



УДК 597.842:612.78 (292.452)

Н.А. Смирнов

Черновицкий областной краеведческий музей
ул. О. Кобылянской, 28, Черновцы, 58002 Украина
E-mail: nazarsm@ukr.net

К ИЗУЧЕНИЮ БРАЧНЫХ КРИКОВ КВАКШ РОДА *HYLA* (ANURA, HYLIDAE) ИЗ ПРЕДГОРИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Проанализированы брачные крики *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) и *H. orientalis* Bedriaga, 1890 из четырёх областей Украины. Обнаружены существенные различия между обыкновенными квакшами из Закарпатской области и восточными квакшами из Львовской, Черновицкой и Харьковской областей по таким параметрам, как длительность группы импульсов, интервал между группами импульсов, период группы импульсов, количество импульсов в группе импульсов, темп импульсов, доминантная частота в группе импульсов, длительность крика, интервал между криками, период крика, количество групп импульсов в крике. Установлено, что квакши из Львовской области по характеру крика занимают промежуточное положение между *H. arborea* из Закарпатья и *H. orientalis* из Черновицкой и Харьковской областей.

Ключевые слова: обыкновенная квакша, восточная квакша, *Hyla arborea*, *Hyla orientalis*, биоакустика, брачные крики, Украинские Карпаты, Украина.

Введение

Недавно, в результате изучения ядерной и митохондриальной ДНК, было доказано, что в Восточной Европе встречается не один, как считалось ранее, а два вида квакш рода *Hyla* Laurenti, 1768 (Stöck et al., 2008, 2012) — квакша обыкновенная, *H. arborea* (Linnaeus, 1758), и квакша восточная, *H. orientalis* Bedriaga, 1890. Проведённые сравнительные исследования на материалах с востока Европы не позволили обнаружить достаточно чётких отличий между указанными видами на цитогенетическом (Писанец и др., 2011) и морфологическом (Писанец, Матвеев, 2012) уровнях, хотя и показали наличие некоторых особенностей. В связи с этим возникает вопрос о доказательствах и методиках выяснения таксономической принадлежности квакш на упомянутых территориях. Одним из перспективных направлений исследований может стать анализ брачных криков самцов. Описанию и сравнительному анализу брачных криков квакш из отдельных регионов Украины посвящена предлагаемая статья.

Материал и методы

Брачные крики самцов квакш записывали в весенние периоды 2012 и 2013 гг. на встроенный микрофон камеры CANON IS 5S (частота дискретизации 44,1 кГц, разрядность оцифровки 16 бит). Записывающее устройство располагали на расстоянии 0,5–3,0 м от вокализирующих самцов. Параллельно с помощью ртутного термометра измеряли температуру воздуха и воды. Исследования проводили в трёх пунктах на юго-западном и северо-восточном макросклонах Украинских Карпат (рис. 1): **1** — окр. с. Нижний Коропец, Мукачевский р-н, Закарпатская обл., 48,363°N, 22,696°E, 125 м н.у.м., 10.05.2013, 15,0°C; **2** — окр. с. Колодница, Стрыйский р-н, Львовская обл., 49,240°N, 23,731°E, 320 м н. у. м., 9 и 11.05.2013, 10,5–14,5°C; **3** — окр. с. Шипинцы, Кицманский р-н, Черновицкая обл., 48,37°N, 25,73° E, 180 м н. у. м., 20 и 24.04.2012, 16–23.04.2013, 5,0–17,0°C. Для сравнения была использована выборка записей самцов с типичной территории восточной квакши: **4** — окр. с. Гайдары, Змиевский р-н, Харьковская обл., 49,615°N, 36,311°E, 140 м н.р.м., 21.05.2007 г. (материалы А.И. Зиненко, запись проведена на встроенный микрофон фотоаппарата MINOLTA Dimage 7Hi, частота дискретизации 8,0 кГц). В соответствии с современными взглядами на распространение квакш (Stöck et al., 2012) локалитет № 1 располагается в границах ареала *H. arborea*, а № 2, 3, 4 — *H. orientalis*.

