



Биолог. журн. Армении, 2 (69), 2017

## НЕКОТОРЫЕ ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КВАКШ (AMPHIBIA: HYLIDAE) АРМЕНИИ

М.В. АРЗУМАНЯН\*, И.Э. СТЕПАНЯН\*\*, М.С. АРАКЕЛЯН\*

\*Ереванский государственный университет,  
\*\*Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА  
arzumanyan.meri@ysu.am

Изучены особенности окраски и рисунка тела, морфометрические признаки квакш *Hyla orientalis* и *Hyla savignyi* из 3-х популяций Армении. У обоих видов выявлен доминантный фенотип “зеленая без рисунка”. “Зеленая с черными пятнышками” и “темно-зеленая без пятнышек” фенотипы также распространены у обоих видов, тогда как “мозаичный” фенотип – единичен и только в популяциях *Hyla orientalis*. Анализ морфометрических показателей тела двух видов квакш из Армении показал достоверные межпопуляционные и межвидовые различия, которые между видами оказались менее выраженными, чем изменчивость между изученными популяциями *Hyla orientalis*.

*Amphibia – Hyla orientalis – Hyla savignyi – морфометрические параметры – окраска и рисунок тела*

Ուսումնասիրվել է Հայաստանի *Hyla orinetalis* (Bedriaga, 1890) և *Hyla savignyi* (Audouin, 1827) ծառագորտերի մարմնի գունավորման և ձևաբանական առանձնահատկությունների բազմազանությունը: Հայտնաբերվել է, որ ուսումնասիրված 2 տեսակի մոտ գերիշխում է «կանաչ առանց նախշերի» ֆենոտիպը: «Կանաչ սև կետերով» և «մուգ կանաչ առանց կետերի» ֆենոտիպերը նույնպես տարածված են 2 տեսակների մոտ: «Մոզաիկ» ֆենոտիպը պարբերաբար գտնվել է միայն *Hyla orientalis*-ի մոտ: Մարմնի ձևաբանական ցուցանիշների համեմատական վերլուծությունը ցույց է տվել ներ- և միջպոպուլյացիոն տարբերությունների հավաստիությունը: Հայտնաբերվել է, որ միջտեսակային զանազանությունը արտահայտված է ավելի քիչ, քան *H. orientalis*-ի հետազոտված պոպուլյացիաների միջև:

*Երկկենցաղներ – Hyla orientalis – Hyla savignyi – մարմնի ձևաբանական առանձնահատկությունները – մարմնի գունավորում*

Features of dorsal coloration and its patterns as well as morphometric characters of tree-frogs *Hyla orientalis* and *Hyla savignyi* from Armenia were studied. “Green, spot-less” dominant phenotype is common in both species studied. “Green, black spotted” and “dark-green, spot-less” phenotypes are also common in mentioned species, whereas, «mozaic» phenotype is found very rarely and in populations of *Hyla orientalis*. Analysis of morphometric parameters of two species of tree frog from Armenia has shown the inter-population and inter-species difference. The differences between species were less expressed, than those between populations of *Hyla orientalis*.

*Amphibia – Hyla orientalis – Hyla savignyi – morphometric features of the body – dorsal color morphs and patterns*

Из 7 видов амфибий, распространенных в Армении и относящихся к 5 семействам, два вида принадлежат к семейству квакшевых (Hylidae): *Hyla orinetalis*

Bedriaga, 1890 (ранее *Hyla arborea schelkownikowi* Cernow, 1926) и *Hyla savignyi* Audouin, 1827. Первый вид распространен преимущественно в северных и центральных районах Армении, в то время как *H. savignyi* обитает в основном в южных и восточных районах [2, 3]. В литературных источниках имеются некоторые сведения о распространении, экологии, биоакустике, и цитогенетике квакш Армении [2, 3, 7, 9, 10]. Однако фенотипические и морфометрические особенности квакш территории Армении в литературе представлены неполностью. Целью настоящей работы являлось изучение окраски, рисунка тела и морфометрических параметров квакш из различных популяций северной, центральной и южной Армении.

