

УДК: 597.851(477.54)

**Экологические особенности биотопического распределения представителей *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области**

**А.В.Коршунов**

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)  
alexey\_korshunov@list.ru*

Изучено распространение отдельных видов комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) и их популяционных систем в Харьковской области. Для характеристики наземных местообитаний использована классификация степных лесов А.Л.Бельгарда. Показано, что на распространение прудовой (*P. lessonae*) и съедобной (*P. esculentus*) лягушек значительное влияние оказывает тип наземных местообитаний. Весь жизненный цикл озерной лягушки (*P. ridibundus*) связан с водоемами, а от типа наземных местообитаний зависит способность этого вида к расселению. Установлены основные закономерности распределения популяционных систем зеленых лягушек; показаны их отличия для водоемов, относящихся к бассейнам Днепра и Дона.

Ключевые слова: *Pelophylax esculentus* complex, тип местности, тип местообитания, биотопическое распределение, популяционные системы.

**Введение**

По современным представлениям комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) включает в себя три вида: озерную (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), прудовую (*Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882)) и съедобную (*Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758)) лягушек. *Pelophylax esculentus* является гибридом озерной и прудовой лягушек. Для комплекса характерны особые механизмы воспроизводства, которые включают гибридизацию, гемиклональное наследование и разнообразие типов популяционных систем (Günther, 1990; Plötner, 2005), что позволяет рассматривать его как одну из моделей сетчатого видообразования у позвоночных животных (Боркин, Даревский, 1980).

Систематическое положение представителей этого комплекса за последние 150 лет неоднократно пересматривалось. В 60-х годах XX века польский гидробиолог Лешек Бергер (Berger, 1964) провел эксперименты по скрещиванию зеленых лягушек. Было установлено, что при скрещивании озерных (*P. ridibundus*) и прудовых лягушек (*P. lessonae*) все потомство состоит из съедобных лягушек (*P. esculentus*). При возвратном скрещивании таких гибридов с родителями не произошло ожидаемого менделевского расщепления, и все потомство состояло исключительно из таких же гибридов (Berger, 1964, 1967). Объяснил этот феномен австрийский зоолог Хейнц Тюннер (Tunper, 1973), который выдвинул гипотезу об элиминации (удалении) генома одного из родителей в ходе гаметогенеза по аналогии с американскими рыбами семейства *Poeciliopsis* и хвостатыми амфибиями семейства *Ambystomatidae*. Позже он подтвердил эту гипотезу методом электрофореза белков.

В связи с особым типом воспроизводства, в котором участвуют несколько видов, группы размножения зеленых лягушек называют популяционными системами (Лада, 1995; Plötner, 2005; Шабанов и др., 2006). Их принято сокращенно обозначать по первой латинской букве видового названия. Среди них выделяют R – чистые популяции *P. ridibundus*, L – чистые популяции *P. lessonae*, E – чистые популяции, состоящие исключительно из особей *P. esculentus*, а также смешанные популяционные системы – LE, RE, REL, RL. Среди гибридов в некоторых популяционных системах значительный процент могут составлять триплоиды *P. esculentus* с геномным набором RRL или RLL. В этом случае при обозначении типа популяционной системы к букве E принято добавлять «t», что означает наличие триплоидов (Plötner, 2005). Важным параметром классификации может служить тип производимых гибридными особями гамет и наличие или отсутствие особей с рекомбинантными геномами (Шабанов и др., 2006). Следует отметить, что понятие «популяционная система» должно применяться только к репродуктивным сообществам, в которых образование гибридов не ограничено первичными гибридизациями, а происходит гибридогенетически – путем возвратного скрещивания гибридных форм между собой или с особями родительского вида (Plötner, 2005).

Одним из актуальных направлений исследования гибридогенного комплекса зеленых лягушек является определение экологических предпочтений при выборе местообитаний его представителями. Многие сообщения, касающиеся экологических особенностей зеленых лягушек, относятся к недостаточно корректно определенным их видам. Причина этого в том, что надежное определение

зеленых лягушек, особенно в популяционных системах, где встречаются триплоидные гибриды, зачастую оказывается невозможным (Лада, 1995; Ананьева и др., 1998; Plötner, 2005). Описание биотопов и водоемов каждый автор приводит по-разному, часто указывая лишь тип местности, в котором расположен водоем.

В Харьковской области с 2002 года интенсивно исследуется своеобразный центр разнообразия *Pelophylax esculentus* complex, расположенный в верхнем течении реки Северский Донец (Borkin et al., 2004; Боркин и др., 2005; Шабанов и др., 2006). Харьковская область расположена на северо-востоке Украины, в пределах водораздела бассейнов Дона и Днепра. Территория области расположена в пределах лесостепной и степной природных зон. Граница лесостепной и степной зон проходит по линии Красноград – Балаклея – Купянск – р. Оскол (Фізична географія ..., 1982). Таким образом, северная и северо-западная части области находятся в лесостепной зоне, которая вклинивается по долине реки Северский Донец в степную зону до уровня г. Изюм. В этих условиях *P. lessonae* и *P. esculentus* находятся на краю своих ареалов и привязаны к поймам крупных рек с прилегающими лесными массивами (Коршунов, 2007, 2008).

Цель данной работы – установить связь обитающих в Харьковской области представителей *Pelophylax esculentus* complex с типом наземных местообитаний, а также связанное с этим распределение по типам местности популяционных систем зеленых лягушек. Учитывая расположение региона исследований в лесостепной и степной природных зонах, в работе использовали классификацию местообитаний, разработанную А.Л.Бельгардом для степных лесов (Бельгард, 1971).

#### Объекты и методы исследований

По данным наиболее крупной сводки по рассматриваемой группе животных (Plötner, 2005), озерная лягушка (*P. ridibundus*) придерживается водоемов, имеющих богатую растительность и хотя бы в некоторых местах освещаемых солнцем. Степень обогащения воды кислородом является определяющим фактором при заселении водоема (Tunnger, Nopp, 1979; Plötner, 2005). При этом на юге ареала озерные лягушки используют более широкий спектр водоемов, включая лесные и эфемерные (Günther, 1990).

