

# Биологический вестник

Біологічний вісник  
Biologicheskiiy vestnik

В номере:

Биохимия и физиология человека  
и животных

Биотехнология

Физиология и биохимия растений

Ботаника

Зоология

Микробиология

Генетика

История науки

Краткие сообщения

***Том 13***  
***№ 1-2***  
***2009***

**Міністерство освіти і науки України**  
**Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна**

---

Журнал «Біологічний вісник» публікує оригінальні та оглядові статті з усіх напрямків сучасної біології. Рубрика кожного номера формується на основі статей, що надійшли і пройшли рецензування. «Біологічний вісник» є наступником журналу «Вестник Харьковского государственного университета» серія біологічна, який видається з 1965 року.

---

Редакційна колегія  
Божков А.І.  
(головний редактор)  
Бабенко Н.О.  
(зас. головного редактора)  
Атемасов А.А.  
Голтвянський А.В.  
Давидов В.В.  
Дзюба В.М.  
Жмурко В.В.  
Клімова О.М.  
Колупаєв Ю.Є.  
Леонова І.С.  
Майоров О.Ю.  
Мензянова Н.Г.  
Нікітченко Ю.В.  
Падалко В.І.  
Перський Є.Е.  
Петренко О.Ю.  
Шабанов Д.А.

Редакционная коллегия  
Божков А.И.  
(главный редактор)  
Бабенко Н.А.  
(зам. главного редактора)  
Атемасов А.А.  
Голтвянский А. В.  
Давыдов В.В.  
Дзюба В.Н.  
Жмурко В.В.  
Климова Е.М.  
Колупаев Ю.Е.  
Леонова И.С.  
Майоров О.Ю.  
Мензянова Н.Г.  
Никитченко Ю.В.  
Падалко В.И.  
Перский Е.Э.  
Петренко А.Ю.  
Шабанов Д.А.

Editorial board  
Bozhkov A.I. (Editor-in-Chief)  
Babenko N.A. (Associate Editor)  
Atemasov A.A.  
Goltvyanskiy A.V.  
Davydov V.V.  
Dzyuba V.N..  
Zhmurko V.V.  
Klimova Ye.M.  
Kolupaev Yu.Ye.  
Leonova I.S.  
Mayorov O.Yu.  
Menzyanova N.G.  
Nikitchenko Yu.V.  
Padalko V.V.  
Perskiy Ye.E.  
Petrenko A.Yu.  
Shabanov D.A.

Відповідальний секретар  
Асадова М.К.

Ответственный секретарь  
Асадова М.К.

Editorial Assistant  
Asadova M.K.

---

Адреса 61077, Харків, пл. Свободи, 4,  
Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,  
біологічний факультет, к. 2-18а;

тел. (057) 707 -52-50  
E-mail <bozhkov@univer.kharkov.ua>  
WWW <<http://home.univer.kharkov.ua/biovest/>>

# Биологический вестник

Научно-теоретический журнал

т. 13, № 1–2, 2009

Основан в 1965 г.

Выходит 2 раза в год

## С о д е р ж а н и е

### *Биохимия и физиология человека и животных*

- Вплив фосфоліпідовмісної біодобавки на біохімічні показники крові щурів за дії на організм екзокопатогенних чинників  
*В. А. Грищенко, В. А. Томчук, О. М. Литвиненко, С. В. Хижняк, Л. В. Бабич, Л. І. Степанова, В. М. Войціцький* ..... 3
- Интенсивность окислительных процессов в тканях и продолжительность жизни крыс при длительном введении разобшителя 2,4-динитрофенола  
*И. С. Леонова, Е. В. Козлова, В. И. Падалко* ..... 8
- Влияние факторов криоконсервирования на уровень экспрессии маркеров стволовых раковых клеток в аденокарциноме Эрлиха  
*А. Н. Гольцев, О. В. Сафранчук, Н. А. Бондарович, О. В. Челомбитько, М. В. Останков* ..... 13
- Полиморфизм белковых фракций сыворотки крови животных после иммунизации сыворотками больных людей с различными патологиями  
*Е. М. Климова<sup>1</sup>, О. В. Звягинцева<sup>2</sup>* ..... 17
- Імуногормональні взаємозв'язки за умов імунізації щурів на тлі калорійно обмеженої дієти  
*І.Ю. Кучма., Л.Л. Смирченко, Н.А. Цейтлін, А.Ю. Волянський* ..... 22
- Возрастные особенности влияния донора NO-радикалов на прооксидантно-антиоксидантный баланс в тканях крыс в контроле и при несбалансированной диете  
*Ю. В. Никитченко, В. Н. Дзюба, А. С. Попович, В. В. Бондарь, А. А. Шеремет* ..... 28
- Стабилизация и дестабилизация эритроцитов озоном  
*О.А. Соколик<sup>1</sup>, А.Л. Татарец<sup>1</sup>, В.Д. Зинченко<sup>2</sup>, Т.С. Дюбка<sup>1,2</sup>, Л.Д. Паценкер<sup>1</sup>* ..... 33
- Сравнительный анализ развития неонатальной овариальной ткани *in vivo* в физиологических условиях и при гетеротопической трансплантации кастрированным животным-реципиентам  
*Тищенко Ю.О. <sup>1,2</sup>, Киришка В.В.<sup>1</sup>, Бондаренко Т.П.<sup>1</sup>* ..... 41

