

К ВОПРОСУ О СОСТОЯНИИ ИЗУЧЕННОСТИ КОМПЛЕКСА *PELOPHYLAX ESCULENTUS* (BERGER, 1970) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЕГО АРЕАЛА В ПРЕДЕЛАХ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2025

Маркелова Д.Р., Петрова В.В., Баженова Д.Э.

Череповецкий государственный университет (г. Череповец, Вологодская область, Российская Федерация)

Аннотация. В данной статье анализируется современное состояние изученности комплекса средневропейских зеленых лягушек в бассейне Верхней Волги. Кроме того, представлена краткая сводка результатов герпетологических исследований, характеристика и особенности распределения популяционных систем *Pelophylax esculentus* комплекса на территории Поволжья. Наиболее изученными оказались батрахокомплексы Среднего и Нижнего Поволжья, в то время как северо-западная и северная части Волжского бассейна остаются слабо исследованными. Приведенные в работе результаты молекулярно-генетического анализа по верификации видов *Pelophylax esculentus* complex в Верхневолжском районе, подтвердили наличие видов *P. lessonae* и *P. ridibundus*, а также выявили присутствие криптического вида озерной лягушки (*P. cf. bedriagae*) на южном побережье Рыбинского водохранилища. Этот факт свидетельствует о существовании на исследованных территориях популяционных систем зеленых лягушек RL-типа, а также расширяет зону симпатрии и вероятность гибридизации «западной» и «восточной» форм озерной лягушки в Поволжье до 58° с.ш. Полученные данные могут служить основой для понимания особенностей биологии видов *Pelophylax esculentus* комплекса, а также для углубления и детализации эволюционно-генетических процессов в периферических популяциях.

Ключевые слова: зеленые лягушки; *Pelophylax esculentus* complex; периферические популяции; Верхневолжье; Рыбинское водохранилище; популяционные системы; тенденции к потеплению климата; мультиплексная ПЦР.

ON THE ISSUE OF THE STATE OF STUDY OF THE *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX (BERGER, 1970) ON THE NORTHERN BORDER OF ITS RANGE WITHIN THE UPPER VOLGA

© 2025

Markelova D.R., Petrova V.V., Bazhenova D.E.

Cherepovets State University (Cherepovets, Vologda Region, Russian Federation)

Abstract. This article analyzes the current state of knowledge of the complex of Central European green frogs in the Upper Volga basin. In addition, a summary of the results of herpetological studies, characteristics and distribution features of the *Pelophylax esculentus* complex population systems in the Volga region are presented. The batrachocomplexes of the Middle and Lower Volga regions turned out to be the most studied, while the northwestern and northern parts of the Volga basin remain poorly explored. The results of molecular genetic analysis of the verification of *Pelophylax esculentus* complex species in the Upper Volga region confirmed the presence of *P. lessonae* and *P. ridibundus* species. The presence of a cryptic species of marsh frog (*P. cf. bedriagae*) was also revealed on the southern coast of the Rybinsk Reservoir. This fact indicates the existence of population systems of RL-type green frogs in the studied territories and also expands the zone of sympatry and the probability of hybridization of the «western» and «eastern» forms of the lake frog in the Volga region to 58° N. The obtained data can serve as a basis for understanding the biological characteristics of the *Pelophylax esculentus* complex, as well as for deepening and detailing the evolutionary and genetic processes in peripheral populations.

Keywords: green frogs; *Pelophylax esculentus* complex; peripheral populations; Upper Volga region; Rybinsk reservoir; population systems; climate warming trends; multiplex PCR.

В настоящее время зеленые лягушки выделены в отдельный род *Pelophylax* (Fitzinger, 1843), который включает в себя 26 видов [1]. Зоогеографически, данный род подразделяется на две группы: «западную» (западно-палеарктическую) и «восточную». Объектом нашего исследования является комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex), который входит в состав западно-палеарктической группы. В Волжском бассейне обитают все три вида лягушек данного комплекса: озерная, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая, *P. lessonae* (Camerano, 1882), а также съедобная, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). Эта группа животных характеризуется межвидовой гибридизацией, образованием генетических мозаиков

и полиплоидизацией, что делает их изучение особенно интересным [2–4].