**Материал и методика.** Квакши были отловлены в течение 2014–2015 гг. из различных районов Армении (рис. 1 А): *Hyla orientalis* - из популяций бассейна р. Дебед: (окрестности с. Дсех (40°55'75" с.ш., 44°67'32" в.д., 1293 м н.у.м., 20 ♂), Одзун (41°05'25" с.ш., 44°59'13" в.д., 1233 м н.у.м., 21 ♂), Техут (41°11'23" с.ш., 44°85'14" в.д., 975 м н.у.м., 40 ♂), и долины р. Мармарик (окр. с. Артавазд, ущелье р. Мармарик, 40°61'26" с.ш., 44°56'36" в.д., 1857 м н.у.м., Котайкский р-н., 44 ♂); *Hyla savignyi* – из популяции бассейна реки Вохчи (окрестности г. Капан, 39° 21' 56" с.ш., 46°43'17" в.д., 923 м н.у.м., 26 ♂). Квакши из разных пунктов бассейна реки Дебед (всего 81 ♂) рассматриваются как происходящие из одной популяции, так как места их обитания находятся в сходных географических и экологических условиях и составляют части непрерывного ареала. Далее по тексту соответствующие выборки упоминаются как “Дебед”, “Мармарик” и “Вохчи”.

Морфометрические и фенотипические особенности квакш описывались у половозрелых самцов, ввиду их массовой встречаемости. Регистрация окраски и рисунка тела квакш проводилась согласно методу, описанному в работе Гвоздика и Моравека [6] с некоторыми модификациями. Так как окраска тела квакш подвержена прижизненным изменениям, окраска регистрировалась в течение 3-х часов после отлова. Было зарегистрировано 6 типов окраски спины (зеленая, темно-зеленая, желто-зеленая, коричнево-серая, серая, мозаичная) и 4 типа рисунка спины квакш (отсутствие пятен, наличие белых пятен, наличие черных пятен, крапчатость). Окраска и рисунок тела анализировались, согласно методике Peakall and Smouse [11] с использованием программы GenAIEх 6.502.

Измерения тела квакш были проведены прижизненно, согласно схеме промеров, предложенной Банниковым с соавторами [1]. Изучены 17 морфометрических признаков: L – длина тела, L.c. – длина головы, Lt.c. – ширина головы, D.g.o. – расстояние от кончика морды до переднего края глаза, D.g.n. – расстояние от кончика морды до ноздри, L.o. – наибольшая длина глазной щели, Lt.p. – наибольшая ширина верхнего века, Sp.p. – расстояние между внутренними краями верхних век, Sp.o – расстояние между передними краями глазных век, Sp.n – расстояние между ноздрями, L.tym – ширина барабанной перепонки, F – длина бедра, T – длина голени, C.s – длина лапки, D.p – длина первого пальца задней конечности, C.i – длина внутреннего пяточного бугорка), M – масса тела, и 20 морфометрических индексов:  $L.c/L$ ,  $Lt.c./L$ ,  $D.r.o/L$ ,  $D.r.n/L$ ,  $L.o/L$ ,  $Lt.p/L$ ,  $Sp.p/L$ ,  $Sp.o/L$ ,  $Sp.n/L$ ,  $L.tym/L$ ,  $F./L$ ,  $T./L$ ,  $C.s/L$ ,  $D.p./L$ ,  $C.i./L$ ,  $M/L$ ,  $L/(F+T)$ ,  $L.c/Lt.c$ ,  $L.c*Lt.c/L$ ,  $L/(F+T+C.s)$ . По каждому морфометрическому параметру были рассчитаны: среднее арифметическое (Mean), ошибка среднего арифметического (SE), минимальное (Min) и максимальное значение параметра (Max). Статистические расчеты были проведены с использованием пакета программ “STATISTICA 7.0”. Для множественного сравнения средних был применен Post hoc тест Шеффе однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Проведен также анализ главных компонент и дискриминантный анализ трех популяций, основанный на распределении главных компонент. Величина дистанции между популяциями была определена в виде квадрата расстояния Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distance – SMD).