В ходе камеральной обработки записанных звуковых файлов измеряли следующие параметры: ДИ — длительность группы импульсов, ИИ — интервал между двумя соседними группами импульсов, ПИ — период группы импульсов (время от начала одной группы импульсов до начала следующей), ДЧ — доминантная частота в группе импульсов, КИ — количество импульсов в группе импульсов, ДК — длительность крика, ИК — интервал между двумя соседними криками, ПК — период крика (время от начала одного крика до начала следующего), КГ — количество групп импульсов в крике. Рассчитывали темп импульсов $ТИ = КГ / ДК$ (поскольку записи из Харьковской области содержат лишь фрагменты криков, то в этом случае показатель ТИ определяли путём деления количества групп импульсов в имеющемся фрагменте на его длительность). Измерения признаков ДИ, ИИ, ПИ, ДЧ и КИ проводили в пятикратной повторности (для этого выбирали фрагменты из центральной части каждого отдельного крика), в последующем анализе использовали модальные (параметр КИ) или средние арифметические (остальные



Рис. 1. Места записи голосов квакш *H. arborea* (1) и *H. orientalis* (2–4): 1 — с. Нижний Коропец, 2 — с. Колодница, 3 — с. Шипинцы, 4 — с. Гайдары).

Fig. 1. Places of recording of *H. arborea* (1) and *H. orientalis* (2–4): 1 — Nyzhni Koropets, 2 — Kolodnytsia, 3 — Shypyntsi, 4 — Gajdary).

параметры) значения признаков. В качестве единицы выборки нами был принят отдельный крик. В общей сложности проанализировано 222 крика 40 самцов. Измерение временных и частотных характеристик сигналов проводили с помощью программы Audacity v. 2.0.3. (<http://audacity.sourceforge.net/>), для визуализации звуковых дорожек использовали Syrinx v. 2.6h (John Burt, <http://www.syrinxpc.com>), которая нередко используется в биоакустических исследованиях, в частности птиц (Грищенко, Яблоновская-Грищенко, 2012).

Для статистического анализа применяли пакеты программ MS Excel и Statistica 6.0. В таблицах обозначены среднее арифметическое и стандартное отклонение ($M \pm SD$), минимальное (min) и максимальное (max) значения, объём выборки (n). Степень взаимосвязи между параметрами рассчитывали с помощью коэффициента корреляции Пирсона (r). Сравнение выборок по отдельным признакам проводили с помощью U-критерия Манна–Уитни. Мету обобщенных различий определяли посредством дистанции Махаланобиса (MD). При проведении дискриминантного анализа использовали предварительно логарифмированные абсолютные значения признаков.

Результаты и обсуждение

Изучение биоакустических особенностей квакш рода *Hyla* на территории Европы и смежных регионов проводится уже почти столетия. В результате были достаточно подробно изучены голосовая активность, характер и структура криков ряда форм и популяций европейских хилид. Эти данные позволили пересмотреть установившиеся взгляды на статус некоторых таксонов и были использованы для описания новых видов. Правда, имеющиеся сведения относятся в основном к квакшам, обитающим на западе Европы (Schneider, 1967, 1974, 1985, 2001 a, 2004; Friedl, 2006; Richardson et al., 2010 и др.), в Закавказье (Egiasian, Schneider, 1990; Егиазарян, Шнейдер, 1991; Егиазарян, 2009) и Передней Азии (Schneider, 2000, 2001 b; Grach et al., 2007; Gvoždík, 2010). А вот на территории Восточной Европы этот вопрос ранее фактически не изучался. Нам известна всего одна публикация (Castellano et al., 2002), в которой представлена характеристика брачных криков квакш из Кодр, Республика Молдова. Наши исследования позволяют в некоторой степени восполнить этот пробел.