Одна из важных задач изучения представителей *Pelophylax esculentus* complex связана с их способностью создавать различное сочетание видов для существования на общей территории, что обуславливает определенный выбор стратегии выживания. Популяционные системы, образуемые ими, принято делить на несколько типов, в наименованиях которых используются первые буквы их видовых названий. Так, популяционные системы RL-типа, образованные родительскими видами без участия гибридов, более характерны для Волжско-Камского края, изредка встречаются в Центральном Черноземье, а также в Латвии,

Московской, Тамбовской, Воронежской, Нижегородской и Пензенской областях, Мордовии, Чувашии и Удмуртии. Популяционные системы REL-типа, образованные родительскими видами и их гибридом, в западной части ареала комплекса встречаются крайне редко, а на востоке в зоне лесостепи обычны. Они зарегистрированы в России (Московская, Ярославская, Рязанская, Тульская, Брянская, Смоленская, Орловская, Курская, Белгородская, Липецкая, Тамбовская, Воронежская, Нижегородская, Ульяновская и Самарская области, Татарстан, Мордовия и Удмуртия) [5].

Характерной особенностью комплекса средневропейских зеленых лягушек в бассейне реки Волги является сниженная частота встречаемости съедобной лягушки и, соответственно, популяций REL-типа по сравнению с более западными регионами. Такое явление получило название «волжского парадокса» [6; 7]. Под данным термином подразумевается феномен отсутствия гибридной формы в зоне симпатрии *P. ridibundus* и *P. lessonae* в Поволжье. Это явление объясняется особенностями родительского вида – озерной лягушки, представленного двумя генетически дифференцированными формами: «восточной» (= азиатская *P. cf. bedriagae*) и «западной» (= центрально-европейская *P. ridibundus*). Как правило, только «западная» форма участвует в образовании устойчивых

популяций *P. esculentus* [7–9]. Следует добавить, что решение вопроса о видовой самостоятельности лягушки *P. cf. bedriagae*, исследование границ ее ареала и явления гибридации представляют интерес в зоогеографическом и эволюционном аспектах. Определенный интерес представляют также находки гибридов «восточной» и «западной» форм озерной лягушки. В настоящее время зона симпатрии и гибридации этих форм в Поволжье, по данным молекулярно-генетических исследований, проходит по 56° с.ш. [10].

Значительное количество современных исследований посвящено изучению батрахокомплексов Среднего и Нижнего Поволжья, в зоне симпатрии распространения *P. ridibundus* и *P. lessonae*, где также находится ареал их гибридной формы [10–15]. Это связано со стремлением ученых понять закономерности формирования соответствующих популяционных систем и основополагающие эволюционные вопросы процессов видообразования, помимо их этологии, экологии и биологии.

Распространение всех трех видов комплекса *Pelophylax esculentus*, характерных для Поволжья, представлены на рисунке 1. Однако, границы ареалов видов в северо-западной и северной части Волжского бассейна, требуют уточнения [7].

