

10. Костин С.Ю. Серебристая чайка в рудеральных местообитаниях Крыма / С.Ю. Костин // Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. – Ставрополь, 1992. – С. 118-120.
11. Костин С.Ю. Питание Серебристой чайки на свалках Крыма / С.Ю. Костин, В.А. Яковлев // Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. – Ставрополь, 1992. – С.120-123.
12. Руденко А.Г. Взаимосвязь между долей пищевых отходов в питании хохотуньи, весом взрослых птиц и успехом размножения / А.Г. Руденко // Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. – Ставрополь, 1992. – С.127-129
13. Дубинина Ю.Ю. Значение Молочного лимана в различные сезоны года / Ю.Ю. Дубинина // Біологія ХХІ століття: теорія, практика, викладання: міжнар. наук. конф. 2007 р. – К.: Фітосоціоцентр. – 2007. – С. 203-204.
14. Дубініна-Пахуца Ю.Ю. Сезонні переміщення та територіальні зв'язки жовтоногого мартина (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) з о.Довгий Молочного лиману (Північно-Західне Приазов'я) за результатами кільцювання / Ю.Ю. Дубініна-Пахуца // Природничий альманах. Серія Біологічні науки. – Вип. 17. – Херсон.: П. П. Вишемирський. – 2012. – С. 93-108.
15. Дубініна-Пахуца Ю.Ю. Сезонні розміщення жовтоногого мартина (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) з о.Підкова Молочного лиману (Північно-Західне Приазов'я) за результатами кільцювання / Ю.Ю. Дубініна-Пахуца // Вісник Запорізького національного університету. Збірник наукових праць. – Запоріжжя: Запорізький національний університет, № 3. – 2012. – С. 31-41.

УДК 597.825:591.151 (477.64)

## **ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛІМОРФІЗМУ В ПОПУЛЯЦІЯХ ОЗЕРНОЇ ЖАБИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*, PALL., 1771 (AMPHIBIA, RANIDAE) ЗАПОРІЗЬКОГО РЕГІОНУ**

Задорожня В.Ю., к.б.н., ст. викладач

*Запорізький національний університет*

У роботі досліджена поліморфна структура популяцій *P. ridibundus* Запорізького регіону. Аналіз репродуктивної структури популяцій озерної жаби показав, що популяціям м.Запоріжжя властивий низький репродуктивний потенціал на відміну від популяцій жаб с.Малокатеринівка. Репродуктивні можливості популяції озерної жаби с.Приморське мають певні обмеження. У популяціях озерної жаби Запорізького регіону всього визначено 8 морфотипів, із яких 3 морфи є спільними для всіх досліджених біотопів і відповідають порядку спадання:  $SM > M > hSM$ . Високі значення коефіцієнта домінування (65 – 91,7) морфи *striata* у популяціях *P. ridibundus* Запорізького регіону можуть свідчити на користь тенденції до мономорфізму в умовах гомогенного середовища. Аналіз внутрішньопопуляційного різноманіття поліморфних ознак *P. ridibundus* у районах дослідження свідчить, що показники різноманіття та частка рідких морф за всіма вибірками незначні, а це вказує на однаковий ступінь різноманіття фенотипів у популяціях озерної жаби з досліджуваних біотопів. Для популяції озерної жаби с.Малокатеринівка визначена найбільша стабільність, на відміну від інших досліджуваних територій. Міжпопуляційний аналіз досліджуваних популяцій озерних жаб виявив високі показники подібності. Встановлено також, що до однієї генеральної сукупності належать дві пари вибірок: с.Малокатеринівка – м.Запоріжжя та с.Малокатеринівка – о.Хортиця, що свідчить про велику подібність умов існування цих популяцій.

*Ключові слова: популяція, морфа, морфотип, поліморфізм, озерна жаба, фени, різноманітність.*

Задорожня В.Ю. ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦІЯХ ОЗЕРНОЇ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*, PALL., 1771 (AMPHIBIA, RANIDAE) ЗАПОРОЖСЬКОГО РЕГІОНА / Запорозький національний університет, Україна.

В роботі досліджена поліморфна структура популяцій *P. ridibundus* Запорозького регіону. Аналіз репродуктивної структури популяцій озерної лягушки показав, що популяціям г. Запорозжя присущ низкий репродуктивний потенціал в порівнянні з популяціями с. Малокатериновка. Репродуктивні можливості популяції озерної лягушки с. Приморське мають певні обмеження. В популяціях озерної лягушки Запорозького регіону всього визначено 8 морфотипів, з яких 3 морфи є загальними для всіх досліджуваних біотопів і відповідають порядку спадання: SM > M > hSM. Високі значення коефіцієнта домінування (65-91,7) морфи *striata* в популяціях *P. ridibundus* Запорозького регіону можуть свідчити на користь тенденції до мономорфізму в умовах гомогенної середовища. Аналіз внутріпопуляційного різноманіття поліморфних ознак *P. ridibundus* в районах дослідження свідчить, що показники різноманіття і частка рідких морфів у всіх збірках незначительні, а це вказує на однакову ступінь різноманіття фенотипів в популяціях озерної лягушки з досліджуваних біотопів. Для популяції озерної лягушки с. Малокатериновка визначена найбільша стабільність, в порівнянні з іншими досліджуваними територіями. Міжпопуляційний аналіз досліджуваних популяцій озерних лягушок виявив високі показники схожості. Встановлено також, що до однієї генеральної сукупності належать дві пари збірок: с. Малокатериновка – г. Запорозжє і с. Малокатериновка – о. Хортиця, це свідчить про досить велику схожість умов існування цих популяцій.

*Ключевые слова: популяция, морфа, морфотип, полиморфизм, озерная лягушка, фены, разнообразие.*

Zadorozhnaja V.J. THE POLYMORPHISM CHARACTERISTIC IN POPULATIONS OF ZAPOROZHIAN REGION LAKE FROG *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*, PALL., 1771 (AMPHIBIA, RANIDAE) / Zaporizhzhya national university, Ukraine.