Полученные результаты свидетельствуют о существенных межпопуляционных отличиях по изученным параметрам брачных криков квакш (табл. 1 и 2). Причём большинство из них проявляют чёткую тенденцию к увеличению (ДИ, ИИ, ПИ, КИ, ДК, ИК, ПК) или снижению (ТИ) средних значений в направлении Н. Коропец — Колодница — Шипинцы (Гайдары). В целом у обыкновенных квакш (Закарпатье), по сравнению с восточными (Львовская, Черновицкая и Харьковская области), крики и отдельные их составляющие существенно короче, наблюдается заметное увеличение их темпа, а также некоторая редукция количества импульсов в группе импульсов. Возможными причинами таких различий могут являться: влияние условий среды (прежде всего, температуры), а также наличие реальных географических и/или видоспецифических особенностей.

Влияние температуры окружающей среды на параметры брачных криков мы изучили на примере квакш из Черновицкой области, поскольку здесь запись проводили в достаточно широком диапазоне температур (5,0–17,0°C). Известно, что для квакш характерна отрицательная корреляция между температурой и длительностью отдельных частей крика (Schneider, 1967, 1974, 2001 a). Наши данные в некоторой степени соответствуют этим закономерностям: отмечена статистически значимая ($p < 0,05$) умеренная зависимость от температуры воздуха параметров ДЧ ($r = 0,48$; $n = 90$) и ДИ ($r = -0,43$; $n = 90$), слабая — ТИ ($r = 0,29$; $n = 119$), КИ ($r = 0,28$; $n = 90$), ДК ($r = -0,23$; $n = 119$) и КГ ($r = -0,21$; $n = 119$).

Таблица 1. Характеристики параметров брачных криков квакш из Украины (M±SD, min – max, n).

Table 1. Characteristics the parameters of tree frogs mating calls from Ukraine (M±SD, min – max, n).

Параметр	Выборка				
	1	2	3	4	5
	<i>H. arborea</i> (Н. Коропец)	<i>H. orientalis</i> (Колодница)	<i>H. orientalis</i> (Шипинцы)	<i>H. orientalis</i> (Гайдары)	<i>H. orientalis</i> (обобщенная)
Длительность группы импульсов, мс	56,4 ± 3,2 50 – 63 29	64,6 ± 2,5 58 – 72 23	84,1 ± 8,1 68 – 100 90	77,0 ± 3,0 74 – 81 6	80,0 ± 10,5 58 – 100 119
Интервал между двумя соседними группами импульсов, мс	99,5 ± 27,9 69 – 180 29	121,4 ± 21,3 89 – 165 23	150,9 ± 38,8 98 – 261 90	155,0 ± 34,8 109 – 189 6	145,4 ± 37,5 89 – 261 119
Период группы импульсов, мс	155,0 ± 29,7 123 – 234 29	185,4 ± 21,2 153 – 228 23	233,3 ± 44,1 165 – 354 90	231,1 ± 33,3 187 – 262 6	223,9 ± 44,3 153 – 354 119
Доминантная частота, Гц	2227,1 ± 115,6 1923 – 2356 29	1987,1 ± 150,3 1822 – 2476 23	2028,5 ± 146,8 1795 – 2473 90	2142,2 ± 51,4 2085 – 2225 6	2026,2 ± 146,8 1795 – 2476 119
Кол-во импульсов в группе импульсов, n	7,9 ± 0,5 7 – 9 29	9,0 ± 0,5 8 – 10 23	9,1 ± 0,4 8 – 10 90	8,8 ± 0,4 8 – 9 6	9,1 ± 0,4 8 – 10 119
Темп импульсов, Гц	6,6 ± 0,9 4,2 – 9,1 68	5,4 ± 0,7 3,9 – 7,6 24	4,4 ± 0,73 2,9 – 7,7 119	4,3 ± 0,4 4,0 – 5,0 6	4,5 ± 0,8 2,9 – 7,7 149
Длительность крика, с	2,3 ± 0,8 0,8 – 6,0 68	11,5 ± 7,8 2,3 – 29,6 24	12,2 ± 16,3 2,2 – 144,0 119	–	12,1 ± 15,2 2,2 – 144,0 143
Интервал между криками, с	3,4 ± 2,5 0,4 – 13,8 61	15,2 ± 12,0 2,5 – 50,1 22	16,0 ± 19,8 0,4 – 104,3 98	2,2 2,2 1	15,7 ± 18,5 0,4 – 104,3 121
Период крика, с	5,4 ± 2,6 2,0 – 15,7 60	25,6 ± 15,4 8,9 – 73,3 21	29,2 ± 30,0 1,8 – 201,6 95	–	28,6 ± 27,9 1,8 – 201,6 116
Кол-во групп импульсов в крике	14,7 ± 4,3 6 – 38 68	59,5 ± 37,6 17 – 149 24	52,0 ± 61,2 8 – 424 119	–	53,3 ± 57,9 8 – 424 143
Кол-во самцов	8	7	20	5	32
Кол-во криков	68	24	124	6	154