В Центральной и Восточной Европе озерные лягушки предпочитают открытые ландшафты и избегают территорий, покрытых лесом (Лада, 1995). В Центральной Европе они в наибольшей мере концентрируются по берегам рек, что, возможно, прямо связано с высокой чувствительностью к пониженной концентрации кислорода (Günther, 1990; Borkin et al., 2002). По последним данным, озерные лягушки зимуют исключительно в воде (Plötner, 2005). Недостаток кислорода в воде во время зимовки приводит к высокой смертности в популяции вплоть до полного ее угасания (Berger, 1982).

Прудовые лягушки (*P. lessonae*) в Центральной Европе заселяют водоемы с богатой водной растительностью – болота, мелкие лесные пруды, канавы, поймы рек и заливные луга. Крупных водоемов (озер, водохранилищ) избегают (Rybacki, Berger, 1994; Günther, 1996). По данным Heut et Raerke (Heut, Raerke, 1978), оптимальный pH около 5,5, при этом данный вид часто использует водоемы с более высоким показателем pH, например, при кормовых миграциях (Heut, 1974).

После нереста прудовая лягушка переходит к жизни на суше во влажных местообитаниях (Бергер, 1976, Günther, 1996), зимует на суше, закапываясь в почву (Holenweg, Reyer, 2000). Места нереста могут быть значительно, до 15 км, отдалены от мест зимовки (Tunnger, 1992).

Съедобная лягушка (*P. esculentus*) заселяет широкий спектр биотопов. Это канавы, реки с медленным течением, озера и пруды, и даже отмечена в водоемах с солоноватой водой (Günther, 1996). По данным Плётнера (Plötner, 2005), оптимальными водоемами для этого вида являются частично затененные водоемы с развитой водной и околотовной растительностью. После нереста *Pelophylax esculentus* держится около водоемов, но некоторые особи могут на длительное время переходить к наземному образу жизни. Зимовка может проходить как на суше, так и в воде (Berger, 1970; Лада, 1995). *P. esculentus* отличается большой склонностью к миграциям и принадлежит к амфибиям, которые первыми заселяют вновь образовавшиеся водоемы (Günther, 1968; Tunnger, 1992; Лада, 1995). Таким образом, *P. esculentus* проявляет большую экологическую пластичность.

Выборки зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) собраны в полевые сезоны (апрель–сентябрь) 2002–2007 гг. в различных местообитаниях всех типов местности, характерных для изучаемого региона. Собрано 152 выборки, включающие более 1500 особей. При сборе лягушек проводилось их первичное определение по комплексу морфологических признаков (Лада, 1995; Шабанов и др., 2006). Результаты такого определения для большинства изученных особей подтверждались с помощью биохимических методов – проточной ДНК-цитометрии (в Институте цитологии РАН С.Н.Литвинчуком и Ю.М.Розановым) и электрофореза белков (в Институте зоологии НАН Украины С.Ю.Морозовым-Леоновым). Указанные методы дают одинаково надежные результаты.

Все особи, результат определения которых не подтверждался биохимически, принадлежали к надежно распознаваемым по внешней морфологии родительским видам изучаемого гибридогенного комплекса.

Суть метода проточной ДНК-цитометрии заключается в измерении содержания ДНК в эритроцитах и сперматозоидах лягушек. Размер генома у *P. ridibundus* на 16% больше, чем у *P. lessonae*, и на 8% превышает таковой у *P. esculentus*, причем ошибка измерения содержания ДНК не превышает 2%. Этот метод позволяет не только точно установить, к какому виду относится исследуемый экземпляр, но и определить ploидность (Боркин и др., 1987; Vinogradov et al., 1990; Лада, 1995; Borkin et al., 2004).

Идентификация видовой принадлежности методом электрофореза белков проводилась путем анализа видоспецифичных белков: В-субъединицы лактатдегидрогеназы (Ldh-B), митохондриальной формы аспартатаминотрансферазы (mAat), альбумина (Alb) и эстеразы (Es-5) (Межжерин, Песков, 1992; Межжерин и др., 2007).

Определение типа популяционных систем проводили только во время нереста, так как, по нашим данным (Коршунов, 2008), представители комплекса *Pelophylax esculentus*, обитающие в водоеме летом и осенью, в период размножения могут не принимать участия в нересте.

Тип местообитания, окружающего водоем, определяли по типологии А.Л.Бельгарда, разработанной для степных лесов (Бельгард, 1950, 1971). Согласно этой типологии различают 8 типов гиротопов, а также поемные и внепоемные леса с различной степенью трофности и засоления почвы (Бельгард, 1971).