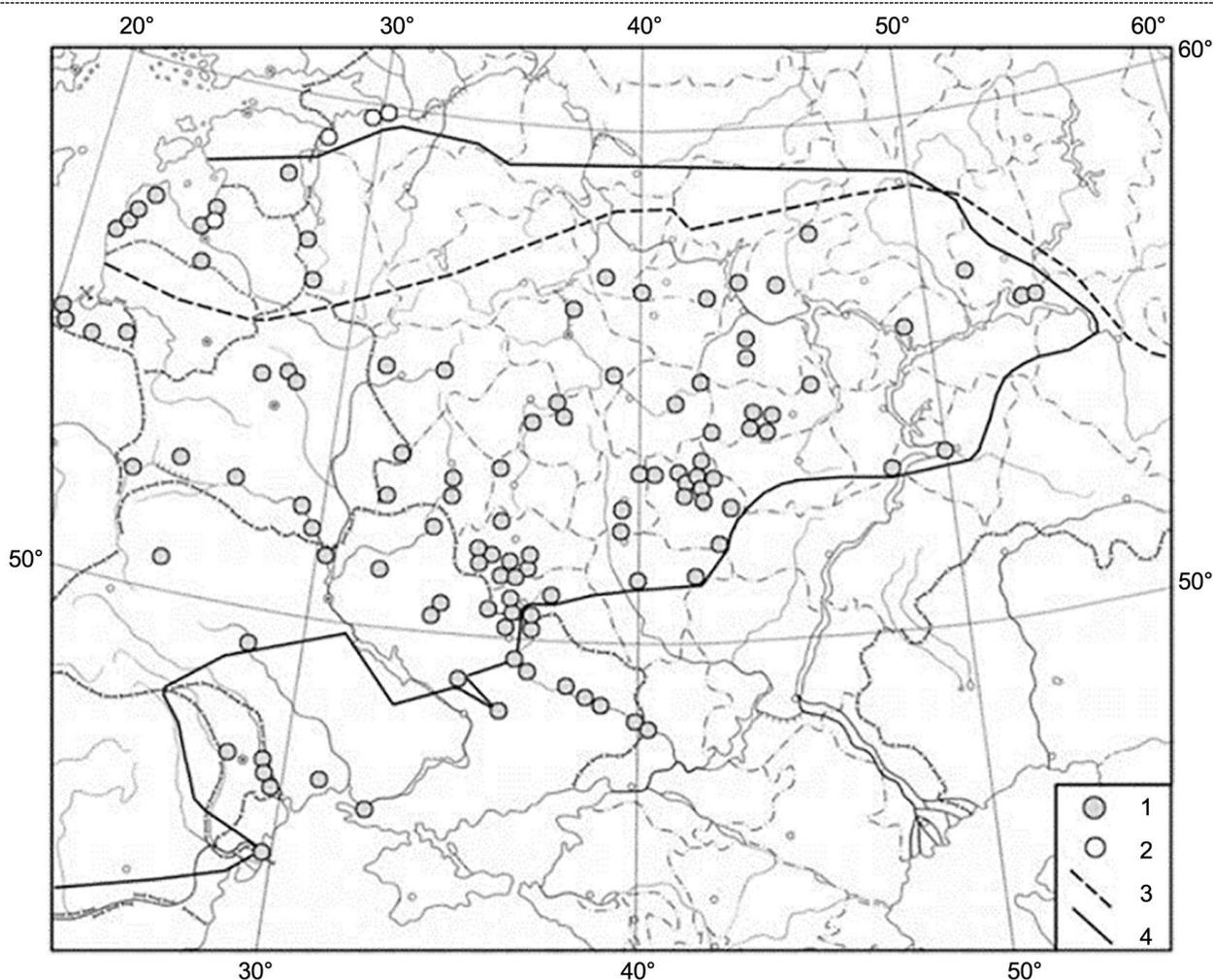


Рисунок 1 – Распространение трех видов зеленых лягушек на территории Русской равнины:

1 – места находок *P. esculenta* (по данным ДНК-цитометрии);

2 – места находок интродуцированной *P. ridibunda* в Латвии и Ленинградской области;

3 – северная граница ареала *P. ridibunda*; 4 – граница ареала *P. lessonae* (по данным ДНК-цитометрии) [5]

По последним опубликованным данным [16], северные границы ареалов изучаемых видов проходят в пределах 58–60° с.ш., что практически полностью совпадает с более ранними сведениями [5]. Современные исследования особенностей распространения зеленых лягушек и структуры их популяционных систем, основанные не только на внешне-морфологических, но и цитогенетических признаках, позволили уточнить северные границы ареалов распространения видов *Pelophylax esculentus* комплекса:

– Северная граница распространения *P. lessonae* отмечена в Тихвинском монастыре (59,652° с.ш., 33,5201° в.д.).

– На северо-западе России *P. esculentus* был обнаружен только в Псковской области. Северная граница находится в Кобылье-Городище (58,298° с.ш., 27,645° в.д.).

– *P. ridibundus* – инвазивный вид на северо-западе России. Северная граница вида проходит по Канавному болоту, к северу от Санкт-Петербурга (60,128° с.ш., 29,958° в.д.). Северная граница естественного ареала этого вида проходит гораздо южнее – через юго-западную Латвию, Литву, Беларусь и Тверскую область в России.

На сегодняшний день, это самые северные находки лягушек комплекса *Pelophylax esculentus* не только в России, но и в Европе.

Исследования, касающиеся изучения северной границы ареала *Pelophylax esculentus* complex, проводились в северной части Ярославской области [17] и юго-западной части Вологодской области [18–22]. Обследовались водоемы, относящиеся к бассейну Рыбинского водохранилища, входящего в состав Верхневолжского района.