In the work the polymorphic structure of *P. ridibundus* populations of Zaporozhian region is investigated. The analysis of reproductive structure of lake frog populations has shown, that for populations from Zaporozhian inherent low reproductive potential unlike populations of frogs from village Malokaterinovka. Reproductive possibilities of lake frog population from village Primorskoye have certain restrictions. In lake frog populations of Zaporozhian region are defined 8 morphotypes from which 3 morphs are the general for all investigated biotopes and answer a falling off order: SM > M > hSM. High value of morphs *striata* domination factor (65-91,7) in *P. ridibundus* populations of Zaporozhian region can testify in favour of the tendency to monomorphism in the conditions of the homogeneous environment. The intrapopulation varieties analysis of *P. ridibundus* polymorphic signs in research areas testifies that indicators of variety and a part of rare morphs in all samples insignificant, and that specifies in identical degree of variety of phenotypes in lake frog populations from investigated biotopes. For lake frog population of village Malokaterinovka the greatest stability is defined, unlike other investigated territories. Intrapopulation analysis of investigated lake frogs populations has revealed high indicators of similarity. It is established, also, that to one general totality two pairs of samples belong: village Malokaterinovka – city Zaporozhye and village Malokaterinovka – island Hortitsa. That testifies about rather big similarity of existence conditions of these populations.

*Key words: population, morphine, morphotype, polymorphism, lake frog, phens, variety.*

## ВСТУП

За сучасними уявленнями однією зі складових стабільності популяції є її генетична гетерогенність, критерієм якої може бути внутрішньопопуляційний поліморфізм. Поліморфна популяція складається з безлічі генотипів, що відрізняються своєю спеціалізацією, тому вона захищена краще від можливих коливань зовнішніх факторів [1]. Вважають, що генетичний поліморфізм має певну пластичність, а принцип його поліфункціональності є універсальним [2]. Відповідно до цього принципу система поліморфізму забарвлення не тільки має пристосувальне значення, але й здатна забезпечити адаптивну перебудову структури популяції під дією різних факторів добору [3].

Відомо, що в генетично близьких форм може відзначитися однаковий поліморфізм [4]. Доведено, що ступінь поліморфності виду прямо пропорційний розмаїтості умов його існування, доведено, що в евритопних видів вона більша, у стенотопних менша [5]. Отже,

генетична неоднорідність особин у популяції є основою поліморфізму, який відбиває резерв внутрішньовидової мінливості, пов'язаної коливаннями факторів довкілля.

Одним із методів оцінки генетичного поліморфізму популяцій є фенетичний підхід. Він дозволяє проводити опосередкований аналіз генетичних особливостей популяцій [6]. У фенотипі однієї особини можна спостерігати відразу кілька фенів, які нарізно поєднуються. [7 - 9]. Фени – це дискретні, альтернативні варіації якої-небудь ознаки, що далі неподільні без втрати якості, вони відображують особливість генотипу певної особини. Особини, які несуть у собі різні фени, виявляють певні адаптивні розходження. Фени можуть мати непряме безпосереднє адаптивне значення, вони тісно пов'язані з розвитком організму або з важливими біологічними ознаками та властивостями [6].

Для вивчення фенотипічних особливостей популяцій використовують земноводних, зокрема безхвостих амфібій. Завдяки особливостям онтогенезу вони мешкають у двох середовищах, це зумовлює їх високу екологічну пластичність, а в поєднанні з чутливістю до різних екологічних факторів відбиваються в широкому поліморфізмі [10]. На території України широко розповсюдженим видом є озерна жаба *Pelophylax ridibundus* Pall., 1771, яка долинами великих рік проникає на південь степової зони [11].

Метою проведеного дослідження було надати характеристику поліморфізму популяцій озерної жаби *Pelophylax ridibundus*, Pall., 1771 (Amphibia, Ranidae) Запорізького регіону.

### МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження поліморфізму та відбір матеріалу проводили в червні-жовтні 2012 року в чотирьох біотопах Запорізького регіону. Залежно від рівня урбанізованості території виділяли міські: м. Запоріжжя (гирло річки Капустянки), о. Хортиця (внутрішня водойма) та сільські: с. Малокатеринівка (гирло річки Конка), с. Приморське (гирло річки Конка) популяції. Об'єктом дослідження були особини озерної жаби (*Pelophylax ridibundus*, Pall., 1771), загальний обсяг вибірки 89 особин.

Вивчення поліморфізму проводилося візуально на підставі класифікації фенів рисунка спини, запропонованої Іщенко В.Г (1978), з доповненнями. Нами досліджені комбінації з 7 фенів рисунку спини в *P. ridibundus*: *Striata* (*S*) – світла смуга по серединній частині спини; *Hemistriata* (*hs*) – смуга виражена нечітко та доходить до середини голови; *Maculata* (*M*) – плями на дорзальній стороні тіла (10–12), що мають досить чіткі контури та великі розміри 3–5 мм; *Hemimaculata* (*hm*) – плями присутні в дуже малій кількості (2–5) і контури менш чітко виражені; *Punctata* (*P*) – леопардовий рисунок; *Hemipunctata* (*hp*) – плями дуже дрібні, мають вигляд темних цяточок і присутні в невеликій кількості; *Burnsi* (*B*) – відсутній плямистий рисунок [1, 12, 13]. Визначений відсоток їхньої зустрічальності в кожній популяції з урахуванням статевої належності. Фенотипічну структуру популяцій графічно відображали у вигляді полігонів Дебеца [14]. Окремо проаналізована частка в популяціях особин із смугою (*striata*) та без смуги (*non-striata*).

Для оцінки фенетипічного різноманіття використовували загальноприйняті показники [15]. Внутрішньопопуляційне різноманіття ознак дискретних станів, що аналізували, оцінювали за допомогою показника різноманіття ( $\mu$ ), частки рідких морф ( $h$ ) та індексу домінування. При попарному порівнянні вибірок використовували показник подібності популяції ( $r$ ) та критерій ідентичності ( $I$ ), при відповідності якого 5% рівню значимості приймалась нульова-гіпотеза щодо належності вибірок до однієї генеральної сукупності. Статистична обробка отриманих результатів проводилася з використанням комп'ютерної програми Microsoft Excel 2003.