Таблица 2. Результаты сравнения выборок квакш по параметрам брачных криков.

Table 2. Results the comparison of mating calls parameters of tree frogs from different localities.

Параметр	Номера сравниваемых выборок*						
	1 – 2	1 – 3	1 – 4	2 – 3	2 – 4	3 – 4	1 – 5
Длительность группы импульсов	+++	+++	+++	+++	+++	+	+++
Интервал между двумя соседними группами импульсов	+++	+++	++	+++	+	н/д	+++
Период группы импульсов	+++	+++	+++	+++	+	н/д	+++
Доминантная частота	+++	+++	+	н/д	++	++	+++
Количество импульсов в группе импульсов	+++	+++	++	н/д	н/д	н/д	+++
Темп импульсов	+++	+++	+++	+++	++	н/д	+++
Длительность крика	+++	+++	–	н/д	–	–	+++
Интервал между криками	+++	+++	–	н/д	–	–	+++
Период крика	+++	+++	–	н/д	–	–	+++
Количество групп импульсов в крике	+++	+++	–	+	–	–	+++
Дистанция Махаланобиса	13.0	35.5	23.1	16.1	11.8	3.4	–

Примечание. * – номера выборок те же, что и в таблице 1; н/д – разница статистически недостоверна; + – < 0,05; ++ – < 0,01; +++ – < 0,001.

Итак, наблюдаемые отличия между географическими выборками вряд ли в полной мере можно объяснить лишь влиянием температурного фактора. Например, тенденции к заметному увеличению темпов криков у *H. arborea* из Закарпатья отчетливо проявляются при сравнении записей из разных географических пунктов, сделанных при близких температурных условиях (рис. 2, а, б, в), в то время как крики из одного локалитета, записанные при разных температурах, имеют сходный темп (рис. 2, г, д). Следовательно, можно предположить, что обнаруженные нами отличия в большей степени являются результатом географической (межвидовой?) изменчивости.

С целью проследить влияние на характеристики криков географической составляющей мы провели сравнение наших материалов с записями из типичной территории *H. orientalis* – Харьковской области (табл. 1, 2; рис. 2, д).

В результате установлено, что крики квакш из Харьковской и Черновицкой областей довольно близки (статистически значимые различия обнаружены лишь по двум из шести проанализированных признаков), несмотря на то, что географическое расстояние между этими пунктами составляет около 800 км. При сравнении с *H. arborea* из Закарпатья обе указанные выборки восточных квакш по большинству признаков показали весьма заметные отличия по средним, а в некоторых случаях (ДИ) – и по крайним значениям. Кроме того, наблюдаются существенные отличия по частотному распределению значений некоторых параметров криков (рис. 3).

При этом амфибии из Львовской области по большинству параметров брачных криков занимают промежуточное положение между квакшами из Черновицкой и Харьковской областей с одной стороны и особями из Закарпатья – с другой.