### **Результаты и обсуждение**

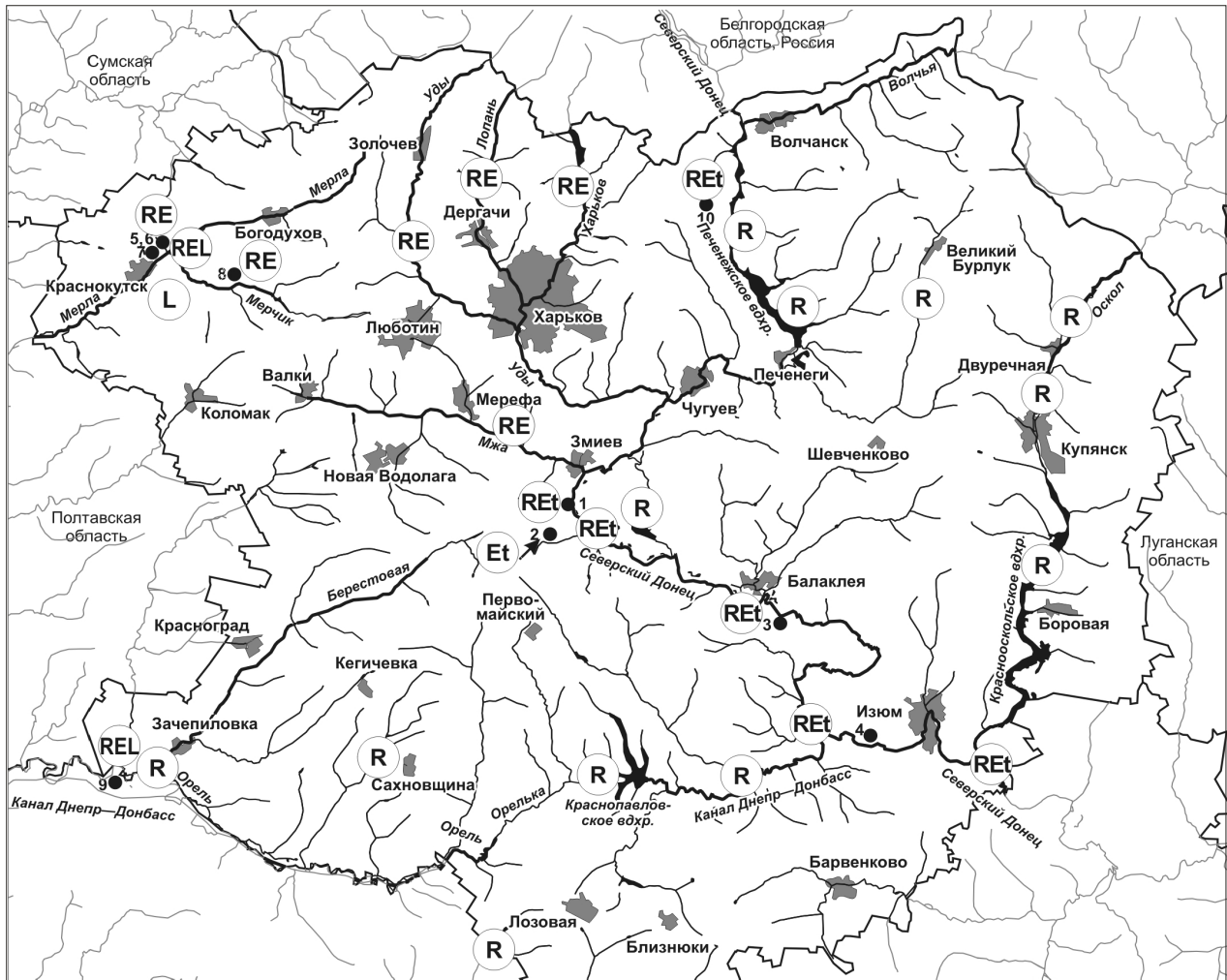
#### Географическое распространение популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex

По результатам исследований распространения представителей *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области составлена карта географического распределения популяционных систем, показанная на рис. 1.

С долинами рек, относящихся к бассейну Днепра (Мерла, Мерчик, Орель), связаны популяционные системы R-, L-, RE- и REL-типа. R-системы характерны для открытых участков рек Орель, Мерла и Мерчик, а также для связанных с ними открытых прудов и водохранилищ. Часто это подвергшиеся антропогенной трансформации местообитания, расположенные возле крупных населенных пунктов. L-системы характерны для местообитаний на борových террасах. Популяционные системы REL-типа формируются в пойменных местообитаниях. Они широко распространены в поймах рек Мерла и Мерчик, а в пойме реки Орель редки. В балочных прудах, расположенных по правому берегу рек Мерла и Мерчик, обитают популяционные системы RE-типа.

В долинах рек бассейна Дона (Северский Донец и его притоки) распространены популяционные системы R-, RE-, и REt-типа. В долинах притоков Северского Донца (реки Лопань, Харьков, Уды, Мжа) характерны популяционные системы R- и RE-типа. R-тип характерен для открытых, часто антропогенно трансформированных участков, а также для водохранилищ, созданных на этих реках. RE-системы отмечены в пойменных водоемах, связанных с рекой прудах и в водоемах на боровой террасе. В верхнем течении реки Северский Донец нами отмечено наибольшее разнообразие популяционных систем зеленых лягушек (Borkin et al., 2004; Боркин и др., 2005; Шабанов и др., 2006). Для долины этой реки характерны популяционные системы R-, RE-, REt- и Et-типа. Популяционные системы R-типа отмечены по руслу реки, в некоторых старицах и в Печенежском водохранилище. RE- и REt-системы отмечены в пойменных водоемах (старицы, временные водоемы), прудах в балках по правому берегу реки, а также в водоемах на боровой террасе. Популяционная система Et-типа отмечена только в пруду Добрик в окрестностях села Великая Гомольша Змиевского района. Это уникальный тип популяционной системы, состоящей исключительно из особей *Pelophylax esculentus* (Коршунов, 2007).

Для малых рек на юге Харьковской области (Богатая, Бритай, Берека, Орелька), протекающих в степной природной зоне, а также для канала Днепр-Донбасс, характерны популяционные системы R-типа. Этот тип систем также распространен во всех крупных и средних водохранилищах Харьковской области, в озере Лиман и долине реки Оскол. Малые и средние реки, протекающие в северо-восточной части области в степной природной зоне (Великий Бурлук, Гнилица, Волосская Балаклея) также населяют только популяционные системы R-типа.



**Рис. 1. Карта распространения популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области**

Расположение упомянутых в тексте географических пунктов: Змиевской район: 1 – с. Гайдары, 2 – с. Великая Гомольша; Балаклейский район: 3 – с. Червоня Гусаровка; Изюмский район: 4 – с. Червоний Шахтер; Краснокутский район: 5 – с. Городнее, 6 – с. Козиевка, 7 – с. Основинцы; Богодуховский район: 8 – с. Шаровка; Зачепиловский район: 9 – с. Заречное; Волчанский район: 10 – с. Жовтневе, с. Старица, с. Избицкое.