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

За результатами проведеного дослідження вибірок із популяцій озерної жаби *P. ridibundus* чотирьох окремих біотопів, між ними були виявлені відмінності в статевому співвідношенні. У популяціях із двох біотопів м.Запоріжжя (річка Капустянка та внутрішні водойми о.Хортиця) спостерігали перевищення кількості самців над самицями в співвідношенні 1,5:1. Протилежне явище було виявлене в популяції жаб с.Приморське, кількісна перевага самиць по відношенню до самців більш ніж у 2 рази (статеве співвідношення 1:2,43). І лише в популяції озерної жаби із с.Малокатеринівка співвідношення статей дорівнювало 1:1.

Відомо, що статеве співвідношення відображує не тільки статеву структуру популяції, а й її репродуктивний потенціал [10]. Вважається, що кількісне статеве співвідношення 1:1 є найбільш біологічно сприятливим, тому що однакова частка особин обох статей формує більш високий репродуктивний потенціал у популяції та виключає інбридинг [16]. Порушення оптимальної статевої структури популяції може відбуватися внаслідок підвищеної загибелі самців або самиць. Різностямованість змін репродуктивного потенціалу залежить від різної сили впливу факторів довкілля на популяцію. Припускають, що при більш слабкому впливі, в першу чергу, гинуть самці як найбільш активні та рухливі особини [17]. Дефіцит самців, внаслідок підвищеної їх загибелі під впливом несприятливих екологічних факторів, менш погіршує репродуктивні можливості популяції ніж зменшення кількості самиць [18]. Під більш значним впливом несприятливих факторів відбувається елімінація самиць внаслідок порушення репродуктивної системи [17], що призводить до зниження репродуктивного потенціалу популяції та збіднення її генетичної структури [19]. Отже, аналіз репродуктивної структури популяцій *P. ridibundus* Запорізького регіону показав, що популяціям м.Запоріжжя властивий низький репродуктивний потенціал на відміну від популяцій жаб із с.Малокатеринівка. Репродуктивні можливості популяції озерної жаби с.Приморське мають певні обмеження.

За результатами фенотипічного дослідження особин обох статей амфібій Запорізького регіону було встановлено, що в самців м.Запоріжжя було виявлено 4 морфотипи, серед яких морфотип SM (50%) мав певне домінування (рис. 1). Ряд належності самців до чотирьох морф у спадному порядку мав такий вигляд:  $SM > M > hSM = SP$ . У самиць із цього біотопу налічено 3 морфотипи, серед яких не виявлено певного домінування: два морфотипи SM та M мають однакову стрівальність у популяції – 37,5%. Тому ряд належності самиць до трьох морфотипів у спадному порядку має такий вигляд:  $SM = M > hSM$ . При подальшому порівнянні морфотипів у обох статях визначили, що три морфи (SM, M, hSM) є спільними для самців та самиці, а морфотип SP зустрічався тільки в самців.

При дослідженні поліморфних форм *P. ridibundus* з о.Хортиця було встановлено 4 морфотипи для самців та 3 морфи для самиць. Серед морфотипів самців та самиць певне домінування належало морфотипу SM (57,14% та 55,56% відповідно). Визначений ряд належності самців до чотирьох морфотипів у спадному порядку відповідав:  $SM > M > hSM = ShM$ . Ряд належності самиць до трьох морфотипів у спадному порядку мав такий вигляд:  $SM > M = ShM$ . Отже, серед морфотипів *P. ridibundus* у популяції з о.Хортиця три морфи (SM, M, ShM) були спільними для обох статей, а морфотип hSM зустрічався тільки в самців.

У популяції озерної жаби с.Малокатеринівка для самців та самиць було визначено по 4 морфотипи для кожної статі з певним домінуванням морфотипа SM (45,45%) в обох групах.