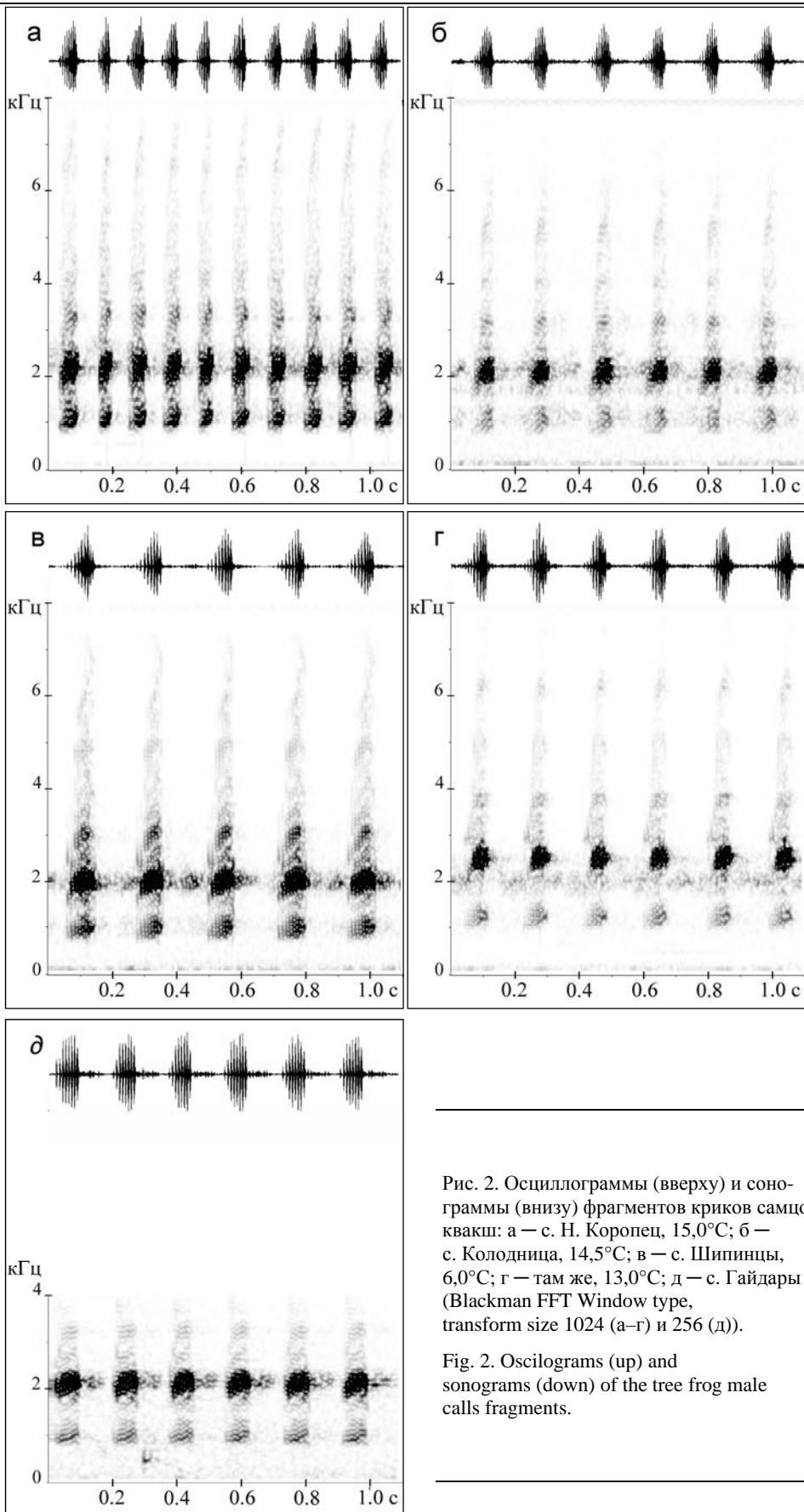


Рис. 2. Осциллограммы (вверху) и сонограммы (внизу) фрагментов криков самцов квакш: а — с. Н. Коропец, 15,0°C; б — с. Колодница, 14,5°C; в — с. Шипинцы, 6,0°C; г — там же, 13,0°C; д — с. Гайдары (Blackman FFT Window type, transform size 1024 (а–г) и 256 (д)).

Fig. 2. Oscillograms (up) and sonograms (down) of the tree frog male calls fragments.