### *Биотехнология*

- Продуктивность микроводорослей *Chlorella vulgaris* в плоскопараллельных культиваторах в условиях накопительного культивирования  
*Мензянова Н. Г., Сысенко Е.И.* ..... 45

### *Физиология и биохимия растений*

- Изменение анатомических признаков строения листа видов рода *Nemerocallis* L. в условиях юго-востока Украины в зависимости от погодных условий  
*И.И. Крохмаль* ..... 52

### *Ботаника*

- Актуальні проблеми збереження біорізноманіття тропічних рослин *ex situ*  
*Л.І. Буюн* ..... 60

## **Зоология**

- Моллюски рода *Sphaerium* (Bivalvia, Sphaeriidae) в фондах Государственного природоведческого музея  
*Н. В. Гураль-Сверлова, Р. И. Гураль*.....67
- Экологические факторы, влияющие на распространение представителей *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области  
*А. В. Кориунов<sup>1</sup>, Д. А. Шабанов<sup>2</sup>*.....71

## **Микробиология**

- Выделение микробных ассоциатов из капролитов червей *Eisenia foetida*  
*И.В. Петров, А.И. Божков* .....79

## **Генетика**

- Розподіл інвертованих повторів в геномі коронавірусів  
*О.Ю. Лиманська<sup>1,2</sup>, О.П. Лиманський<sup>1</sup>* .....83

## **История науки**

- Фізіологія рослин у київському університеті: зародження і становлення  
*Т. Є. Христова* .....97

## **Краткие сообщения**

- Хромосомный анализ ооцитов тихоходки *Macrobotus* sp. gr. *hufelandi* с Крайнего Севера РФ  
*Е.А. Киося, В.В. Клименко* .....102

УДК 597.851

## Экологические факторы, влияющие на распространение представителей *Pelophylax esculentus complex* в Харьковской области

А. В. Коршунов<sup>1</sup>, Д. А. Шабанов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт биологии Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина; alexeyukorshunov@gmail.com

<sup>2</sup>Кафедра зоологии и экологии животных Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина; d.a.shabanov@gmail.com  
пл. Свободы, 4, 61077 Харьков, Украина

Изучены особенности 36 местообитаний популяционных систем зеленых лягушек (гибридогенного комплекса *Pelophylax esculentus*) в Харьковской области. Исследовали, какие характеристики местообитаний определяют состав популяционных систем лягушек. Приведены результаты корреляционного, канонического анализа и анализа соответствий. Показано, что более 90 % разнообразия популяционных систем лягушек может быть описано как следствие разнообразия местообитаний. Важнейшими по влиянию на лягушек факторами оказываются географические (бассейн Дона или Северского Донца) и макроклиматические, а также особенности местообитаний, связанные с типом растительности и антропогенным воздействием. Вероятно, различие между фаунами лягушек бассейнов двух названных рек является следствием истории их расселения по изучаемой территории.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: зеленые лягушки, *Pelophylax esculentus complex*, *Pelophylax lessonae*, *Pelophylax ridibundus*, популяционные системы, триплоиды, гибридизация, местообитания.

### ВВЕДЕНИЕ

Группа зеленых лягушек, *Pelophylax esculentus complex*, привлекает в последние десятилетия исключительное внимание исследователей. Она стала модельной для изучения гемиклональной межвидовой гибридизации. В состав группы входят прудовая лягушка, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и съедобная лягушка, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758), гибрид двух предыдущих видов. Гибридные особи производят гаметы, несущие геномы или *P. lessonae*, или *P. ridibundus*. Геномы другого родительского вида в процессе гаметогенеза оказываются элиминированы. Именно такое наследование называется гемиклональным или полуклональным (Plötner, 2005).

Таксономическое название гибридных лягушек является предметом споров. Мы следуем традиции использовать для них имя, аналогичное видовому (которое дал еще К. Линней), как это делается в авторитетных европейских источниках [10]. В то же время мы относим зеленых лягушек не к роду *Rana*, как это

делало множество авторов от К. Линнея до Й. Плётнера, а к роду *Pelophylax*, в соответствии с результатами недавней ревизии системы амфибий [9].