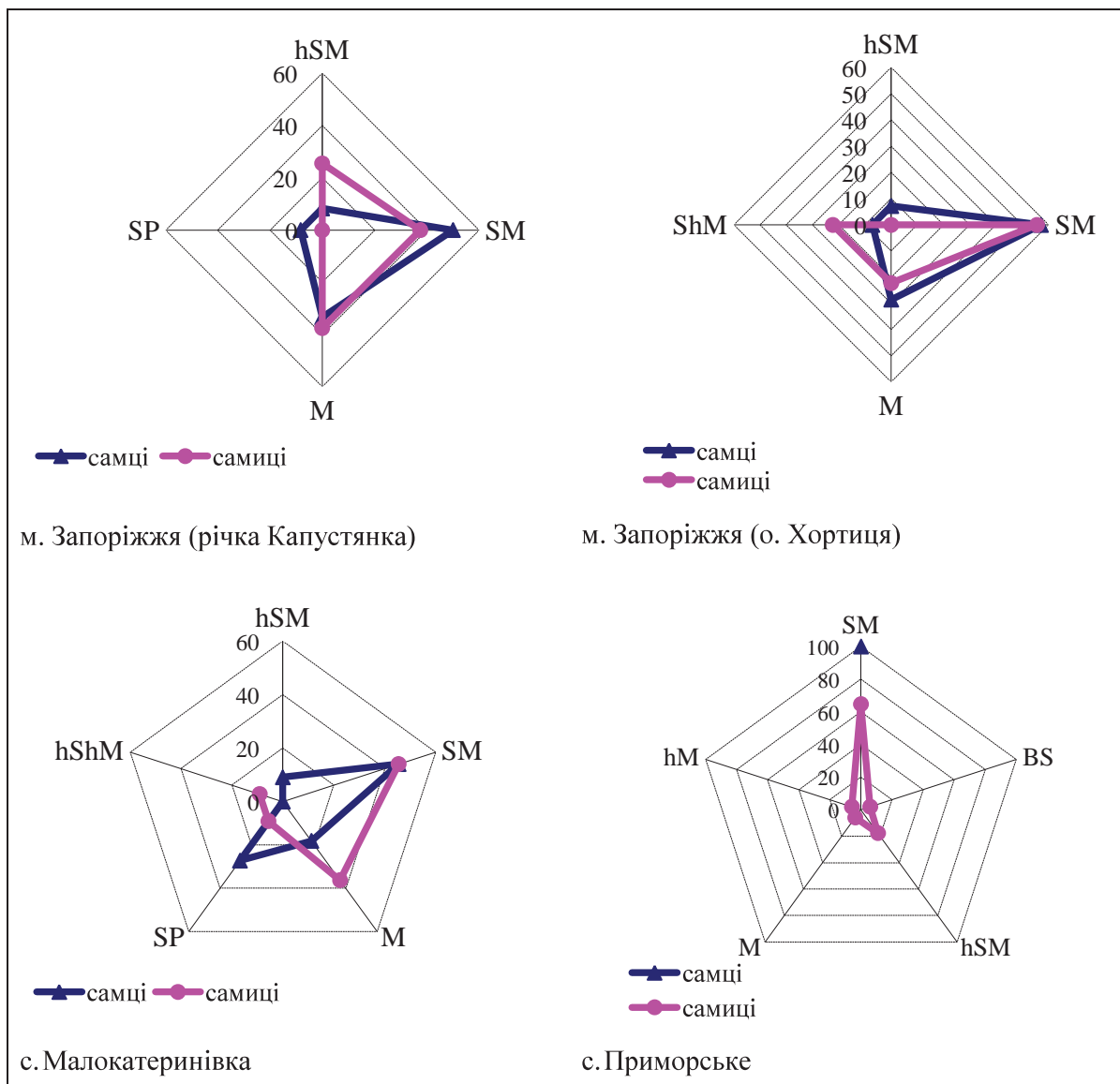


Рис. 1 Фенотипічна структура локальних популяцій *P. ridibundus* Запорізького регіону. На осях полігонів відкладена частота варіацій (%) відповідних морфотипів у популяціях.

Але ряди належності самців та самиць до чотирьох морфотипів у спадному порядку мали певні відмінності: для самців –  $SM > SP > M > hSM$ ; а для самиць –  $SM > M > SP = hShM$ . Спільними морфами, що присутні в обох групах є – SM, M, SP, морфотип hSM з частотою зустрічальності 9,09% виявлений у самців та hShM (9,09%) – у самиць.

У популяції озерної жаби с.Приморське всі самців належали до морфотипу SM. На відміну від самиць, в яких було визначено п'ять морфотипів зі значним домінуванням морфи SM (64,7%). Отже, ряд належності самиць до чотирьох морфотипів у спадному порядку має такий вигляд:  $SM > hSM > BS = M = hM$ .

За результатами проведеного дослідження поліморфності в популяціях озерної жаби Запорізького регіону всього визначено 8 морфотипів, із яких 3 морфотипи є спільними для всіх досліджених біотопів і відповідають порядку спадання:  $SM > M > hSM$  (табл. 1). Найменшу кількість морфотипів (4 морфи) визначено в популяціях жаб м.Запоріжжя (річка Капустянка та о.Хортиця), ряд належності особин до чотирьох морф відповідає порядку спадання: для річки Капустянка –  $SM > M > hSM > SP$ , для о. Хортиця –  $SM > M >$

ShM > hSM. Спільними морфотипами для обох популяцій були hSM, SM, M. У популяціях озерної жаби сільських біотопів визначено по 5 морфотипів у кожній вибірці, 3 (hSM, SM, M) із яких спільні для обох біотопів. Ряд належності особин до відповідних морф відповідає порядку спадання: для с. Малокатеринівка – SM > SP > M > hSM = hShM; для с. Приморське – SM > hSM > hM = BS = M = hM. Отримані дані можуть свідчити про обмеженість поліморфізму в популяціях *P. ridibundus* Запорізького регіону.

Таблиця 1 – Частота зустрічальності морфотипів у популяціях *P. Ridibundus*

Морфотипи Вибірка	Частота морфотипів, %								
	BS	hSM	hShM	SM	M	ShM	hM	SP	Всього
м. Запоріжжя (річка Капустянка) n= 20	–	15	–	45	35	–	–	5	100
о. Хортиця (внутрішні водойми) n= 23	–	4,35	–	56,53	26,08	13,04	–	–	100
с. Малокатеринівка (р. Конка) n= 22	–	4,54	4,54	45,45	27,27	–	–	36,36	100
с. Приморське (р. Конка) n= 24	4,17	12,5	–	75	4,17	–	4,17	–	100

Багато дослідників відзначають, що в умовах антропогенної трансформації місць існування озерної жаби відбувається зменшення морфотипів та збільшення особин із світлою дорсомедіальною смугою [4, 17, 19 - 25]. Отже, аналіз отриманих нами даних показав, що в умовах м. Запоріжжя (річка Капустянка та внутрішні водойми о. Хортиця) кількість морфотипів зменшена на відміну від популяцій сільської місцевості (с. Малокатеринівка та с. Приморське). Узагалі в чотирьох популяціях озерної жаби Запорізького регіону було визначено 8 морфотипів, 6 з яких містять фен *striata*.

Доведено, що співвідношення різних морф у популяціях відбиває специфіку генетичної структури. Наявність смуги (морфа *striata*) зумовлена доміантним, а її відсутність рецесивним алелем аутосомного гена «*striata*» [26]. Вважають, що найбільш інформативною ознакою є частка морфи *striata* в популяції, тому що цей морфотип є моногенним мутантом, а особливості спадкування цієї ознаки роблять його вагомим маркером змін генетичної структури популяції [27].