В Ярославской области среди амфибий рода *Pelophylax* обычными и широко распространенными видами являются *P. ridibundus* и *P. lessonae*. Редко на территории области встречается их гибрид – *P. esculentus*. Интродукция аллелей *P. cf. bedriagae* на данный момент официально не зарегистрирована, но при сохранении современных температурных и антропогенных тенденций, предполагается ее продвижение по различным биологическим коридорам.

На территории Дарвинского государственного природного биосферного заповедника, расположенного на стыке трех областей (Вологодская, Ярославская и Тверская), относительно длительные исследования проводились М.Л. Калецкой. Здесь, из исследованного комплекса, примерно на 58°54' с.ш. отмечено наличие только *P. lessonae* [23; 24].

Изучение амфибий *Pelophylax esculentus* complex на территории Вологодской области довольно фрагментарно. Исследования проводились А.А. Шабуновым, Н.Л. Болотовой и Н.М. Радченко [18–22]. На данный момент зарегистрирована только *P. lessonae*, которая распространена в юго-западной части области на 59° с.ш. (Череповецкий район) и одна популяция этого вида известна на территории национального парка Русский север примерно на 60° с.ш. (север Кирилловского района Вологодской области). Встречаемость видов комплекса находится в пределах обозначенного ареала: здесь проходит северная граница только

P. lessonae, поскольку климат данного региона считается слишком суровым и не подходит для жизни более теплолюбивых видов (*P. ridibundus* и *P. esculentus*).

Следует отметить, что наблюдаемая в последние годы тенденция потепления климата, дает основание предполагать дальнейшее расширение на север ареалов распространения комплекса средневропейских зеленых лягушек. Так, в северном регионе бассейна Верхней Волги следует ожидать появления более южных видов и гибридов, а также сосуществование различных типов популяционных систем *Pelophylax esculentus* комплекса. Одним из факторов, определяющих вероятность такого продвижения, является устойчивый тренд повышения температуры верхнего слоя воды и всей водной массы, определяемой повышением температуры воздуха.

Так, начиная с середины 1970-х гг., изменение термического режима Рыбинского водохранилища в ответ на региональные климатические изменения показывает устойчивую тенденцию к увеличению средней температуры воды со скоростью 0,74°C за десятилетие [25; 26] (рисунок 2).

Климатические изменения, а также широкий спектр исследований батрахофауны в Поволжье и Северо-Западном регионе России, создают основу для дальнейшего изучения и уточнения распределения видов комплекса *Pelophylax esculentus* на северной границе его ареала. Нами в 2023 и 2024 годах было проведено такое целевое исследование в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (бассейн Верхней Волги) (рисунок 3).

Было проанализировано 135 особей зеленых лягушек (132 – *P. lessonae*, 3 – *P. ridibundus*). При первичной оценке видовой принадлежности оценивались как стандартные морфологические характеристики зеленых лягушек – форма и относительные размеры внутреннего пяточного (метатарзального) бугра, относительная длина голени и окраска резонаторов самцов, так и сильно варьирующие признаки – длина тела и фоновая окраска дорсальной и вентральной сторон тела.

В силу того, что идентификация видов комплекса *Pelophylax esculentus* сопряжена с определенными трудностями из-за морфологического сходства и перекрытия признаков между видами, окончательную верификацию видов мы проводили с использованием мультиплексной полимеразной цепной реакции на базе Лаборатории стабильности хромосом и микроэволюции генома Института цитологии РАН (Санкт-Петербург). На рисунке 4 представлены 2 использованных молекулярно-генетических маркера (яДНК и мтДНК).

Метод помог подтвердить наличие в районах исследования видов *P. lessonae* и *P. ridibundus*, а также выявить криптический вид озерной лягушки. *P. cf. bedriagae* на южном побережье Рыбинского водохранилища. Полученные данные молекулярно-генетического анализа доказывают существование на исследованных территориях популяционных системы RL-типа, а также расширяют зону симпатрии и вероятность гибридизации «западной» и «восточной» форм озерной лягушки в Поволжье до 58° с.ш., в то время

как ранее этот предел фиксировался не выше 56° с.ш. Особого внимания и дальнейшей проверки требует гипотеза возможного появления ранее не отмечавшегося в Вологодской области вида *P. ridibundus*, который мог добраться сюда по водным артериям или иными миграционными путями.

