latter is stronger in the distant populations.