Распределение по типам местности и биотопическая приуроченность популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex

В долинах рек западной части области, относящихся к бассейну Днепра, в состав популяционных систем часто входит *P. lessonae*. В пойме реки Орель, протекающей в степной зоне, в большинстве географических пунктов отмечена *P. ridibundus*. Но в некоторых припойменных биотопах массово встречается *P. lessonae*. Одним из таких мест является урочище «Орчик», расположенное в окрестностях села Заречное Зачепиловского р-на. В этом пункте отмечены все представители комплекса *Pelophylax esculentus* (Лисецкий и др., 1982; Ведмедеря, 1984; Коршунов, 2008). *P. lessonae* занимает отдаленные от реки старицы, окруженные пойменными дубравами. В них также отмечены *P. ridibundus* и *P. esculentus*, последняя малочисленна. В нерестовых котлах присутствуют все три вида лягушек. Самцы *P. lessonae* в таких брачных скоплениях самые многочисленные и агрессивные. Мы наблюдали несколько пар из ♂ *P. lessonae* × ♀ *P. ridibundus*. В старицах и болотах, расположенных рядом с рекой, также обитают все три вида, но в этих водоемах преобладает *P. ridibundus*. Возможно, *P. lessonae* и *P. esculentus* избегают болот, расположенных вблизи реки, так как после строительства канала Днепр-Донбасс на некоторых участках поймы наблюдаются процессы засоления. Такие водоемы *P. ridibundus* использует как кормовые станции, а нерестится в заливах реки, проточных старицах или в отдаленных от реки болотах в пойменном лесу совместно с *P. lessonae* и *P. esculentus*.



Все три види зелених лягушек обитают в поймах рек Мерла и Мерчик в Краснокутском и Богодуховском районах. *P. ridibundus* отмечена по берегам рек. В старицах, заросших мелиоративных каналах и каналах бобровых поселений, окруженных ольсами и сырыми пойменными дубравами, обитает *P. lessonae*. Там же мы изредка находили *P. esculentus*. В озерах и сфагновых болотах березовых колков в бору обитают чистые популяции *P. lessonae*, отмеченные еще Ведмедерей (Ведмедеря, 1984). В прудах, расположенных в балках по правому берегу рек Мерла (села Городнее, Козиевка, Основинцы) и Мерчик (село Шаровка) обитают только популяционные системы RE-типа. Вероятно, *P. lessonae* избегает эти пруды в связи с резким переходом от ультрагигрофильных местообитаний по берегу пруда к гигромезофильной паклено-ясеновой дубраве с широколиственным травяным покровом. В условиях летней засухи этот тип местообитания не может обеспечить экологические потребности этого влаголюбивого вида. По нашим данным, *P. lessonae* находит подходящие условия для жизни только в биотопах интразональных комплексов – поймах и березовых колках на боровой террасе (Коршунов, Зиненко, 2006).

В верхнем течении реки Северский Донец обитают *P. ridibundus*, а также диплоидные и триплоидные *P. esculentus*. Для этого региона характерны популяционные системы R-, RE- и REt-типа. В пойме реки Северский Донец, в окрестностях села Гайдары Змиевского района, *P. ridibundus* занимает берега реки, заливы и старицы, соединенные с рекой. Там же проходит нерест. В этих местах встречается и *P. esculentus*, используя их как кормовые станции. Во время нереста *P. esculentus* собирается в старицах и больших временных водоемах, отдаленных от реки. В нерестовых котлах присутствуют самцы и самки *P. ridibundus*, а *P. esculentus* представлена в основном ди- и триплоидными самцами. По нашим данным (Коршунов, 2005), в таких нерестовых группах самцы *P. ridibundus* практически не имеют возможности спаривания вследствие более высокой агрессивности самцов *P. esculentus*. Такие же нерестовые скопления мы наблюдали в окрестностях села Червоная Гусаровка Балаклейского района и села Червоный Шахтер Изюмского района.

Для прудов, расположенных в балках по правому берегу реки Северский Донец в окрестностях села Гайдары Змиевского района, характерны популяционные системы RE- и REt-типа. В Коряковом яру расположен небольшой, сильно заросший пруд, окруженный вязо-ясеновой дубравой с крупнотравьем. На нересте в нем преобладают ди- и триплоидные самцы *P. esculentus*, встречаются самки *P. ridibundus*. Самцы *P. ridibundus* и самки *P. esculentus* в этом пруду весьма редки. В Иськовом пруду, значительно отдаленном от реки, обитает популяционная система RE-типа. Вероятно, это особый тип RE-системы, где в размножении участвует большое количество самцов диплоидной *P. esculentus* и всего несколько самок *P. ridibundus* (Коршунов, 2005; Шабанов и др., 2006). Такие же популяционные системы обнаруживаются в боровых озерах около города Мерефа. Самки *P. ridibundus* привлекаются в эти водоемы только во время нереста самцами *P. esculentus*.

В окрестностях села Великая Гомольша Змиевского района в пруду Добрик обнаружена чистая популяционная система Et-типа. Этот водоем расположен в низовье балки, выходящей в пойму реки Гомольша. Окружен вязо-ясеновой дубравой с сырым крупнотравьем. Вне сезона размножения в нем присутствует *P. ridibundus*, однако на нересте они не отмечены. Группы размножения состоят только из диплоидных и триплоидных особей *P. esculentus*.

Заслуживает внимания REt-система, обнаруженная в 2007 году в окрестностях села Жовтневе Волчанского района в пруду на правом берегу реки Северский Донец. *P. esculentus* здесь преобладает, причем представлена обоими полами. На нересте были отмечены десятки пар *P. esculentus* × *P. esculentus* и несколько пар *P. esculentus* × *P. ridibundus*. Также популяционные системы этого типа отмечены в прудах около сел Старица и Избицкое Волчанского района.