Как известно, периферические популяции являются ключевыми форпостами для видов, где происходят

важнейшие процессы, способствующие адаптивному формообразованию и открытию новых путей расселения. Эти популяции находятся в постоянном процессе адаптации, и их неспособность достичь полной приспособленности определяет готовность вида к микроэволюционным изменениям в ответ на окружающую среду [27].

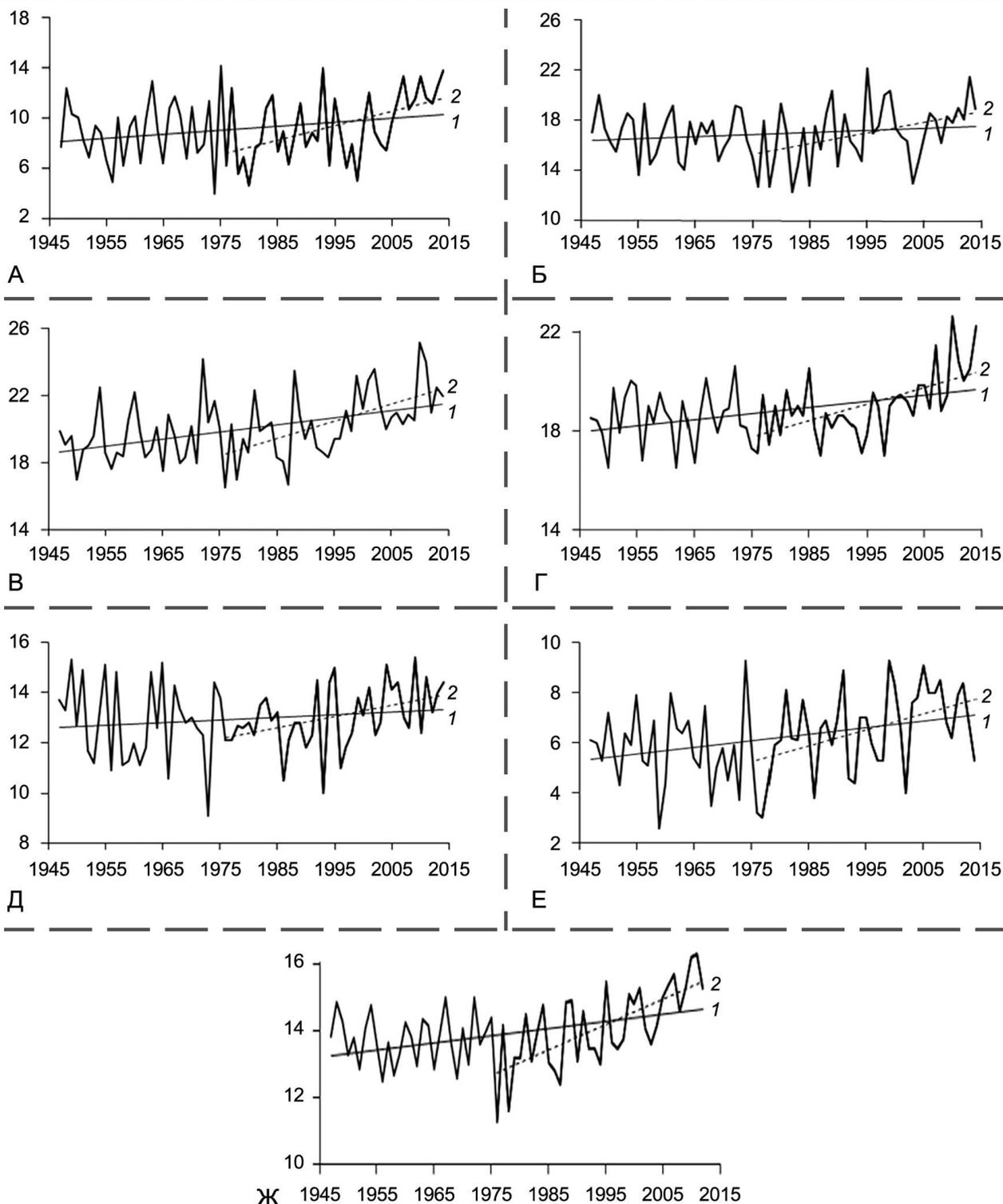


Рисунок 2 – Многолетняя динамика средней температуры поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища. А – май; Б – июнь; В – июль; Г – август; Д – сентябрь; Е – октябрь; Ж – май-октябрь. 1 – линейный тренд для периода 1947–2014 гг.; 2 – для периода 1976–2014 гг. По оси абсцисс обозначены годы, по оси ординат – температура воды, °С [26]