Із літературних джерел відомо, що особини морфи *striata* мають селективні переваги в популяціях озерної жаби на техногенно-перетворених територіях [23]. Специфічність цієї морфи полягає в тому, що особини з доміантним геном «*striata*» мають дорсо-медіальну смугу, а також низку фізіологічних і біохімічних особливостей, які мають пристосувальний характер і сприяють адаптації тварин до життя на антропогенно-змінених територіях. Зокрема, в особин *striata* відзначено більш раннє статеве дозрівання та коротка тривалість життя [28, 29], вони мають більш високий вихідний рівень окислювально-відновних процесів, підвищений рівень обміну речовин [30], великий адаптивний потенціал нервової системи у вигляді зниження порогу нервової збудливості, слабку здатність до біоаккумуляції тощо. Вважають, що ці особливості в нормальних

умовах навряд чи є адаптивними, вони мають селективні переваги тільки на територіях зі зміненими умовами середовища [4].

Експериментально доведено, що частка морфи *striata* підвищується зі збільшенням впливу факторів урбанізації. На ділянках із середнім ступенем антропогенного навантаження, адаптації на рівні морфометричних ознак допомагають компенсувати негативний вплив середовища, знижують смертність тварин, і тому на популяційному рівні відхилення від норми вже не так явні. В умовах же сильного антропогенного тиску на середовище зміни в біоті настільки значні, що зачіпають уже й популяційні показники у вигляді її генетичної структури [20, 23].

Вважається, що адаптогенез шляхом збільшення концентрації морфи *striata* для популяції енергетично більш вигідний у порівнянні з гематологічними перебудовами, оскільки являє, собою адаптацію більш високого рівня. [25].

Отже, все це можна розглядати як підвищення рівня адаптації відповідної популяції до існування в напружених екологічних умовах [30]. Тому морфа *striata* може бути фенетичним маркером, за допомогою якого вивчають фенотипічні прояви змін генетичної структури популяції [23].

За результатами нашого дослідження було встановлено, що у вибірках озерної жаби досліджуваних біотопів особини з фенотипом *striata* значно переважають (понад 60%) над іншими морфами (рис.2). Серед самиць частка особин у популяції із морфотипом *striata* зустрічаються від 62,5% до 88,2%, кількість смугастих самців коливаються в межах 67,7 – 100%. Встановлено високе значення індексу домінування для всіх досліджуваних біотопів. Найвищий індекс домінування (91,7) відзначається для популяції озерної жаби с.Приморське, найнижчий (65) – для Запорізької вибірки. Популяції с.Малокатеринівка та о.Хортиця мають індекс домінування 72,7 та 73,9 відповідно. Отримані дані можуть свідчити про високу спеціалізацію особин у популяціях озерної жаби в Запорізькому регіоні.

Механізм формування в популяції оптимальної стійкості особин різних морфотипів можна пояснити за допомогою Принципу Розподілу (Principle of Allocation) Levins R. [31]. Перш за все R. Levins визнавав, що середовище не є константою, воно сформоване під впливом різних екологічних факторів (дискретних коректорів) [32], які він назвав «зерна» («grain») [31]. Залежно від розміру цих зерен, він розрізняв «fine-grained environments» та «coarse-grained environments». Існування особин або популяцій у «fine-grained environments» залежить від різних за кількістю та однакових за значенням екологічних факторів, а мешканці «coarse-grained environments» стикаються зі значним домінуванням одного з екофакторів [33]. Тому адаптації особин у таких середовищах входять до категорії стратегій. Згідно з Принципом Розподілу при взаємодії організмів із мінливими умовами довкілля може реалізовуватися одна із двох стратегій, якої дотримуються різні групи особин у межах одного виду або популяції. За першою стратегією «fine-grain» пристосування до нових умов середовища досягається за рахунок неспецифічних адаптивних механізмів. Підтримання цієї стратегії відображується в наявності так званих «generalists». Друга стратегія «coarse-grain» реалізується за рахунок формування специфічних механізмів, що забезпечують максимальне пристосування організму до екологічних умов середовища. Наявність у популяціях так званих «specialists» свідчить про реалізацію другої стратегії [31]. Доведено, що «specialists» пристосовують швидше ніж «generalists» [34], але фенотипічна пластичність властива «generalism» [35]. Екологічні «specialists» розвиваються у відносно гомогенних середовищах, як у просторі, так і в часі, та мають більш вузьку ширину ніші (ширину адаптації), на відміну від екологічних «generalists», які існують у неоднорідних (гетерогенних) у будь-якому вимірі середовища [31, 36].