В поймах рек бассейна Северского Донца (Харьков, Лопань, Уды, Мжа, Большая Бабка) отмечены популяционные системы R- и RE-типа. RE-системы характерны для стариц и болот, окруженных пойменным лугом или пойменными дубравами, а также отмечены в лесных прудах, окруженных вязо-ясеновой дубравой с сырым крупнотравьем, соединенных с этими реками. В местах с сильной антропогенной нагрузкой, где сведены леса, обитают только *P. ridibundus*.

Реки на юге области, например Богатая (Сахновщанский район) и Брита (Лозовской район), а также канал Днепр-Донбасс, населены только *P. ridibundus*. Также чистые популяционные системы *P. ridibundus* обитают в Печенежском (река Северский Донец), Краснопавловском (канал Днепр-Донбасс) и Краснооскольском (река Оскол) водохранилищах. Более мелкие водохранилища и большие пруды также населены только *P. ridibundus*. Также этот тип популяционной системы характерен для реки Оскол.

Таким образом, в Харьковской области зарегистрировано большинство известных типов популяционных систем зеленых лягушек – R, L, Et, RE, REt и REL. На изученной территории не отмечены лишь популяционные системы RL-, LE- и E-типа. Особый интерес представляет редкий REt-тип, не характерный для большей части ареала *Pelophylax esculentus* complex.

Долины рек бассейнов Днепра и Дона населены различными по структуре популяционными системами. В долинах рек бассейна Днепра распространены популяционные системы R-, REL-, L- и, изредка, RE-типа, *P. esculentus* представлена двумя полами, без триплоидных особей. В популяционных системах REL-типа *P. esculentus* малочисленна. В долинах Северского Донца и его притоков это популяционные системы R-, RE-, REt- и Et-типа (REt и Et характерны только для долины Северского Донца), *P. esculentus* может быть представлена одним или двумя полами.

#### Экологические предпочтения представителей *Pelophylax esculentus* complex

При исследовании популяционных систем зеленых лягушек было установлено, что все виды *Pelophylax esculentus* complex связаны с водоемами во время нереста, однако в дальнейшем каждый вид проявляет свои экологические предпочтения.

Наиболее требовательна к типу наземных местообитаний, окружающих водоем, прудовая лягушка (*P. lessonae*). В Харьковской области этот вид связан с поймами рек бассейна Днепра. В Краснокутском районе этот вид отмечен в понижениях на боровой террасе (кругликах) и мелиоративных каналах и болотах в пойме реки Мерла. Тип леса в кругликах – сосна со сфагнумом, по краям обычно березовый или (реже) осиновый коллок; в центре обычно располагается озеро, окруженное сфагновым болотом. Такие местообитания заселяет исключительно прудовая лягушка. В озерах проходит нерест, а прилегающие болота и колки используются как кормовые станции и места зимовок. В конце лета единичные особи прудовой лягушки зарегистрированы на берегах реки Мерла. В пойме Мерлы болота и мелиоративные каналы, в которых обитает прудовая лягушка, окружены ольсами с болотным или сырым крупнотравьем или вязо-ясеновой дубравой со снытью. Эти леса и пойменные луга используются лягушками как кормовые станции вне периода нереста.

Таким образом, *P. lessonae* тесно связана с ультрагигрофильными местообитаниями. Как кормовые станции этот вид может использовать гигрофильные и мезо-гигрофильные местообитания. Для наземного существования этого вида важно наличие относительно крупных лесных участков.

*P. lessonae* избегает прудов в балках, расположенных по правому берегу Мерлы. Вероятно, это связано с резким переходом от ультрагигрофильных местообитаний по берегу пруда к гигромезофильной паклено-ясеновой дубраве с широкотравьем. В условиях летней засухи такие местообитания не могут обеспечить экологические потребности влаголюбивых прудовых лягушек.

Несколько отличается распределение данного вида в окрестностях села Заречье Зачепиловского района. В пойме реки Орель прудовые лягушки придерживаются болот, окруженных ольсами с мокрым и сырым крупнотравьем, заливными лугами и, иногда, мезо-гигрофильными местообитаниями с пойменными дубравами. По нашим данным, кормовыми станциями прудовых лягушек чаще всего являются экотоны между пойменным лугом и перечисленными типами леса. Таким образом, данный вид придерживается ультрагигрофильных местообитаний, но при благоприятных условиях (в годы с большим количеством осадков или в продолжительные дождливые периоды) может также использовать гигрофильные и мезогигрофильные местообитания. Прудовые лягушки избегают пойменных болот с признаками засоления; такие водоемы населяют лишь озерные лягушки.

Интересной является находка *P. lessonae* в озере Капинерное, которое расположено в пойме реки Орель около села Заречное. Озеро окружено со всех сторон пойменным лугом. Расстояние до ближайшего леса от озера около 700 м. В этом месте лягушки используют луг как кормовую станцию в течение всего лета и покидают его только осенью, уходя на зимовку. Возможно, благоприятные условия здесь обеспечивают болотное крупнотравье и подходящие близко грунтовые воды, которые подпитывают озеро и заболоченные участки луга в течение лета.

В реках бассейна Дона *P. lessonae* не отмечена.

Озерная лягушка (*P. ridibundus*), как наиболее связанный с водоемами вид, отмечена во всех регионах области. Это самый распространенный и многочисленный вид зеленых лягушек. Предпочитает крупные открытые водоемы с зарослями водной растительности. Кормовыми станциями, в отличие от прудовой лягушки, являются прибрежная часть водоема и узкая полоса берега, поэтому тип местообитания, примыкающего к водоему, для экологических потребностей озерных лягушек не существенен. Этим объясняются проникновение озерной лягушки на юг и находки её в таком водоеме, как канал Днепр–Донбасс, в значительной части окруженном пашней и степными участками. Зимовка озерных лягушек проходит в воде, поэтому решающее значение при выборе водоема имеет его кислородный режим. Установлено, что *P. ridibundus* избегает водоемов на боровой террасе и небольших пойменных болотистых водоемов, окруженных гигрофильными и ультрагигрофильными местообитаниями, но может использовать их как нерестовые станции в составе различных популяционных систем (Коршунов, 2005, 2007).