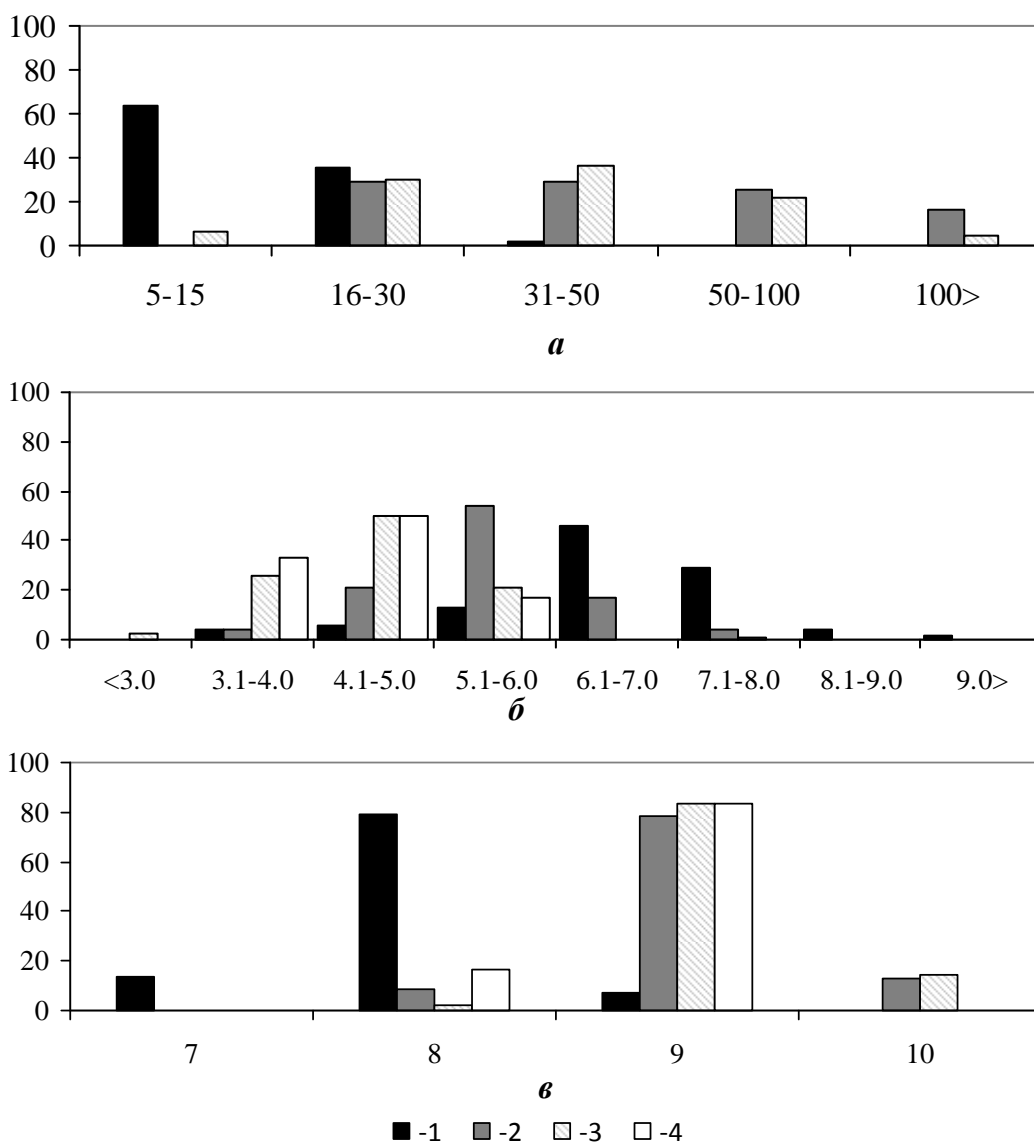


Рис. 3. Распределение значений (%) трёх параметров: **а** — количество групп импульсов в крике; **б** — темп импульсов; **в** — количество импульсов в группе импульсов. Номера выборок как на рис. 1.