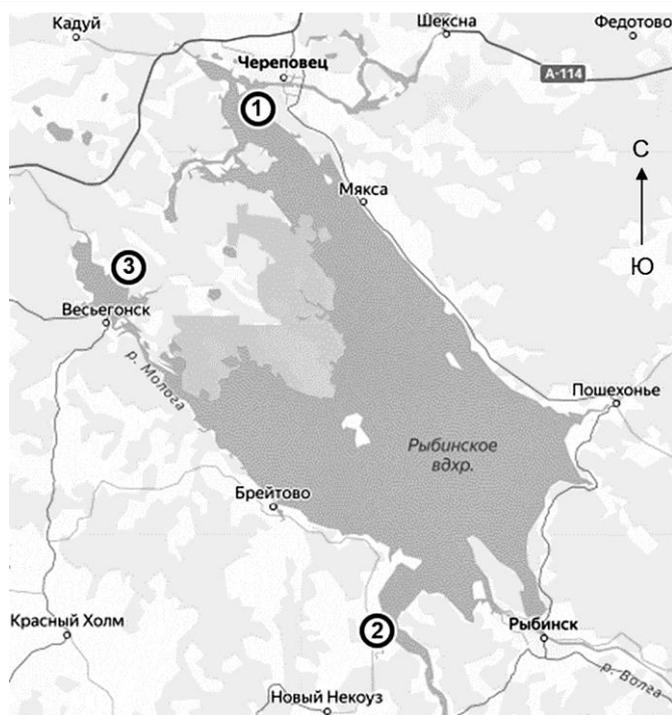


Рисунок 3 – Карта-схема Рыбинского водохранилища, с указанием мест сбора материала

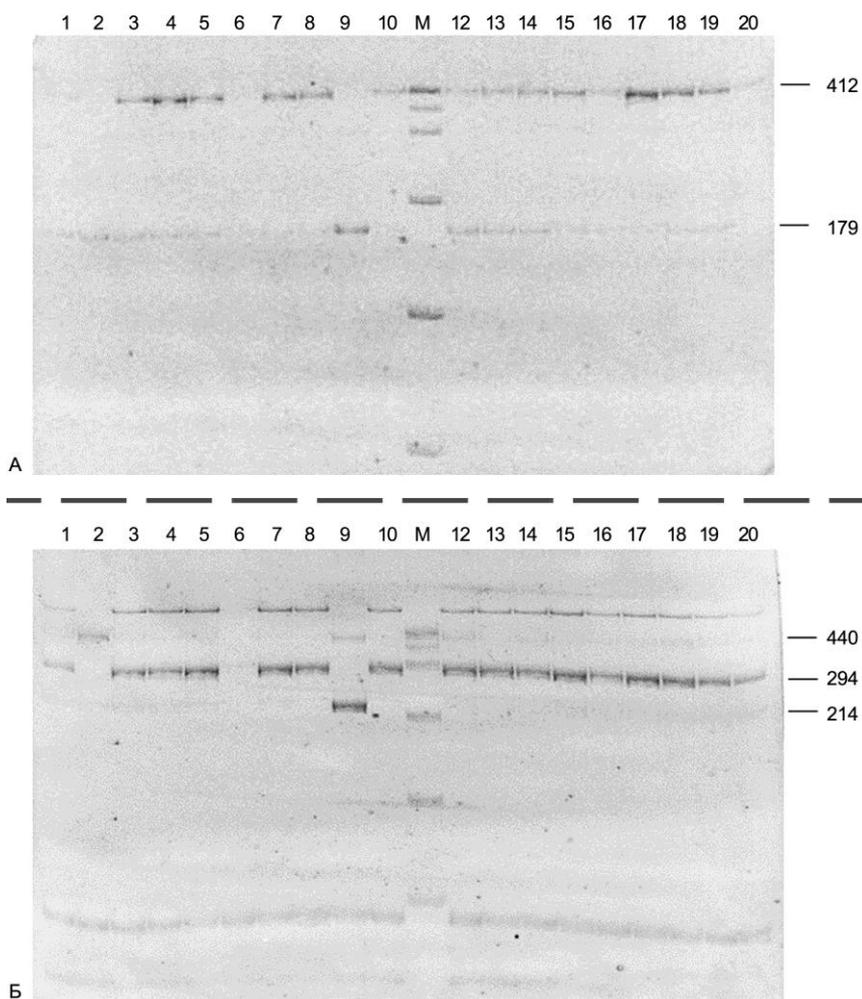


Рисунок 4 – Электрофореграмма продуктов мультиплексной ПЦР-реакции генов CMYS яДНК (А) и COI мтДНК (Б).