Тип наземных местообитаний определяет возможность успешного расселения *P. ridibundus* через плакор или арену. Для длительного передвижения озерных лягушек по суше важны станции

переживання – водоемы, характерные для влажноватых, влажных, сырых и мокрых местообитаний. Если водоем, в котором обитает озерная лягушка, окружен такими местообитаниями, ее расселение идет намного успешнее. Показано, что в окрестностях села Гайдары Змиевского района озерные лягушки каждый год поднимаются из поймы на плакор и заселяют пруды, в которых часто не переживают зиму (Коршунов, 2005). *P. ridibundus* неоднократно отмечался в различных водоемах антропогенного происхождения (лужи в колеях грунтовых дорог, копанки, большие лужи в понижениях на плакоре), отдаленных от ближайших пригодных для постоянной жизни этого вида водоемов на расстояние 1,5–2,5 км. Некоторые из этих водоемов использовались как станции переживания, а в некоторых озерные лягушки наблюдались до осени, но не встречались после зимовки. Возможно, осенью лягушки продолжили миграции к водоемам, более пригодным для зимовок, либо они не смогли пережить зимовку в водоемах с нестабильным кислородным режимом.

Съедобная лягушка (*P. esculentus*) в изучаемом регионе населяет местообитания, связанные с реками бассейнов Днепра и Дона. Отмечена во всех типах водоемов, окруженных влажноватыми, влажными, сырыми и мокрыми типами местообитаний. Наиболее характерные водоемы – старицы и заливы рек, окруженные пойменным лугом с болотным крупнотравьем и примыкающими мезогигрофильными и гигрофильными местообитаниями. В балках, выходящих к Северскому Донцу, она населяет пруды в мезогигрофильных местообитаниях с бересто-ясеновыми дубравами со снытью. В балках, выходящих к реке Мерле, иногда встречается в прудах в гигромезофильных местообитаниях с паклено-ясеновой дубравой с широколиственным травьем.

Установлено, что часть особей *P. esculentus* вне периода нереста остается в водоемах. Этот вид использует мокрые и сырые луга в пойме, а также заросшее водными растениями мелководье балочных прудов как кормовые станции. Часть особей ведет наземный способ жизни, проживая в лесах, окружающих места нереста. *P. esculentus* весьма склонен к миграциям. Летом каждого года мы находили лягушек в различных водоемах антропогенного происхождения (лужи в колеях грунтовых дорог, копанки, большие лужи в понижениях на плакоре), отдаленных от ближайших пригодных для постоянной жизни этого вида водоемов на расстояние 1,5–3 км. Зачастую такие водоемы окружены свежаватыми и свежими местообитаниями с характерными для этих местообитаний дубравами. Большинство из этих водоемов использовались как станции переживания, в некоторых съедобные лягушки наблюдались в течение всего года. По нашим наблюдениям, миграции в такие водоемы проходят в дождливый период. Неоднократно отмечались *P. esculentus*, передвигающиеся под дождем в места, отдаленных от ближайшего водоема более чем на 1 км. После окончания дождей и высыхания почвы лягушки распределяются по временным водоемам и могут жить в них продолжительное время (при благоприятных условиях – до конца года, уходя зимовать на сушу). В этих водоемах *P. esculentus* питаются летающими насекомыми, собирающимися в засуху у воды. Чаще всего это двукрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые и стрекозы.

Таким образом, в Харьковской области наиболее требовательна к местам обитания прудовая лягушка (*P. lessonae*). Съедобная лягушка (*P. esculentus*) использует более широкий спектр местообитаний, однако свежие и влажноватые местообитания используются реже и в подходящих влажностных условиях. Озерная лягушка (*P. ridibundus*) связана с крупными водоемами, где проводит при благоприятных условиях всю жизнь, однако, может использовать окружающие водоемы местообитания для нерестовых миграций, а также для расселения в новые водоемы. Наземные местообитания, используемые прудовыми и съедобными лягушками, показаны на рис. 2.



Установлено, что в поймах спектр местообитаний *P. esculentus* шире, чем в других типах местности. Вероятно, это связано с наличием в пойменных местообитаниях различных постоянных водоемов, поддерживающих влажность. В засушливые периоды *P. esculentus* использует экотопы по берегам водоемов как кормовые станции. В аренных борах и байрачных дубравах этот вид более привязан к водоемам, расположенным рядом с очерченными на рисунке местообитаниями. Возможны находки этого вида и в более сухих местообитаниях, но только во влажный период и в основном во время миграций к новым водоемам.

*P. lessonae* населяет только влажные, сырые и мокрые местообитания в пойме и на арене, а в байрачных местообитаниях отсутствует в связи с резким переходом от ультрагигрофильных местообитаний по берегу пруда к гигромезофильной паклено-ясеновой дубраве с широколиственным травьем. В условиях летней засухи такой тип местообитания не может обеспечить экологические потребности этого влаголюбивого вида.

Местообитания *P. ridibundus* не показаны на рис. 2, так как этот вид не покидает водоемы на продолжительное время. Во влажные периоды озерная лягушка может быть отмечена в различных местообитаниях при миграции к местам нереста или новым водоемам.