Особенностью зеленых лягушек является то, что у них зарегистрированы не только диплоидные, но и триплоидные и даже тетраплоидные гибриды. Диплоидные гибриды принадлежат к разным формам, которые отличаются по составу гамет, которые они производят. Особое разнообразие форм зеленых лягушек зарегистрировано в Северско-Донецком центре их разнообразия. Этот центр расположен в бассейне верхнего течения реки Северский Донец в пределах Харьковской и Донецкой областей [7]. Половозрелые особи *P. lessonae* в Северско-Донецком центре разнообразия зеленых лягушек не найдены, зато в пределах Харьковской области они населяют реки бассейна реки Днепр [3].

В целом в Харьковской области зарегистрированы следующие типы популяционных систем лягушек: R, L, Et, RE, REt, REL. Прописные буквы в обозначениях типов популяционных систем обозначают первые литеры видовых названий *P. ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*, а строчная буква t символизирует

наличие триплоидных гибридов [4, 11]. К примеру, популяционная система Et, зарегистрированная в Нижнем Добрицком пруду в окрестностях села Сухая Гомольша Змиевского района, представлена на нересте диплоидами и триплоидами *P. esculentus*, а популяционная система REL-типа в урочище Русский Орчик Зачепиловского района состоит из совместно нерестящихся *P. ridibundus*, *P. lessonae* и диплоидных *P. esculentus*.

Какие факторы определяют распространение зеленых лягушек, наличие или отсутствие их видов (в число видов мы условно включаем и *P. esculentus*), или, к примеру, наличие или отсутствие триплоидных гибридов? Этот вопрос изучен явно недостаточно. В данной работе мы исследуем указанную проблему, используя собранные нами данные об особенностях местообитаний в Харьковской области и составе населяющих их зеленых лягушек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы изучили особенности 36 местообитаний зеленых лягушек, собранных по всей Харьковской области (рис. 1). При обследовании водоема мы проводили предварительное определение типа на-

селяющей его популяционной системы зеленых лягушек. Определение видовой принадлежности лягушек проводилось по комплексу внешнеморфологических признаков и по характеру вокализации самцов [4, 6]. Для проверки выдвинутой гипотезы формировалась выборка, которую исследовали с помощью проточной ДНК-цитометрии [8] в Институте цитологии РАН (г. Санкт-Петербург, Россия). Размер клеточного генома, с высокой точностью определенный с помощью этого метода, позволяет надежно установить генотип особи, ее принадлежность к одному из родительских видов, а также одной из трех основных форм гибридов (диплоиды и триплоиды с удвоенным геномом одного из двух родительских видов). Общее количество цитометрически исследованных лягушек составляет более 1000 особей. Следует подчеркнуть, что состав выборок, подвергавшихся ДНК-цитометрии, был не случайным, а формировался так, чтобы подтвердить или опровергнуть предположение о составе популяционной системы, выдвинутое на основании осмотра водоема и населяющих его лягушек.

На основании данных ДНК-цитометрии принималось решение о типе популяционной системы,



Рис. 1. Положение мест сбора выборок и зарегистрированные в них типы популяционных систем зеленых лягушек

населяющей данное местообитание. Учитывались те формы лягушек, которые систематически принимают участие в нересте в данном водоеме.

Лягушек отлавливали руками или гидробиологическим сачком. Если вылов осложнялся наличием в водоеме коряг и зарослей камыша, его проводили ночью с фонарем (иногда с борта надувной резиновой лодки) или днем с помощью удочки (использовали искусственную силиконовую приманку на крючке №3-4).

При сборе выборки представителей *Pelophylax esculentus* complex отмечали следующие характеристики места сбора (указаны признаки и, при необходимости, их возможные состояния):

- географические координаты (широта, долгота);
- бассейн реки: Дона, Днепра;
- порядок ближайшей реки: основная река, приток 1-го — n-го порядка;
- расстояние до русла реки;
- расстояние до ближайшего водоема;
- преобладающий тип растительности между водоемом и руслом реки;
- затененность берегов (открытые — лес на берегу отсутствует, полуоткрытые — облеснена часть берегов, закрытые — берега на всем протяжении покрыты лесом);
- покрытие берега травянистой растительностью (растительность отсутствует, растительность занимает значительную часть берега, весь берег покрыт растительностью);
- тип водоема (река, ручей, озеро пойменное, озеро на боровой террасе, пруд, водохранилище, болото пойменное, болото на боровой террасе, временный пойменный, временный балочный, временный плакорный);
- происхождение водоема (естественное, антропогенное);
- длина, ширина и средняя глубина водоема;
- крутизна берега (крутой, средний, пологий);
- характер грунта (песчаный, глинистый, болотистый, смешанный);
- проточность водоема (непроточный, слабопроточный, проточный);
- зимнее промерзание водоема (промерзает полностью, промерзает частично);
- заморность (наблюдается, не наблюдается);
- антропогенная трансформация (естественные местообитания или заповедные территории, зоны отдыха и другие частично трансформированные местообитания. Населенные пункты и другие значительно трансформированные местообитания);

— антропогенное беспокойство (не беспокоят, умеренное, постоянное беспокойство);

— урбанизация (от лесного массива до города).