М – маркер длин нуклеотидных последовательностей.

Лунки 1, 3–5, 7, 8, 10, 12–20 – прудовая лягушка (*P. lessonae*); 2 – «восточная» форма озерной лягушки (*P. cf. bedriagae*); 9 – «западная» форма озерной лягушки (*P. ridibundus*)

Таким образом, изучение *Pelophylax esculentus* комплекс на северной границе его ареала имеет важное значение не только в понимании особенностей биологии видов комплекса, но и для углубления и детализации эволюционно-генетических процессов в периферических популяциях.

Список источников:

1. Frost D.R., Grant T., Faivovich J., Bain R.H., Haas A., Haddad C.F.B., de Sá R.O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Raxworthy C.J., Campbell J.A., Blotto B.L., Moler P.E., Drewes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M., Green W. The amphibian tree of life // Bulletin of the American Museum of Natural History. 2006. № 297. P. 1–370.
2. Plötner J. Die westpalaarktischen Wasserfrösche – Von Märtyrern der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld: Laurenti Verlag, 2005. 160 p.
3. Christiansen D.G., Reyer H.-U. From clonal to sexual hybrids: genetic recombination via triploids in all-hybrid populations of water frogs // Evolution. 2009. Vol. 63. P. 1754–1768.
4. Hoffmann A., Plötner J., Pruvost N.B.M., Christiansen D.G., Röthlisberger S., Choleva L., Mikulíček P., Cogălniceanu D., Sas-Kovács I., Shabanov D., Morozov-Leonov S., Reyer H.-U. Genetic diversity and distribution patterns of diploid and polyploid hybrid water frog populations (*Pelophylax esculentus* complex) across Europe // Molecular Ecology. 2015. Vol. 24, iss. 17. P. 4371–4391.
5. Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины // Вопросы герпетологии: мат-лы Четвертого съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. СПб.: Русская коллекция, 2011. С. 142–148.
6. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Лада Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс» // Третья конференция герпетологов Поволжья: мат-лы регион. конф. Тольятти, 2003. С. 7–12.
7. Файзулин А.И., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Корзинов В.А., Свинин А.О., Закс М.М., Розанов Ю.М., Кузовенко А.Е., Замалетдинов Р.И., Ермаков О.А. О распространении съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) на территории Волжского бассейна // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2017. Т. 22, № 5–1. С. 809–817.
8. Закс М.М., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В. Молекулярно-генетическая и морфологическая характеристика озерных лягушек (*Pelophylax ridibundus*) из Пензенской области // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: мат-лы докл. первой междунар. молодеж. конф. герпетологов России и сопредельных стран. СПб., 2013. С. 86–89.
9. Ермаков О.А., Файзулин А.И., Закс М.М., Кайбелева А.И., Зарипова Ф.Ф. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* на территории Самарской и Саратовской областей (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16, № 5–1. С. 409–412.
10. Замалетдинов Р.И., Павлов А.В., Закс М.М., Иванов А.Ю., Ермаков О.А. Молекулярно-генетическая характеристика лягушек *Pelophylax esculentus* комплекса на восточной периферии ареала (Поволжье, Республика Татарстан) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 3 (31). С. 54–66.
11. Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринин Д.В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии: мат-лы Третьего съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. СПб., 2008. С. 247–257.
12. Усманова Н.М., Литвинчук С.Н., Казакова Е.А., Казаков В.И. Изменчивость микросателлита BM224 у зеленых лягушек рода *Rana* // Цитология. 2010. Т. 52, № 10. С. 858–862.
13. Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Ермаков О.А., Ручин А.Б., Лада Г.А., Свинин А.О., Башинский И.В., Чихляев И.В. Видовой состав и особенности распространения зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) на особо охраняемых природных территориях Среднего Поволжья (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018. Т. 3, № S1. С. 1–16.
14. Лада Г.А. Бесхвостые земноводные (Anura) Русской равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.04. Казань, 2012. 626 с.
15. Свинин А.О. Распространение, типы популяционных систем и морфологическая изменчивость зеленых лягушек гибридогенного *Pelophylax esculentus*-комплекса на северо-востоке их ареалов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04. Казань, 2015. 205 с.
16. Milto K.D., Varabanov A.V., Borokin L.J., Rosanov J.M., Litvinchuk S.N. Distribution and population systems of Water Frogs (the *Pelophylax esculentus* complex) in Northwestern Russia // Russian Journal of Herpetology. 2022. Vol. 29, № 5. P. 298–316.
17. Анашкина Е.Н. Результаты мониторинга объектов животного мира, за исключением охотничьих ресурсов и водных биологических ресурсов, на территории Ярославской области // Естествознание: исследования и обучение: мат-лы конф. «Чтения Ушинского» (5–6 марта 2020 г.) / под науч. ред. К.Е. Безух. Ярославль: РИО ЯГПУ, 2020. С. 6–14.
18. Шабунов А.А. Земноводные Вологодской области и направления их изучения // Экологическая культура и образование: инновационный опыт Вологодской области. Вологда: Изд. центр ВИРО, 2006. С. 148–154.
19. Шабунов А.А. История изучения земноводных Вологодской области: основные этапы // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи: мат-лы I всерос. науч. конф. (Череповец, 8–9 февраля 2017 г.): В 4 кн. Кн. 3 / отв. ред. Н.Я. Поддубная. Череповец: Череповецкий гос. ун-т, 2017. С. 169–178.
20. Радченко Н.М., Шабунов А.А. Методы биоиндикации в оценке состояния окружающей среды: учеб.-метод. пособие. Вологда: ВИРО, 2006. 148 с.
21. Шабунов А.А., Радченко Н.М. Паразиты рыб, земноводных и чайковых птиц в экосистемах крупных водоемов Вологодской области: монография. Вологда: ВоГТУ, 2012. 243 с.
22. Болотова Н.Л., Шабунов А.А. История изучения фауны Вологодской области // Природа Вологодской области. Вологда: Изд. дом «Вологжанин», 2007. С. 242–245.
23. Калецкая М.Л. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Ч. 1. Изменение природы побережий водохранилища. М.: Изд. МОИП, 1953. С. 171–186.