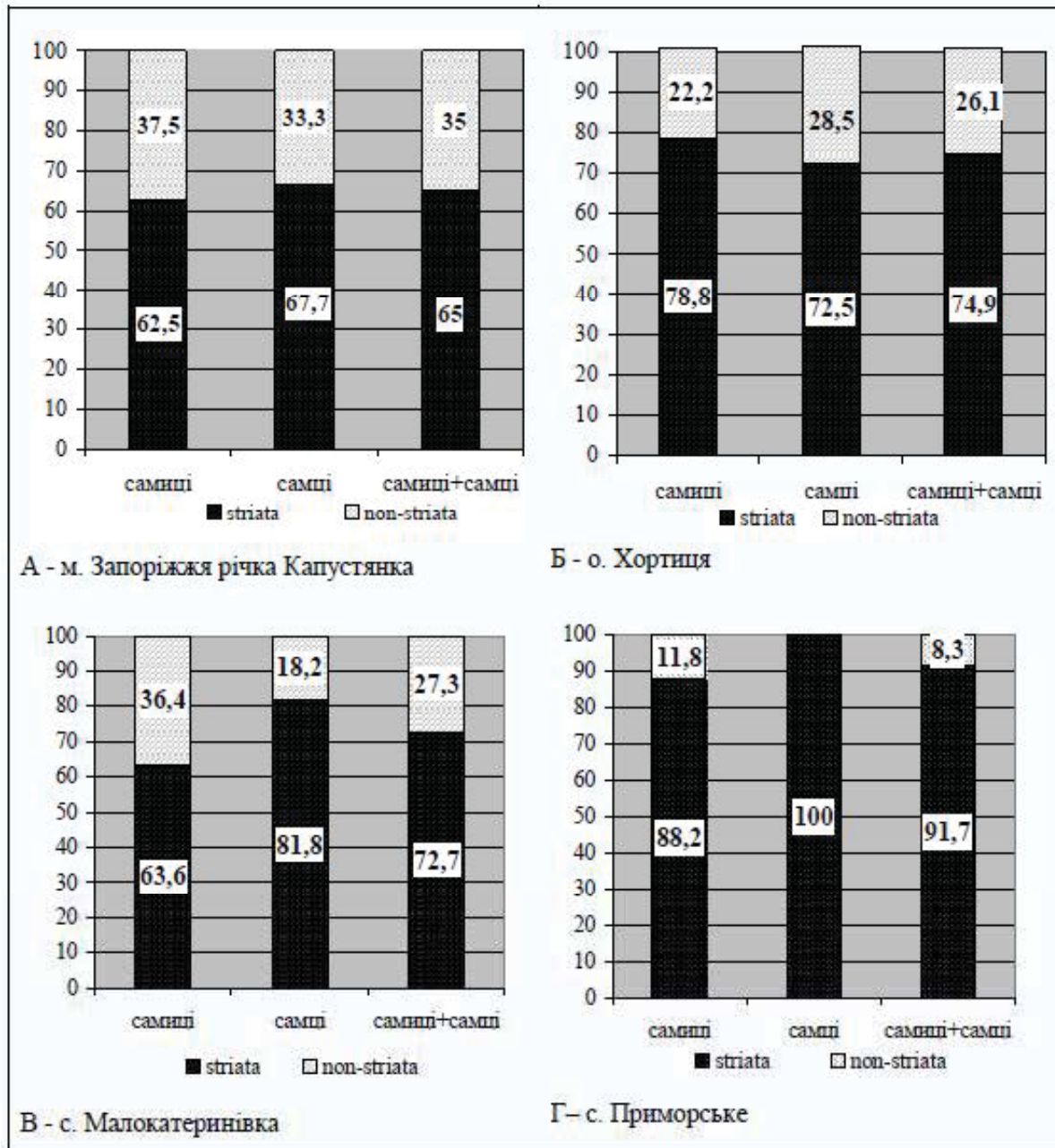


Рис. 2 Співвідношення (%) особин із смугою (*striata*) до особин без смуги (*non-striata*) в популяціях *P. ridibundus* Запорізького регіону.

Гетерогенність навколишнього середовища може підтримати різноманітність популяцій [36]. Якщо різноманітність довкілля перевищує толерантність особин, тоді просторова різноманітність закінчується спеціалізацією, а часова – поліморфізмом [32]. Тому в неоднорідному середовищі вид формує широкі ніші та має тенденцію до поліморфізму [37].

Поліморфізм природних популяцій зумовлений наявністю в них 2-3 типів «generalists», які складають основу популяції, а комплекс супутніх «specialists» змінюється залежно від екологічної ситуації. Для поліморфних популяцій характерна концепція адаптивних стратегій, згідно з якою наявність широкого спектра морф дозволяє популяції не тільки підтримувати оптимальний рівень гомеостазу, а й більш повно використовувати велику



гетерогенність середовища існування [39]. В екстремальних умовах висока частка (до 40%) «generalists» може зберігатися, але починає домінувати один фенотип, тобто «specialists» до відповідних умов, який у подальшому формує основу популяції, що існує в екологічно напружених умовах [31]. Домінування «specialists» в екологічно напружених умовах пояснюється тим, що «generalists» не протидіють змінам навколишнього середовища, тим самим втрачають потенціал для співіснування [38].

Встановлений нами факт домінування морфотипів у популяціях *P. ridibundus*, які містять фен *striata*, можна вважати «specialists» до сучасних екологічних умов у досліджених біотопах. Ця адаптація відбувається на рівні популяції, має високу стійкість у відношенні до впливів навколишнього середовища та дає змогу існувати популяції в напружених екологічних умовах досить тривалий час може вважатися популяційним механізмом підтримання біогеоценологічної рівноваги особливо необхідної в напруженому екологічному середовищі. Високе значення коефіцієнта домінування морфи *striata* в популяціях *P. ridibundus* Запорізького регіону може свідчити на користь тенденції до монорморфізму в умовах гомогенного середовища.

Узагальнена оцінка змін фенотипічної структури популяцій свідчить, що показники різноманіття та частка рідких морф за всіма вибірками незначні. Найменший показник різноманіття характерний для двох популяцій озерної жаби – о. Хортиця та с. Приморське (табл. 2). Найвищий показник  $\mu$  встановлений для популяції з біотопу с. Малокатеринівка, але різниця між всіма популяціями за показником різноманіття не вірогідна ( $p > 0,05$ ), що свідчить про однаковий ступінь різноманіття фенотипів у популяціях озерної жаби з досліджуваних біотопів.

Таблиця 2 – Показники внутрішньопопуляційного різноманіття поліморфних ознак *P. ridibundus* у районах дослідження.

Показники різноманіття	$\mu \pm S_{\mu}$	$h \pm S_h$
Райони дослідження		
м. Запоріжжя	3,50±0,3	0,13±0,07
о. Хортиця	3,36±0,31	0,16±0,08
с. Малокатеринівка	4,95±0,11	0,01±0,02
с. Приморське	3,36±0,48	0,33±0,09

Показник частки рідких фенотипів оцінює структуру різноманіття вибірок та показує ступінь стабільності популяцій [6, 14]. За нашими даними, найменший показник  $h$  властивий для популяції озерної жаби с. Малокатеринівка, а найвищий – с. Приморське різниця між ними з високим ступенем вірогідності ( $p < 0,001$ ). Проміжне положення займають популяції з міських біотопів, але різниця між ними та сільськими популяціями не достовірна ( $p > 0,05$ ). При врахуванні того, що показники розмаїтості морф рисунка спини в озерної жаби зменшуються зі збільшенням антропогенного навантаження, при цьому пропорційно збільшується частка рідких морфотипів [21], можна припустити, що найменший антропогенний тиск на популяцію озерної жаби відбувається в гирлі річки Конка с. Малокатеринівка, а також різноспрямованість показників  $\mu$  та  $h$  свідчить про найбільшу внутрішньопопуляційну стабільність. Інші три популяції зазнають приблизно однакового зовнішнього тиску з боку навколишнього довкілля та мають незначну внутрішньопопуляційну стабільність.