— гидротехнические сооружения (наличие или отсутствие);

— тип местности (плакор, балка, пойма, боровая терраса, солончаковая терраса);

— тип растительности (дубрава сухая, дубрава свежая, дубрава влажная, дубрава сырая, пойменная дубрава, пойменный лес, суборь, бор, березовый колок, ольшатник, пойменный луг, суходольный луг, степь, пашня, сады);

— изотерма июля, С° (19,5, 20, 20,5, 21, 21,5);

— изотерма января, С° (-7,5, -7, -6,5);

— годовое количество осадков, мм (менее 500, 500–510, 510–520, 520–530, 530–540, 540–550, 550–560, 560–570, 570–580, 580–590, 590–600, более 600);

Для определения климатических параметров использовали данные Экологического атласа Харьковской области [2]. Данные обрабатывали с использованием программы Statistica for Windows 6.5.

**Результаты попарного корреляционного анализа переменных.** Чтобы определить, с какими особенностями местообитаний связано наличие или отсутствие тех или иных форм лягушек в исследованных местообитаниях, мы вычисляли непараметрические коэффициенты корреляции по Спирману между парами рассматриваемых признаков.

Связь наличия основных форм зеленых лягушек с особенностями местообитания и признаки, по которым проводилось описание местообитания, представлены в табл. 1.

Интересной является отраженная в табл. 1 отрицательная корреляция между встречаемостью озерной и прудовой лягушек (которой не противоречит факт наличия некоторых местообитаний, где встречаются обе формы). С одной стороны, в наш анализ не попало множество точек, где не встречаются никакие лягушки. С другой, можно считать, что на изученной нами территории в бассейне Дона доминируют озерные лягушки, а в бассейне Днепра — прудовые.

Значение коэффициента корреляции, отраженного в табл. 1, определяется характером ранжирования использованных при описании местообитаний состояний признака. Например, признак «проточность» является ранговым; как указано выше, он принимает значения непроточный водоем — слабопроточный — проточный. То, что встречаемость озерной лягушки демонстрирует положительную корреляцию с проточностью, а прудовой — отрицательную, свидетель-

ствует о том, что озерная лягушка значимо предпочитает проточные водоемы, а прудовая — непроточные. Принадлежность к бассейну Днепра имеет более низкое условное значение, чем принадлежность к бассейну Дона; как видно из таблицы, прудовая лягушка более тесно связана с бассейном Днепра, а обе формы гибридов — с бассейном Дона.

Следует отметить, что анализ экологической обусловленности распространения лягушек с помощью парных корреляций предоставляет лишь ограниченные возможности для понимания закономерностей их распространения. Для нашего исследования более адекватны методы многомерной статистики.

**Результаты канонического анализа комплекса данных.** Для изучения экологической обусловленности разнообразия лягушек интересно установить связи между двумя списками признаков: теми, которые описывают встречаемость различных форм лягушек, и теми, которые характеризуют свойства местообитаний. Для этого можно использовать канонический анализ (Халафян, 2007).

В ходе канонического анализа для каждого из множеств переменных конструируются канонические корни, являющиеся комбинацией действительных переменных. Они избираются таким образом, чтобы канонические корни одного множества оказывались

в наибольшей степени скоррелированы с каноническими корнями другого множества (табл. 2). После проведения такого анализа можно установить, какие из действительных переменных вносят наибольший вклад в канонические (т.е. связанные с иным множеством переменных) корни (табл. 3). Важным обстоятельством, которое необходимо учитывать при проведении канонического анализа, является то, что не все признаки могут быть определены для всех местообитаний. Например, в тех случаях, когда в описываемых местообитаниях встречались разные типы почв, без преобладания какого-то одного из них, мы не указывали характер почв вообще. Для стоячих водоемов, расположенных на террасах, невозможно указать порядок реки и т.д. Поэтому канонический анализ необходимо проводить не в режиме удаления строк с отсутствующими данными, а в режиме замены пропущенных значений средними значениями данного признака.