### **Результаты и обсуждение. Окраска и рисунок тела квакш**

Сравнительный анализ окраски и рисунка тела двух видов квакш Армении показал, что во всех выборках доминантным типом окраски является “зеленая без пятен”. Темно-зеленая окраска встречается у квакш реже и выявлена в 2-х популяциях *H. orientalis* (табл. 1). Коричнево-серый тип окраски у квакш Армении встре-

чается еще реже, и, возможно, связан с их приспособительной реакцией на особенности грунта биотопа, что дает лягушкам возможность смешаться с окружающей средой (homochromy), чтобы избежать визуального обнаружения хищниками [8]. В частности, коричневая морфа может встречаться в тех местообитаниях, где в составе биотопа наблюдаются скалистые и каменистые структуры и произрастают низкорослые растения [4]. “Мозаичный” фенотип встречается единично, и среди квакш из изученных 3-х популяций отмечен только в популяциях *H. orientalis*. Однако данный тип окраски был отмечен ранее нами также и в западных популяциях *H. savignyi* [9]. Согласно некоторым авторам [4], мозаичный тип пигментации, возможно, возникает в результате неполных онтогенетических изменений. В целом у обоих видов квакш Армении выявлены три более распространенных фенотипа: “зеленая без пятен”, “зеленая с черными пятнышками” и “темно-зеленая без пятнышек”.

**Таблица 1.** Анализ частот встречаемости окраски и рисунка тела в изученных выборках квакш

Признаки	<i>H.orientalis</i> “Мармарик”	<i>H.orientalis</i> “Дебед”	<i>H.savignyi</i> “Вохчи”
Зеленая	0,808	0,707	1
Темно-зеленая	0,038	0,122	0
Коричнево-серая	0	0,098	0
Желто-зеленая	0,077	0,024	0
Серая	0	0,024	0
Мозаичная	0,077	0,024	0
Без пятен	0,808	0,049	0,04
Пятна черные	0,077	0,927	0,88
Пятна белые	0	0,024	0
Крапчатая	0	0	0,08

Анализ окраски и рисунка тела квакш из 3-х популяций в Армении показал наиболее высокое разнообразие цветовых морф среди квакш Шелковникова из популяции “Дебед” – 5 типов окраски и 4 типа рисунка спины (табл. 1). Исходя из того, что у квакш пигментация кожи может спонтанно меняться под влиянием различных причин, связанных с адаптацией к окружающей среде, терморегуляцией [12], наличием экстремальных условий окружающей среды, таких как солоноватость воды, интенсивное солнечное облучение, влияющие на экспрессию некоторых морфологических признаков квакш [4], наличие высокого процента встречаемости шести морф только у квакш из популяции “Дебед” можно объяснить влиянием особых условий обитания в данном районе. В местах обитания квакш бассейна реки Дебед этими условиями могут быть: особый минеральный состав воды, условия повышенной влажности в окрестностях небольших водоемов, высокий фон солнечной радиации и др.