Попарний порівняльний аналіз досліджуваних популяцій озерних жаб за показником подібності ( $r$ ) показав, що всі популяції мають високі показники подібності (табл. 3). За проявом варіацій найближчі між собою вибірки м. Запоріжжя та с. Малокатеринівка.

Результати розрахунків критерію ідентичності ( $I$ ) показали (табл. 3), що отримані значення для чотирьох пар вибірок (о. Хортиця – м. Запоріжжя; с. Приморське – м. Запоріжжя; с. Приморське – о. Хортиця; с. Приморське – с. Малокатеринівка) перевищують 5% рівень значущості, це свідчить, що для цих пар вибірок нуль-гіпотеза щодо належності вибірок до однієї генеральної сукупності відхиляється.

Таблиця 3 – Показники подібності ( $r \pm S_r$ ) та критерію ідентичності ( $I$ ) для популяцій *P. ridibundus* у районах дослідження

Райони дослідження	м. Запоріжжя	о. Хортиця	с. Малокатеринівка	с. Приморське
м. Запоріжжя	—	0,81±0,08	0,98±0,02	0,84±0,07
о. Хортиця	<b>12,40**</b>	—	0,82±0,05	0,83±0,07
с. Малокатеринівка	<b>0,72</b>	<b>4,05</b>	—	0,76±0,06
с. Приморське	<b>11,08*</b>	<b>11,78*</b>	<b>10,73*</b>	—

Примітка: критерій ідентичності ( $I$ ) позначений напівжирним курсивом.

\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$

Належність останніх двох пар вибірок (с. Малокатеринівка – м. Запоріжжя та с. Малокатеринівка – о. Хортиця) до однієї генеральної сукупності, можливо, свідчить про велику подібність умов існування цих популяцій і впливу на них факторів довкілля, що й відображується у відповідній реакції організмів фенотипічного характеру.

Перспективою подальшого дослідження буде аналіз морфометричних показників озерної жаби з урахуванням їх фенотипічної належності.

## ВИСНОВКИ

1. Аналіз репродуктивної структури популяцій *P. ridibundus* Запорізького регіону показав, що популяціям м. Запоріжжя властивий низький репродуктивний потенціал на відміну від популяцій жаб с. Малокатеринівка. Репродуктивні можливості популяції озерної жаби с. Приморське мають певні обмеження.
2. У популяціях озерної жаби Запорізького регіону всього визначено 8 морфотипів, із яких 3 морфи є спільними для всіх досліджених біотопів і відповідають порядку спадання:  $SM > M > hSM$ . Високе значення коефіцієнта домінування (65 – 91,7) морфи *striata* у популяціях *P. ridibundus* Запорізького регіону може свідчити на користь тенденції до мономорфізму в умовах гомогенного середовища та високої спеціалізації особин у популяціях озерної жаби в Запорізькому регіоні.
3. Аналіз внутрішньопопуляційного різноманіття поліморфних ознак *P. ridibundus* у районах дослідження свідчить, що показники різноманіття та частка рідких морф за всіма вибірками незначні, що вказує на однаковий ступінь різноманіття фенотипів у популяціях озерної жаби з досліджуваних біотопів. Для популяції озерної жаби с. Малокатеринівка визначена найбільша стабільність, на відміну від інших досліджених біотопів.
4. Міжпопуляційний аналіз досліджуваних популяцій озерних жаб виявив високі показники подібності. Встановлено також, що до однієї генеральної сукупності

належать дві пари вибірок с.Малокатеринівка – м.Запоріжжя ( $I = 0,72$ ) та с.Малокатеринівка – о.Хортиця ( $I = 4,05$ ), це свідчить про велику подібність умов існування цих популяцій.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Ищенко В.Г. Популяционная экология амфибий / В.Г. Ищенко // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. – 1991. – С. 77-92.
2. Сергиевский С.О. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма: (На примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.) / С.О. Сергиевский // Журнал общей биологии. – 1985. – Т.46, №4. – С. 491 – 501.
3. Зарипова Ф.Ф. Изменение общей окраски остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss) на территории Зауралья / Ф.Ф. Зарипова, Г.Р. Юмагулова, Г.Р. Байрамгулова // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяционного семинара (г. Ижевск, 17-22 ноября 2008 г.). – Ижевск, 2008. – С. 260 – 262.
4. Вершинин В. Л. Морфа *striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды / В. Л. Вершинин // Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69, № 1. – С. 65-71.
5. Isaacs I.S. Temporal stability of vertebrate stripe color in a cricked frog population / I.S. Isaacs // Coreia. – 1971. – №2. – P.551 – 552.
6. Яблоков А. В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций / А. В. Яблоков, Н. И. Ларина. – М., 1985. – 159 с.
7. Лебединский А.А. Фенетические особенности популяций травяной лягушки на урбанизированной территории / А.А. Лебединский // Наземные и водные экосистемы. – 1989. – С. 66–72.
8. Вершинин В.Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города / В.Л. Вершинин // Экология. – 1995. – №5. – С. 95–100.
9. Лебединский А.А. Полиморфизм популяций травяной лягушки на территории г.Горького / А.А. Лебединский // Вопросы герпетологии. – 1985. – С. 123.
10. Замалетдинов Р. И. Результаты и перспективы исследования земноводных, обитающих на урбанизированных территориях Среднего Поволжья / Р. И. Замалетдинов, А. И. Файзулин, И. В. Чихляев // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – 2008. – С. 130 -135.
11. Писанец Е.М. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 2. Бесхвостые амфибии (Anura) / Е.М. Писанец // Збірник праць зоологічного музею. – 2006. – №38. – С. 44-79.
12. Лебединский А.А. Полиморфизм бурых и зеленых лягушек в условиях антропогенного воздействия / А.А.Лебединский, Т.Б. Голубева, В.И. Анисимов // Вопросы герпетологии. – К., 1989. – С. 139–140.
13. Земноводные Беларуси: распространение, экология и охрана/ Под. общ. ред. С.М. Дробенкова. – Минск: Белорус. Наука, 2006. – 186 с.
14. Животовский Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271 с.

15. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38 – 44.
16. Желев Ж.М. Половая структура популяций зелёной жабы (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) в биотопах различной степени антропогенного загрязнения в Южной Болгарии / Ж.М. Желев // Естественные науки: актуальные вопросы и тенденции развития. Материалы Междунар. заочной науч.-практ. конф. (30 ноября 2011 г.). – Новосибирск: Сибирская ассоциация консультантов, 2011. – С. 129-139.
17. Белова Я.В. Взаимосвязь явления полиморфизма в популяциях озерной лягушки с трансформацией среды обитания / Я.В. Белова // Журнал фундаментальных и прикладных исследований. – 2009. – № 4 (29). – С. 9 -15.
18. Кубанцев Б. С. Антропогенные воздействия на среду обитания земноводных и половая структура их популяции / Б. С. Кубанцев, Т.И. Жукова // Экология и морфологические изменения животных под влиянием антропогенных факторов. – Волгоград, 1994. – С. 64 – 74.
19. Пескова Т.Ю. Структура популяции земноводных как биоиндикатор антропогенного загрязнения среды / Т.Ю. Пескова. – М.: Наука, 2002. – 132 с.
20. Косинцева А.Ю. Влияние факторов урбанизации на экологию и фауну земноводных / А.Ю. Косинцева, С.Н. Гашев // Вестник ОГУ. – 2006. – №4. (приложение). – С. 70 – 72.
21. Зарипова Ф.Ф. Характеристика состояния озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibia) в республике Башкортостан полиморфизма рисунка окраски спины / Ф.Ф. Зарипова, Г.Р. Юмагулова, А.И. Файзулин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 78 – 82.
22. Жукова Т. И. Влияние пестицидного загрязнения водоемов на некоторые морфофизиологические характеристики озерной лягушки / Т. И. Жукова, Б.С. Кубанцев // Антропогенные воздействия на экосистемы и их компоненты. – Волгоград, 1982. – С. 104–120.
23. Вершинин В. Л. О роли внутривидового полиморфизма в процессах адаптации и микроэволюции при антропогенных трансформациях среды (на примере *Rana arvalis* и *R. ridibunda*) / В. Л. Вершинин // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. докладов VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 / Отв. ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2002. – С. 24-25.
24. Замалетдинов Р. И. Полиморфизм зеленых лягушек на урбанизированных территориях / Р. И. Замалетдинов, И.З. Хайрутдинов // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тезисов докладов VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 / Отв. ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2002. – С. 68-69.
25. Старовойтенко Ю. Л. Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза вида на урбанизированной территории / Ю. Л. Старовойтенко, В.Л. Вершинин // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тезисов докладов VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 / Отв. ред. Т. В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2002. – С.160-162.

26. Некрасова О.Д. межвидовая изменчивость и полиморфизм окраски зеленых лягушек *Rana esculenta comrlex* (Amrhibia, Ranidae) гибридных популяций / О.Д. Некрасова // Вестник зоологии. – 2002. – Т.36, № 4. – С. 47 – 54.
27. Вершинин В.Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города / В.Л. Вершинин // Экология. – 1987. – №1. – С. 46-50.
28. Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: автореф. дис. на соискание науч. степени докт. биол. наук: спец. 03.00.16 «Экология» / В.Л. Вершинин. – Екатеринбург, 1999. – 47 с.
29. Вершинин В.Л. Адаптивные и микроэволюционные процессы в популяциях амфибий урбанизированных территорий / В.Л. Вершинин // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пущино – М.: МГУ. 2001. – С. 56-57.
30. Лебединский А.А. Некоторые особенности популяции травяной лягушки в связи с ее обитанием на урбанизированной территории / А.А. Лебединский, Е.Н. Поморина // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского, Серия Биология. – 2008. – № 2. – С. 91–95.
31. Levins R. Evolution in changing environments: Some Theoretical Explorations / R. Levins – New Jarsey Princrlon Univ.press, 1968. – 120 p.
32. Levins R. The Strategy of model building in population biology / R. Levins // American Scientist. – 1966. – V. 54, №. 4. – P. 421-431.
33. R. MacArthur Comprtition, habitat selection, and character displacement in a patchy environments / MacArthur, R. Levins // Zoologyю – 1964. – V. 51. – P. 1207 – 1210.
34. Whitlock M.C. The Red Queen beats the jack-of-all- trades: limitations on the evolution of phenotypic plasticity and niche breadth / M.C.Whitlock. // Am. Nat. – 1996. – V.148. – P. 65-77.
35. Van Tienderen P. H. Generalists, Specialists, and the Evolution of Phenotypic Plasticity in Sympatric Populations of Distinct Species / Peter H. Van Tienderen // Evolution. – 1997. – V. 51, №. 5. – P. 1372-1380.
36. Kassen R. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity / R. Kassen // J. Evol. Biol.– 2002. – V.15. – P. 173-190.
37. Levins R. Theory of Fitness in a Heterogeneous Environment. I. The Fitness Set and Adaptive Function / R. Levins // The American Naturalist. – 1962. – V. 96, №. 891. – P. 361-373.
38. Wilson D.S. On the coexistence of specialists and generalists / D.S. Wilson, T. Yashimura // The American Naturalist 1994. – V. 144, №4. – P. 692 – 707.
39. Сергиевский С.О. Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяции / С.О. Сергиевский // Фенетика природных популяций: матер. Всесоюз. Совещ. – Саратов-Москва. – М.: Наука, 1988. – С. 190-201.