Как видно из табл. 2, более 90 % (точнее, 90,52 %) дисперсии левого множества (разнообразия лягушек) может быть объяснено за счет влияния правого множества (разнообразия местообитаний). Это означает, что зарегистрированное в нашей работе распределение форм лягушек по местообитаниям является в высокой степени закономерным, а использованный

Таблица 1. Связь наличия основных форм зеленых лягушек с особенностями местообитания (указаны коэффициенты корреляции по Спирману и уровень их значимости; приведены не только значимые связи, но и те, для которых  $p < 0,1$ )

Особенности местообитаний	Наличие в местообитании			
	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i> 2n	<i>P. esculentus</i> 3n
Наличие <i>P. ridibundus</i>		-0,41 ( $p < 0,05$ )		
Наличие <i>P. lessonae</i>	-0,41 ( $p < 0,05$ )			-0,32 ( $p < 0,1$ )
Наличие <i>P. esculentus</i> 2n				0,36 ( $p < 0,05$ )
Наличие <i>P. esculentus</i> 3n		-0,32 ( $p < 0,1$ )	0,36 ( $p < 0,05$ )	
Географическая долгота	0,43 ( $p < 0,01$ )	-0,57 ( $p < 0,001$ )		0,31 ( $p < 0,1$ )
Порядок реки				-0,31 ( $p < 0,1$ )
Изотерма июня		-0,55 ( $p < 0,001$ )		0,63 ( $p < 0,001$ )
Изотерма января		0,31 ( $p < 0,1$ )		-0,42 ( $p < 0,05$ )
Глубина водоема	0,39 ( $p < 0,05$ )			
Количество осадков		-0,56 ( $p < 0,001$ )	0,49 ( $p < 0,01$ )	0,65 ( $p < 0,001$ )
Травянистая растительность на берегах	-0,32 ( $p < 0,1$ )	0,35 ( $p < 0,05$ )		
Проточность	0,45 ( $p < 0,01$ )	-0,37 ( $p < 0,05$ )		
Промерзание зимой	0,51 ( $p < 0,01$ )	-0,45 ( $p < 0,05$ )		
Заморность				
Антрополическая трансформация		-0,38 ( $p < 0,05$ )		
Антропогенное беспокойство		-0,30 ( $p < 0,1$ )		
Урбанизованность	0,28 ( $p < 0,1$ )	-0,49 ( $p < 0,01$ )		
Бассейн (Дона — Днепра)		0,75 ( $p < 0,001$ )	-0,30 ( $p < 0,1$ )	-0,43 ( $p < 0,01$ )
Грунт (песчаный — болотный)				0,33 ( $p < 0,1$ )
Тип местообитания (пойма — терраса)			-0,28 ( $p < 0,1$ )	
Тип растительности (бор — с/х угодья)			-0,49 ( $p < 0,01$ )	

Таблица 2. Общие результаты канонического анализа данных о разнообразии лягушек и разнообразии их местообитаний

Исходные данные			
	Левое множество (разнообразие лягушек)	Правое множество (разнообразие местообитаний)	
Количество переменных	4	28	
Извлеченная дисперсия	100,00 %	25,17 %	
Общая избыточность	90,52 %	22,98 %	
Выделенные канонические корни			
	Каноническая корреляция R	$\chi^2$ (112 степеней свободы)	P
Пара корней 1	0,992	192,23	<b>0,000004</b>
Пара корней 2	0,964	114,68	<b>0,008</b>
Пара корней 3	0,921	65,50	0,1
Пара корней 4	0,900	30,65	0,2

Таблица 3. Связь выделенных канонических корней с эмпирическими признаками, зарегистрированными для изучаемых местообитаний (указаны только признаки, для которых абсолютное значение хотя бы одной из связей превышает 0,4)

Левое множество (разнообразие лягушек)	Канонические корни левого множества			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
Наличие <i>P. ridibundus</i>	0,18	-0,39	-0,66	0,62
Наличие <i>P. lessonae</i>	0,12	<b>0,99</b>	0,08	0,01
Наличие <i>P. esculentus</i> 2п	-0,47	-0,04	0,57	0,67
Наличие <i>P. esculentus</i> 3п	<b>-0,97</b>	-0,20	-0,13	-0,04
Правое множество (разнообразие местообитаний)	Канонические корни правого множества			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
Географическая долгота	-0,23	<b>-0,71</b>	-0,17	0,03
Расстояние до русла	0,10	-0,22	-0,15	<b>-0,41</b>
Изотерма июня	<b>-0,54</b>	<b>-0,50</b>	-0,15	0,13
Количество осадков	<b>0,52</b>	<b>0,63</b>	-0,10	-0,27
Промерзание зимой	-0,02	-0,42	<b>-0,51</b>	0,07
Антропоическая трансформация	0,34	<b>-0,41</b>	-0,10	-0,06
Урбанизованность	0,05	<b>-0,46</b>	-0,30	-0,16
Бассейн (Дона — Днепра)	0,31	<b>0,76</b>	-0,09	-0,13
Тип растительности (бор — с/х угодья)	0,26	-0,12	<b>-0,42</b>	-0,22

нами набор признаков для описания местообитаний является в существенной степени достаточным, охватывающим важные с точки зрения разнообразия лягушек факторы. В ходе анализа выделено четыре пары канонических корней, из которых значимыми являются первые две.