#### **Морфометрические показатели квакш**

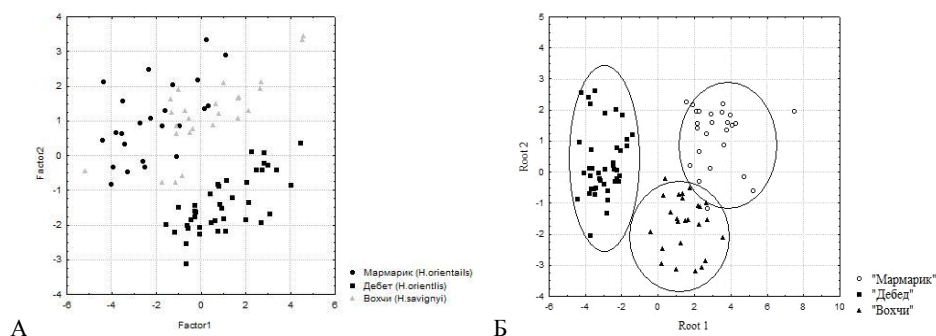
Описание морфометрических характеристик тела половозрелых самцов из трех популяций, относящихся к двум видам квакш Армении, представлены в табл. 2. Достоверные различия между двумя видами были зафиксированы по *L*, *F*, *L.o./L*, *Sp.o/L* признакам и индексам, а между двумя популяциями *H. orientalis* по *D.r.o./L*, *D.r.n./L*, *Sp.n/L* индексам.

Достоверные различия между тремя выборками квакш проявились по 2 индексам: *Lt.p/L*, *Sp.p./L*. Анализ главных компонент (РСА) по 17 морфометрическим параметрам тела и 20 индексам пропорциональности квакш показал, что особи

*H.orientalis* из популяции “Дебед” отличаются значительно больше от остальных изученных выборок Армении, чем особи *H. savignyi* из популяции “Вохчи” и *H. orientalis* из популяции “Мармарик”. (рис 1.А, табл. 3). Ось первой дискриминантной функции объясняет 25.11% различий. Наибольший вклад в ее дискриминацию вносят параметры “отношение длины тела к сумме длин частей задней конечности”:  $(L/(F+T+C.s))$  и  $L/(F+T)$ . Ось второй функции объясняет 14.94 % различий, и по этой оси отличие вносят параметры “отношение длины головы к ширине головы и отношение длины бедра к длине тела” ( $L.c/Lt.c$  и  $F./L$ ). Ось третьей функции объясняет 12.68 % различий, и по этой оси отличие вносят параметры “отношение длины глазной щели к длине тела и длины барабанной перепонки к длине тела” ( $L.o/L$  и  $L.tym/L$ ).

**Таблица 2.** Характеристика морфометрических признаков *H.orientalis* и *H.savignyi* из трех популяций Армении

Признаки	<i>H.orientalis</i> “Мармарик”		<i>H.orientalis</i> “Дебед”		<i>H.savignyi</i> “Вохчи”	
	Mean±SE	Min-Max	Mean±SE	Min-Max	Mean±SE	Min-Max
L	40,94±0,59	34,90-45,70	40,45±0,39	34-47	38,44±0,61	31-46
L.c.	12,50±0,2	11-13,9	12,82±0,22	10-16,2	12,25±0,3	10-15,5
Lt.c.	15,21±0,29	11,7-17,9	12,37±0,2	9-15	11,84±0,24	9,6-15,3
D.r.o	6,43±0,16	5,10-7,60	5,79±0,14	4,00-9,00	6,10±0,14	5,00-7,00
D.r.n	3,47±0,09	2,20-3,90	2,43±0,03	2,00-2,90	3,28±0,10	2,00-4,40
L.o	4,45±0,12	3,20-5,60	4,59±0,10	3,50-5,80	4,95±0,12	4,00-6,60
Lt.p	5,17±0,15	4,10-6,80	2,85±0,06	1,50-3,40	4,28±0,08	3,80-5,60
Sp.p	5,15±0,12	4,10-6,20	3,11±0,12	2,00-4,30	4,06±0,13	2,00-5,00
Sp.o	8,03±0,16	6,40-9,60	7,54±0,12	6,00-9,00	8,22±0,18	6,50-9,60
Sp.n	3,72±0,10	3,10-4,60	3,13±0,05	2,50-3,70	3,52±0,08	3,00-4,40
L.tym	3,32±0,13	2,10-3,90	3,13±0,12	2,00-4,50	3,45±0,14	2,20-4,70
F	20,91±0,27	18,10-23,70	20,55±0,27	15,00-23,20	19,20±0,39	15,40-23,00
T	20,37±0,25	18,20-23,50	19,73±0,23	15,70-22,0	18,96±0,33	16,00-23,70
C.s	10,35±0,21	8,10-11,90	10,19±0,16	8,50-12,40	10,32±0,21	8,70-12,50
D.p	4,94±0,11	4,10-6,10	4,20±0,10	3,00-5,80	3,93±0,10	3,00-5,30
C.i	2,37±0,11	1,40-4,20	2,62±0,07	1,60-3,40	2,18±0,03	2,00-2,50
M	5,43±0,24	3,50-7,50	4,94±0,13	3,50-6,80	4,69±0,23	3,20-8,20