Увеличение минерализованности →

Экотопы поемности	Краткопоемные леса				Внепоемные леса							
	Трофотопы	Dc'	Dac'	Dn'	E'	Аренные леса			Байрачные леса			
Гигротопы						AB	B	C	Dc	Dac	Dn	E
Ксерофильные 0 сухие												
Мезоксерофильные 1 суховатые												
Ксеромезофильные 1-2 свежаватые	1. Липовая дубрава с ежой	1. Липо-ясеневая дубрава с пушистой оской 2. Липо-ясеневая дубрава с ежой	1. Бересто-ясеневая дубрава с ежой	1. Бересто-чернокленовый дубняк с ежой		1. Сосняк с вейником наземным 2. Березняк с вейником наземным	1. Дубо-сосняк с суховатым разнотравьем	1. Дубняк с вейником и ландышем	1. Липо-ясеневая дубрава с пушистой оской 2. Бересто-пакленовая дубрава с ежой	1. Бересто-ясеневая дубрава с ежой	1. Бересто-чернокленовый дубняк с фиалкой опушенной	1. Бересто-чернокленовый дубняк с фиалкой опушенной
Мезофильные 2 свежие	1. Липовая дубрава со звездчаткой	1. Липо-ясеневая дубрава со звездчаткой	1. Бересто-ясеневая дубрава с будрой	1. Бересто-чернокленовый дубняк с будрой		1. Сосняк с зелеными мхами	1. Дубо-сосняк с орляком	1. Сосно-дубняк со свежим разнотравьем	1. Липо-ильмовая дубрава со звездчаткой 2. Липо-грабовая дубрава со звездчаткой	1. Липовая дубрава со звездчаткой	1. Бересто-ясеневая дубрава с ежой	
Гигро-мезофильные 2-3 влажноватые	1. Липовая дубрава с широко-травьем	1. Липо-ясеневая дубрава с широко-травьем	1. Бересто-ясеневая дубрава с крапивой	1. Бересто-чернокленовый дубняк с ландышем					1. Липо-пакленовая дубрава с широко-травьем 2. Липо-ильмовая дубрава со звездчаткой	1. Липо-ясеневая дубрава с широко-травьем	1. Паклено-ясеневая дубрава с широко-травьем	
Мезогигрофильные 3 влажные	1. Липовая дубрава со снытью	1. Липо-ясеневая дубрава со снытью	1. Вязо-ясеневая дубрава со снытью			1. Сосняк с молинией 2. Березняк с молинией	1. Дубо-сосняк с молинией	1. Сосно-дубняк с молинией и снытью 2. Осинный дубняк с молинией и ландышем	1. Липо-ильмовая дубрава со снытью 2. Липо-грабовая дубрава со снытью	1. Липо-ясеневая дубрава со снытью	1. Бересто-ясеневая дубрава со снытью 2. Паклено-ясеневая дубрава со снытью	
Гигрофильные 4 сырые			1. Ольс с сырым крупно-травьем			1. Сосняк с вейником ланцето-листным	1. Березовый ольс с сырым крупно-травьем	1. Березовый ольс с сырым крупно-травьем			1. Вязо-ясеневая дубрава с сырым крупно-травьем 2. Вербняк с сырым крупно-травьем	
Ультрагигрофильные 5 мокрые			1. Ольс с болотным крупно-травьем			1. Сосняк со сфанумом					1. Ольс с болотным крупно-травьем	

 - местообитания населенные *Pelophylax lessonae*     
  - местообитания населенные *Pelophylax esculentus*

**Рис. 2. Местообитания, предпочитаемые *Pelophylax lessonae* и *Pelophylax esculentus* при переходе к наземному образу жизни. Классификация местообитаний дана по А.Л.Бельгарду (Бельгард, 1971)**

Таким образом, смешанные популяционные системы формируются только в местностях с разнообразными наземными местообитаниями – обычно это поймы рек с прилегающими лесными массивами, которые могут удовлетворить биологические потребности различных представителей *Pelophylax esculentus* complex.

Важным фактором для образования нерестовых агрегаций является наличие местообитаний, через которые идет миграция к нерестовому водоему после зимовки. Также тип наземного местообитания важен для расселения и кормовых миграций молоди всех представителей комплекса *Pelophylax esculentus*.

**Благодарности**

Автор выражает искреннюю благодарность А.И.Зиненко, Г.А.Мазепе, Д.А.Шабанову, Т.С.Фоменко за помощь в полевых исследованиях. Эта работа была бы невозможна без сотрудничества с Л.Я.Боркиным, Г.А.Ладой, С.Н.Литвинчуком, С.В.Межжериним, С.Ю.Морозовым-Леоновым и Ю.М.Розановым. Автор благодарит Ю.Г.Гамулю и А.Ю.Утевского за ценную критику и А.П.Травлеева за неоценимые консультации по типологии наземных местообитаний.

**Список литературы**

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. – М.: ABF, 1998. – 576с.  
 Бельгард А.Л. Лесная растительность Юго-Востока УССР. – К.: КГУ, 1950. – 264с.  
 Бельгард А.Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336с.  
 Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *R. esculenta* L. обыкновенным гибридом? // Экология. – М., 1976. – №2. – С. 37–43.  
 Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Pelophylax esculentus*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. М., 1987. – Т.295, №5. – С. 1261–1264.



- Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Ж. общ. биол. – М., 1980. – Т.41, №4. – С. 485–506.
- Боркин Л.Я., Зиненко А.И., Коршунов А.В. и др. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. – К.: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2005. – С. 23–26.
- Ведмедеря В.И. Некоторые данные о лягушках рода *Rana* в Харьковской области (по материалам Музея природы ХГУ) // Вестник Харьковского университета. – 1984. – Т.262. – С. 99–101.
- Коршунов А.В. Распространение и биотопическое распределение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области // Вопросы герпетологии: Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М.Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 198–203.
- Коршунов А.В. Биотопическое распределение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Тезисы IV Межд. научн. конф. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2007. – С. 376–378.
- Коршунов А.В. Существуют ли в Харьковской области чистые популяционные системы *Rana esculenta*? // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. – С. 363–365.
- Коршунов А.В., Зиненко А.И. Земноводные и пресмыкающиеся планируемого Национального Природного Парка «Слобожанский» // Материалы региональной конференции: «Животный мир: охрана и рациональное использование». – Харьков, ХНУ, 2006. – С. 54–57.
- Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. – Тамбов, 1995. – С. 88–109.
- Лисецкий А.С., Кривицкий И.А., Ведмедеря В.И. и др. Урочище «Орчик» – уникальный фаунистический комплекс Харьковщины // Вестн. Харьк. ун-та. – 1982. – Т.226. – С. 86–91.
- Межжерин С.В., Песков В.Н. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитология и генетика. – 1992. – Т.26, №1. – С. 43–48.
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Некрасова О.Д. и др. Эволюционно-генетические аспекты полуклонального воспроизводства гибридной формы *Rana kl. esculenta* (Amphibia, Ranidae) // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія. – 2007. – Вип.21. – С. 79–84.
- Фізична географія Української РСР / О.М.Маринич, А.І.Ланько, М.І.Щербань, П.Г.Шищенко. – Київ: Вища школа, 1982. – 208с.
- Шабанов Д.А., Зиненко А.И., Коршунов А.В. и др. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н.Каразіна. Серія: Біологія. – 2006. – Вип.3, №729. – С. 208–220.
- Berger L. Embryonal and larval development of F1-generation of green frogs different combinations // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1967. – Vol.12. – P. 123–160.
- Berger L. Hibernation of the European water frogs (*Rana esculenta* complex) // Zoologica Poloniae. – 1982. – Vol.29. – P. 57–72.
- Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? // Ann. Zool. PAN. – 1964. – Vol.22, №13. – P. 245–261.
- Berger L. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development // Ann. Zool. – 1970. – Vol.27. – P. 373–416.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Mannapova E.I. et al. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, central European Russia // Russian Journal of Herpetology. – 2002. – Vol.9. – P. 195–208.
- Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A. et al. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. – 2004. – Vol.11, №3. – P. 194–213.
- Günther R. Die Wasserfrösche Europas (*Anura* – Froschlurche). – Wittenberg, Lutherstadt: A.Ziemsen, 1990. – 288s.
- Günther R. Meiner Wasserfrosch – *Rana lessonae* Camerano, 1882 // In: Günther R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. – Jena (Fischer), 1996. – S. 475–489.
- Günther R. Morphologische und ökologische Untersuchungen zur Unterscheidung von *Rana esculenta* L. und *Rana ridibunda* Pall. // Zoologische Jahrbücher für Systematik und Ökologie der Tiere. – 1968. – Vol.95. – S. 229–264.
- Heym W.-D. Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der mittleren und nördlichen Niederlausitz // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin. – 1974. – Vol.50. – S. 263–285.
- Heym, W.-D., Paepke H.-J. Amphibien und Reptilien im Bezirk Cottbus // Natur und Landschaft im Bezirk

Cottbus. – 1978. – Vol.1. – S. 41–51.

Holenweg A.-K., Reyer H.-U. Hibernation behavior of *Rana lessonae* and *R. esculenta* in their natural habitat // *Oecologia*. – 2000. – Vol.123. – P. 41–47.

Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. – Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. – 161s.

Rybacki M., Berger L. Distribution and ecology of water frogs in Poland // *Zoologica Poloniae*. – 1994. – Vol.39. – P. 293–303.

Tunner H.G. Das Albumin und andere Bluteiweiße bei *Rana ridibunda* Pallas, *Rana lessonae* Camerano, *Rana esculenta* Linne und deren Hybriden // *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. – 1973. – Vol.11. – P. 219–233.

Tunner H.G. Locomotory behaviour in water frogs from Neusiedlersee (Austria, Hungari). 15 km migration of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta* // *Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the SAH: Budapest (Hungarian Natural History Museum)*. – 1992. – P. 449–452.

Tunner H.-G., Nopp H. Heterosis in the common European water frog // *Naturwissenschaften*. – 1979. – Vol.66. – P.268.

Vinogradov A.E., Borkin L.J., Gunther R., Rosanov J.M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // *Genome*. – 1990. – Vol.33. – P. 619–627.

**Екологічні особливості біотопічного розподілу представників *Pelophylax esculentus* complex в Харківській області**  
**О.В.Коршунов**

Вивчено розповсюдження окремих видів комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) та їх популяційних систем у Харківській області. Для характеристики наземних місцеперебувань використана класифікація степових лісів О.Л.Бельгарда. Показано, що тип наземних місцеперебувань значно впливає на розповсюдження ставкової (*P. lessonae*) та їстівної (*P. esculentus*) жаб. Життєвий цикл озерної жаби (*P. ridibundus*) пов'язаний з водоймами, а тип наземного місцеперебування має вплив на спроможність цього виду до розселення. Встановлені закономірності розподілу популяційних систем зелених жаб; показані їхні відмінності щодо водойм, що відносяться до басейнів річок Дніпро та Дон.

Ключові слова: *Pelophylax esculentus* complex, тип місцевості, тип місцеперебування, біотопічний розподіл, популяційні системи.

**Ecological patterns of biotopic distribution of *Pelophylax esculentus* complex in Kharkiv region**  
**A.V.Korshunov**

Spreading of both species of green frogs (*Pelophylax esculentus* complex) and their population systems in Kharkiv region has been studied. The classification of steppe forests by A.L.Belgard was used to characterize land habitats. A type of land habitats plays a great role for green frogs' distribution, especially of *P. lessonae* and *P. esculentus*. On the contrary, a whole lifecycle of *P. ridibundus* depends on water-bodies, although a type of their land habitats is also important, making an influence on its ability to settle new pools. The main patterns of the population systems distribution have been established and their difference for water bodies of the Dnieper and Don basins has been demonstrated.

Key words: *Pelophylax esculentus* complex, type of landscape, type of habitat, biotopic distribution, population systems.

---

**Представлено: Т.Ю.Маркіною**  
**Рекомендовано до друку: А.Ю.Утєвським**