Первый канонический корень для левого множества сильнее всего связан с наличием (точнее, с отсутствием, в силу отрицательного знака корреляции) в местообитании триплоидов; для правого множества на него сильнее всего влияет изотерма июля, бассейн реки, степень антропоической трансформации местообитания и его характер (табл. 3). Второй канонический корень для левого множества практически (корреляция 0,99) совпадает с наличием в местообитании прудовой лягушки. Во втором множестве с ним сильнее всего связаны географическая

долгота, бассейн реки, количество осадков и изотерма июня, низкая степень антропоической трансформации. Итак, данные канонического анализа в целом подтверждают результаты корреляционного анализа, проводившегося для пар признаков, показывая, что разнообразие лягушек в существенной степени определяется совокупностью зарегистрированных особенностей местообитания.

**Результаты анализа соответствий.** Проведенные нами типы анализа лучше показывают влияние на разнообразие лягушек «простых» признаков, наподобие климатических условий или альтернативных особенностей местообитания (есть какое-то качество или его нет). Для оценки связи разнообразия лягушек с такими особенностями местообитаний, как тип местности или тип растительности (т.е. признаков, принимающих много относительно плохо ранжируе-

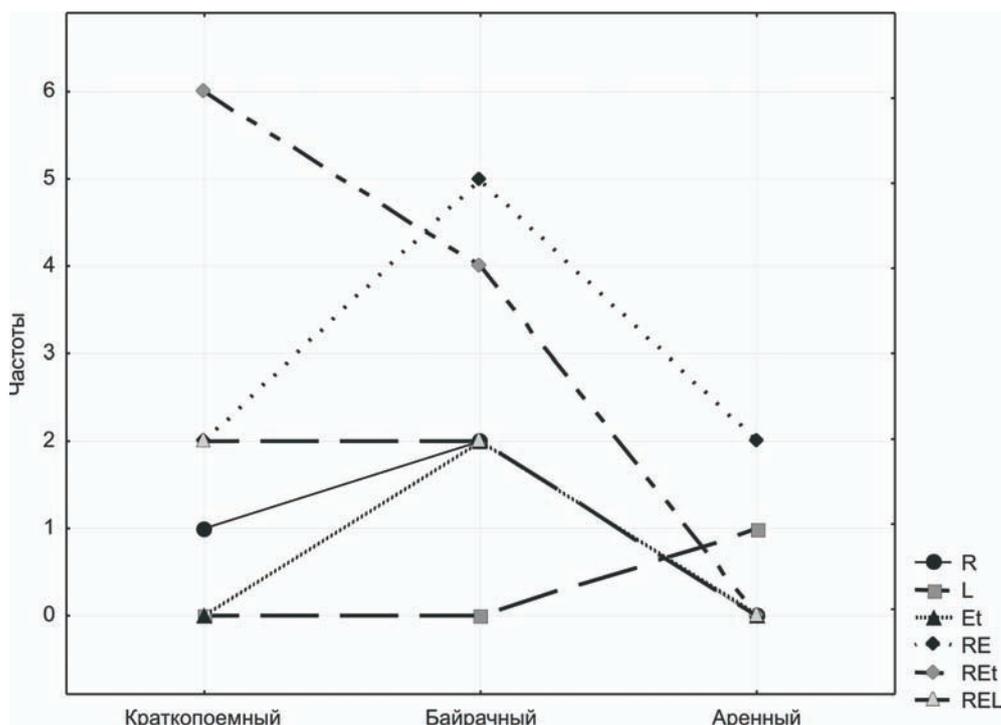


Рис. 2. Связь типов популяционных систем лягушек, зарегистрированных на нересте, с основными комплексами растительности

мых качественных состояний), более показательные результаты может дать анализ соответствий [5].

Как ни удивительно, анализ таблиц сопряженности не показал значимого соответствия между популяционными системами лягушек, и некоторыми из характеристик местообитания, которые кажутся существенными в ходе полевых исследований. Примером этого может быть связь типов популяционных систем лягушек, зарегистрированных на нересте в отдельных местообитаниях, и комплексами растительности, характерными для этих местообитаний (рис. 2)

На рис. 2 видна достаточно характерная с точки зрения экологической специфичности отдельных форм лягушек связь типов популяционных систем с местообитаниями. Однако эта взаимосвязь не явля-

ется значимой. В табл. 4 приведены эмпирические и расчетные ожидаемые частоты сочетаний двух переменных. Ожидаемые частоты получены на основании предположения, что две рассматриваемые переменные никак не связаны. При сравнении эмпирического и ожидаемого распределений ( $\chi^2 = 15,98$ , 10 степеней свободы) разница между ними оказывается недостаточно значимой ( $p = 0,1002$ ).

Аналогичные результаты получены при исследовании характера взаимосвязи типов популяционных систем с типами водоема ( $\chi^2 = 34,09$ ; 25 степеней свободы;  $p = 0,106$ ) и типами наземных местообитаний ( $\chi^2 = 24,89$ ; 20 степеней свободы;  $p = 0,206$ ). Значимой оказывается лишь связь типов популяционных систем и типов растительности ( $\chi^2 = 56,56$ ; 35 степеней свободы;  $p = 0,012$ ), показанная на рис. 3.