**Рис.1.** А – Графическое выражение распределения главных компонент морфометрических характеристик и индексов квакш *H. orientalis* и *H. savignyi* из выборок трех популяций Армении, Б – диаграмма рассеяния для канонических значений дискриминантных функций морфометрических характеристик квакш *H.orientalis* и *H. savignyi* из выборок трех популяций Армении.

**Таблица 3.** Анализ главных компонент морфометрических индексов особей *H.orientalis* и *H.savignyi* из трех популяций Армении

Параметры	Фактор 1*	Фактор 2*	Фактор 3*	Фактор 4*
L.c/L	-0,13	-0,36	0,07	0,74
Lt.c./L	-0,65	0,45	0,37	-0,08
D.r.o/L	-0,45	0,09	-0,38	-0,31
D.r.n/L	-0,47	0,34	-0,25	0,33
L.o/L	-0,06	0,04	-0,73	0,13
Lt.p/L	-0,67	0,46	-0,14	0,12
Sp.p/L	-0,67	0,40	0,22	0,29
Sp.o/L	-0,42	0,17	-0,54	0,04
Sp.n/L	-0,43	0,47	-0,42	0,19
L.tym/L	-0,28	0,08	-0,63	-0,21
F/L	-0,62	<b>-0,61</b>	0,10	-0,19
T/L	-0,64	-0,50	0,10	-0,07
C.s/L	-0,52	-0,31	-0,23	0,13
D.p./L	-0,53	0,07	0,46	0,04
C.i./L	-0,01	-0,20	-0,27	-0,32
M/L	-0,04	0,23	0,17	-0,48
L/(F+T)	<b>0,71</b>	<b>0,62</b>	-0,10	0,16
L.c/Lt.c	0,43	-0,57	-0,22	0,52
L.c*Lt.c/L	-0,47	0,25	0,53	0,21
L/(F+T+C.s)	<b>0,75</b>	0,57	0,06	0,06

Дискриминантный анализ индексов пропорциональности выявил ту же закономерность. Морфометрические расстояния (SMD) между двумя популяциями одного вида *H.orientalis* оказались больше (табл. 4), чем между популяциями, принадлежащими к разным видам квакш.

**Таблица 4.** Сравнение индексов тела квакш из трех популяций Армении по квадратным расстояниям Махаланобиса

Вид, популяция	<i>H.orientalis</i>		<i>H.savignyi</i> “Вохчи”
	“Мармарик”	“Дебед”	
<i>H.orientalis</i> “Мармарик”	0,00	39,74	11,08
<i>H.orientalis</i> “Дебед”	39,74	0,00	24,13
<i>H.savignyi</i> “Вохчи”	11,08	24,13	0,00

При вычислении коэффициентов дискриминантных (канонических) функций были получены данные, свидетельствующие о том, что функция 1 (Root 1) ответственна за 89% всей дискриминирующей мощности, в то время как функция 2 (Root 2) определяет только 15% дискриминирующей мощности. Факторная структура показывает, что наибольшие корреляции с дискриминантной функцией 1 имеют Фактор 1 и Фактор 2. Наибольшие корреляции с дискриминантной функцией 2 – Фактор 3. На рис. 1 Б представлена диаграмма рассеяния канонических значений для пар значений дискриминантных функций. Из рис. 1 Б видно, что квакши, принадлежащие к одной выборке, локализованы в определенных областях плоскости, при этом эллипсы рассеяния популяции “Мармарик” и популяции “Дебед” не имеют площадей перекрытия. Это свидетельствует о том, что популяции “Мармарик” и “Дебед” значительно различаются по совокупности исследованных показателей. Эллипс рассеяния популяции “Вохчи” локализован в определенной области плоскости и при этом имеет незначительные области перекрытия с популяцией “Мармарик”.