24. Калецкая М.Л. Земноводные и пресмыкающиеся // Дарвинский заповедник. Вологда: Обл. кн. ред., 1957. С. 85.

25. Литвинов А.С., Законнова А.В. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91–96.

26. Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2016. № 75 (78). С. 16–22.

27. Ивантер Э.В. К разработке экологической концепции периферических популяций // Экология. 2017. № 1. С. 60–65.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Маркелова Дина Романовна, студент факультета биологии и здоровья человека; Череповецкий государственный университет (г. Череповец, Вологодская область, Российская Федерация). E-mail: drmarkelova@chsu.ru.</p> <p>Петрова Виктория Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии; Череповецкий государственный университет (г. Череповец, Вологодская область, Российская Федерация). E-mail: vvpetrova@chsu.ru.</p> <p>Баженова Дарья Эдуардовна, старший лаборант эколого-аналитической лаборатории кафедры биологии; Череповецкий государственный университет (г. Череповец, Вологодская область, Российская Федерация). E-mail: debazhenova@chsu.ru.</p>	<p>Markelova Dina Romanovna, student of Faculty of Biology and Human Health; Cherepovets State University (Cherepovets, Vologda Region, Russian Federation). E-mail: drmarkelova@chsu.ru.</p> <p>Petrova Victoria Vladimirovna, candidate of biological sciences, associate professor of Biology Department; Cherepovets State University (Cherepovets, Vologda Region, Russian Federation). E-mail: vvpetrova@chsu.ru.</p> <p>Bazhenova Darya Eduardovna, senior laboratory assistant of Ecological and Analytical Laboratory of Biology Department; Cherepovets State University (Cherepovets, Vologda Region, Russian Federation). E-mail: debazhenova@chsu.ru.</p>

Для цитирования:

Маркелова Д.Р., Петрова В.В., Баженова Д.Э. К вопросу о состоянии изученности комплекса *Pelophylax esculentus* (Berger, 1970) на северной границе его ареала в пределах Верхней Волги // Самарский научный вестник. 2025. Т. 14, № 1. С. 36–42. DOI: 10.55355/snv2025141105.