Таблица 4. Связь типов популяционных систем зеленых лягушек с основными комплексами растительности (помимо эмпирических указаны ожидаемые частоты, рассчитанные на основании гипотезы об отсутствии связи между двумя рассмотренными признаками)

	Количество случаев (зарегистрированное / ожидаемое)			
	Краткопоемный	Байрачный	Аренный	Всего
R	1 / 1,14	2 / 1,55	0 / 0,31	3
L	0 / 0,38	0 / 0,52	1 / 0,10	1
Et	0 / 0,76	2 / 1,03	0 / 0,21	2
RE	2 / 3,41	5 / 4,66	2 / 0,93	9
REt	6 / 3,79	4 / 5,17	0 / 1,03	10
REL	2 / 1,52	2 / 2,07	0 / 0,41	4
Всего	11	15	3	29

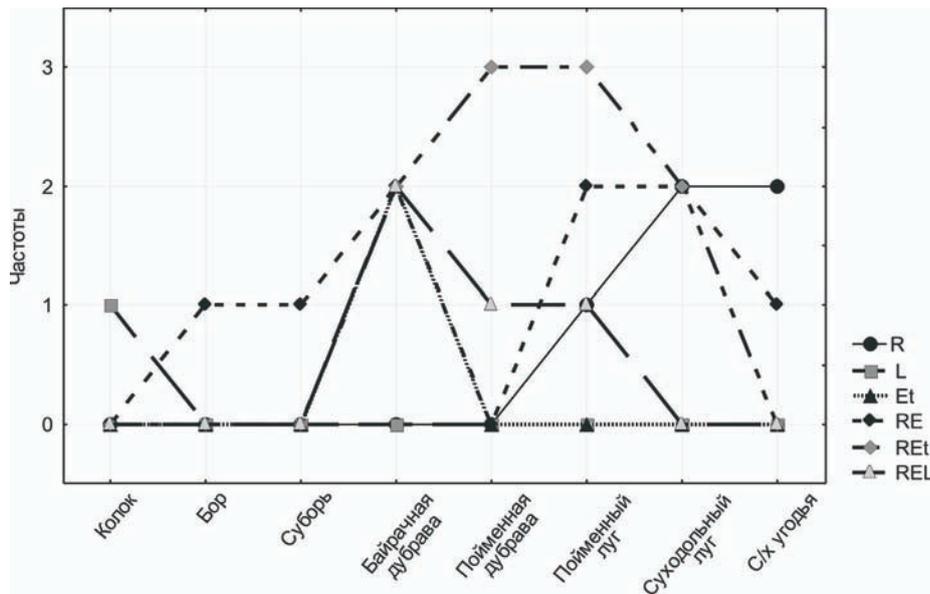


Рис. 3. Распределение популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex по основным типам наземной растительности.

**Обсуждение.** Описанные результаты показывают, что биоразнообразие популяционных систем лягушек в значительной степени зависит от биоразнообразия населенных ими местообитаний. Сам факт возможности существования популяционных систем, состоящих из совместно размножающихся особей, которые принадлежат к разным видам и разным формам гибридов, является следствием цитогенетических особенностей лягушек: гемиклонального наследования, полиплоидизации. В то же время разные варианты состава популяционных систем реализуются в конкретных условиях, в связи с водоемами, отличающимися по своему положению и свойствам.

Важным результатом нашего анализа стала демонстрация того, что едва ли не главным фактором, определяющим состав популяционных систем лягушек, является принадлежность их местообитания к тому или иному бассейну реки, каждый из которых характеризуется своим набором встречающихся в нем популяционных систем.

Можно рассмотреть две гипотезы, объясняющие различие состава популяционных систем в бассейнах Днепра и Дона. Во-первых, оно может быть результатом того, что расселение тех или иных форм лягушек (или *P. lessonae* из бассейна Днепра в юго-восточном направлении, или формы *P. esculentus*, производящей диплоидные гаметы и приводящей к появлению триплоидов, из бассейна Северского Донца в направлении северо-запада, или обоих этих процессов) остановилось на водоразделе бассейнов. Видимо, для тесно связанных с водоемами зеленых

лягушек водоразделы крупных рек являются труднопреодолимыми препятствиями. Во-вторых, разница в составе популяционных систем между двумя регионами может быть связана с тем, что в каждом из них присутствовали все исходные формы лягушек, но их развитие в двух разных случаях привело к формированию двух различных наборов форм, способных к устойчивому сосуществованию. Во втором случае совпадение регионов, отличающихся по фауне лягушек, с бассейнами рек представляется крайне маловероятным. Имеющиеся в настоящее время данные свидетельствуют в пользу первой гипотезы. Для ее проверки необходимо дальнейшее исследование местообитаний, находящихся вблизи линии водораздела, а также относительно изолированных местообитаний в бассейнах обеих рек.