Наши результаты показали, что квакши *H. orientalis* из выборки северной популяции “Дебед” отличаются как от квакш центральной популяции “Мармарик” этого же вида, так и от квакш *H. savignyi* как по морфометрическим характеристикам тела, так и по разнообразию окраски и рисунка, и внутривидовой полиморфизм выражен у этого вида в большей степени, чем межвидовой.

Наблюдаемые различия могут быть объяснены особенностями изученных биотопов: особи квакш из популяций “Мармарик” и “Вохчи” были отловлены на затопленных участках берега, заросших в основном видами родов *Salix* L., вдоль быстротекущих небольших и неглубоких рек Мармарик и Вохчи, тогда как биотопы популяции “Дебед” во всех трех пунктах иные, это небольшие озера, расположенные на полянах в горно-лесном поясе и частично заросшие водно-болотными видами родов *Typha* L., *Carex* L., *Juncus* L. и др.

Авторы благодарят проф. С. Х. Пипояна (Армянский педагогический университет, Ереван), к.б.н. М. Ю. Каляшяна, к.б.н. Г. А. Карагян и к.б.н. М. Я. Рухкяна (Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван), к.б.н. С. Н. Литвинчука (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) за помощь и ценные рекомендации в процессе работы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке фонда “The Rufford Small Grants Foundation”, грант № 13769-1.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М., Просвещение. с. 415, 1977.
2. Егуазарян Е.М. Фауна и экология амфибий Армении. Автореферат докторской диссертации. Ереван, с. 44, 2008.
3. Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindarco R., Leviton A. Herpetofauna of Armenia and Nagorno Karabakh. Ithaca, New York. 10-50, 2011.
4. Dufresnes C., Gangoso L., Perrin N., Stock M. Stripeless tree frogs (*Hyla meridionalis*) with stripes on the Canary Islands. *Salamandra*. 47, 4, 232-236, 2011.
5. Egiasaryan E.M., Schneider H. The matting calls of tree frogs in Armenia (Anura, Hylidae). *Zool. Anzeig.*, 225, 113-122, 1990.
6. Gvoždik V., Moravec J., Variation of *H. savignyi*: A color pattern of Cypriote and Mainland populations. In: 12-th ordinary General meeting SHE, Sanit-Peterburg. p. 32-34, 2003.
7. Martirosyan A., I. Stepanyan. The karyotype of *Hyla savignyi* Audouin, 1827 (Amphibia: Anura) from Soluthern Armenia. *Comparative Cytogenetics*. 1, 2, 107-112, 2007.
8. Hoffmann, E.A., M.S. Blouin. A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70, 633-665, 2000.
9. Nikoghosyan G.N, Arzumanyan M.V., Stepanyan I.E. Color morph and color pattern variation in several populations of Armenian tree frogs. *Biological diversity and conservation problems of the fauna of the Caucasus-2*, International conference, 276-279, 2014.
10. Schneider H., Nevo E. Bio-acoustic study of the yellow-lemon tree frog, *Hyla arborea savignyi* Audouin. *Zool. Jb. Physiol.*, 76, 497-506, 1972.
11. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and reseach. Australian National University, Canberra, Australia.. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>, 2001.
12. Vences, M., P. Galan, D. R. Vieites, M. Puente, K. Oetter, S. Wanke Field body temperatures and heating rates in a montane frog population: the importance of black dorsal pattern for thermoregulation. *Annales Zoologici Fennici*. 39, 209-220, 2002.

Поступила 15.02.2017