Внутри каждого из бассейнов существенными факторами, влияющими на состав популяционных систем лягушек, являются в первую очередь особенности растительности и характер антропогенного воздействия. Чувствительность лягушек к последствиям человеческой деятельности означает необходимость контроля их разнообразия в измененных местообитаниях и важность мероприятий по сохранению как их отдельных форм, так и уязвимых типов их популяционных систем.

Авторы выражают искреннюю благодарность их российским коллегам, С. Н. Литвинчуку, Ю. М. Розанову, Л. Я. Боркину и Г. А. Ладе, за помощь в идентификации зеленых лягушек. Работа выполнена при поддержке совместного гранта ГФФИ Украины и РФФИ (Россия).

ЛІТЕРАТУРА

1. Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. (2005) Матеріали І конференції Українського Герпетологічного Тов-ва — Киев, Зоомузей ННПМ НАНУ. — С. 23–26.
2. Екологічний атлас Харківської області. — Харьков, МОНОАП–Майдан, 2001. — 80 с.
3. Коршунов А. В. (2009) Zoocenosis-2009. — Дніпропетровськ, ДНУ, 270–273.
4. Лада Г. А. (1995) Флора и фауна Черноземья. — Тамбов, 88—109.
5. Халафян А. А. Statistica 6. Статистический анализ данных. — Москва, ООО «Бином-Пресс», 2007. — 512 с.
6. Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазепа Г. А. (2006) Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — Випуск 3 (№ 729), 208–220.
7. Шабанов Д. А., Коршунов О. В., Кравченко М. О. (2009) Біологія та валеологія, 11, 164–125.
8. Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. (2004) Russian Journal of Herpetology, 11, 3, 194–213.
9. Frost D. R., Grant T., Faivovich J. N., Bain R. H., Haas A., Haddad C. L. F. B., De Sa R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C. (2006). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 297. — 370 p.
10. Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. — 161 с.
11. Uzzell T.M., Berger L. (1975) Proc. Acad. nat. Sci. Phila., 127, 13-24.

**Екологічні фактори, що впливають на розповсюдження представників *Pelophylax esculentus* complex в Харківській області**

**О. В. Коршунов<sup>1</sup>, Д. А. Шабанов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Науково-дослідний інститут біології Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна; alexeykorshunov@gmail.com

<sup>2</sup>Кафедра зоології і екології тварин Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна; d.a.shabanov@gmail.com, пл. Свободи, 4, 61077 Харків, Україна

Вивчено особливості 36 місцеперебувань популяційних систем зелених жаб (гібридогенного комплексу *Pelophylax esculentus*) в Харківській області. Досліджували, які характеристики місцеперебувань визначають склад популяційних систем жаб. Приведено результати кореляційного, канонічного аналізів і аналізу відповідностей. Показано, що більше за 90 % різноманіття популяційних систем жаб може бути описано як наслідок різноманіття місцеперебувань. Важливішими по впливу на жаб факторами є географічні (басейн Дону або Сіверського Донця) і макрокліматичні, а також особливості місцеперебувань, що пов'язані з типом рослинності і антропогенним впливом. Вірогідно, відмінність між фаунами жаб басейнів двох названих річок є наслідком історії їх розселення по території досліджень.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: зелені жаби, *Pelophylax esculentus* complex, *Pelophylax lessonae*, *Pelophylax ridibundus*, популяційні системи, триплоїди, гібридизація, місцеперебування.

**Environmental factors affecting the distribution of water frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in Kharkiv region**

**A. V. Korshunov 1, D. A. Shabanov 2**

<sup>1</sup>Research Institute of Biology of V.N. Karazin Kharkiv National University; alexeykorshunov@gmail.com

<sup>2</sup>Zoology and Animal Ecology Department of V.N. Karazin Kharkiv National University; d.a.shabanov@gmail.com  
4, pl. Svobody, 61077 Kharkiv, Ukraine

The characteristics of 36 habitats of population systems of water frogs (hybridogeneous complex *Pelophylax esculentus*) in the Kharkov region were studied. Relation between habitat characteristics and the composition of frog population systems was investigated. The results of correlation, canonical analysis and correspondence analysis are presented. It was shown that over 90 % of the diversity of frog population systems could be described as a consequence of habitat diversity. Geographical factors (the basin of the Don or of the Seversky Donets) and macro-climate, as well as habitat features associated with the type of vegetation and antropic impact have the strongest influence on water frogs. The difference between the faunas of water frogs between the basins of two studied rivers might be a consequence of the history of their settlement and spreading in the area.

KEY WORDS: water frogs, *Pelophylax esculentus* complex, *Pelophylax lessonae*, *Pelophylax ridibundus*, population systems, triploids, hybridization, habitats.