Fig. 3. Distribution of the values (%) of three parameters: **а** — pulse groups per call, **б** — pulse group rate, **в** — pulses per pulse group. sample numbers are as on fig. 1.

Эти особенности хорошо проявляются при сравнении выборок посредством дискриминантного анализа (Wilk's $\Lambda = 0,083$, $F = 37,720$, $p < 0,0001$). В связи с тем, что часть параметров для выборки из Харьковской области не измерялась, дискриминантный анализ данных проводили с использованием 5 признаков (ДИ, ИИ, ДЧ, КИ, ТИ). Результаты представлены в таблице 3 и на рисунке 4.

На рисунке 4 видно, что вдоль первой канонической оси (описывает 88,5% изменчивости; определяется в основном параметрами ДИ ($r = 0,85$), КИ ($r = 0,43$) и ТИ ($r = -0,41$)), *H. orientalis* из Черновицкой и Харьковской областей формируют одно облако, которое хорошо отделено от *H. arborea* из Закарпатья. При этом львовские квакши занимают промежуточное положение. Вдоль второй канонической оси (описывает 10,6% изменчивости; в наибольшей степени коррелирует с

Таблица 3. Результаты дискриминантного анализа брачных криков самцов квакш.

Table 3. Discriminant analysis results of the tree frog males mating calls.

№ выборки*	Абсолютные значения				Правильно классифицированные крики, %
	1	2	3	4	
1	28	1	0	0	96,6
2	2	19	1	1	82,6
3	0	3	87	0	96,7
4	0	0	3	3	50,0
Общее	30	23	91	4	92,6

Примечание. * — номера выборок те же, что и в таблице 1.

параметрами КИ ($r = -0,66$) и ДЧ ($r = 0,51$)), выборка квакш из Львовской области несколько дифференцируется от остальных географических групп.

Весьма показательным является сравнение проанализированных выборок по комплексу признаков с помощью метрики Махаланобиса. В соответствии с полученными результатами к *H. arborea* из Закарпатья значительно ближе львовские *H. orientalis*, чем черновицкие или харьковские (табл. 2). А брачные крики самцов квакш из Львовской области ближе по своим параметрам к харьковским, чем к закарпатским или черновицким. При этом MD между выборками восточных квакш из Черновицкой и Харьковской областей существенно меньше, особенно если принять во внимание географическое расстояние между ними.

В целом использование пяти параметров позволяет с вероятностью 98,7% идентифицировать крики *H. arborea* и *H. orientalis*, а также, с вероятностью 92,6%, — географические группировки (табл. 3). Лучше всего дискриминируются квакши из Черновицкой и Закарпатской областей (табл. 3).

Ещё одним подтверждением дискретности криков квакш из трёх пунктов в предгорьях Украинских Карпат служат результаты сравнения на уровне отдельных особей (задействованы самцы, для которых по пяти параметрам проанализированы не менее двух отдельных криков). С помощью дискриминантного анализа рассчитывали дистанцию Махаланобиса, а полученную матрицу анализировали посредством кластерного анализа. Как видно на рисунке 5, изученные особи формируют три хорошо обособленные кластера. Лишь в одном случае крики самца из Черновицкой области ближе по своим характеристикам к таковым особей из Львовской области. Причём, крики квакш из Черновицкой области существенно дистанцируются от двух других групп.

Проведённые исследования не только показывают заметные отличия между *H. arborea* и *H. orientalis* с территории Украины, но и свидетельствуют о своеобразии брачных криков самцов квакш из Львовской области. Причины такого явления нам пока не ясны. Однако, учитывая результаты сравнения криков восточных квакш из Харьковской и Черновицкой областей, можно допустить, что наблюдаемые особенности не являются проявлением географической изменчивости. Хотим отметить тот факт, что львовский локалитет расположен приблизительно в 100–150 км к востоку от Низких Бескид, через которые, вероятно, контактируют популяции квакш, населяющие бассейны Дуная и Вислы. Здесь же предположительно

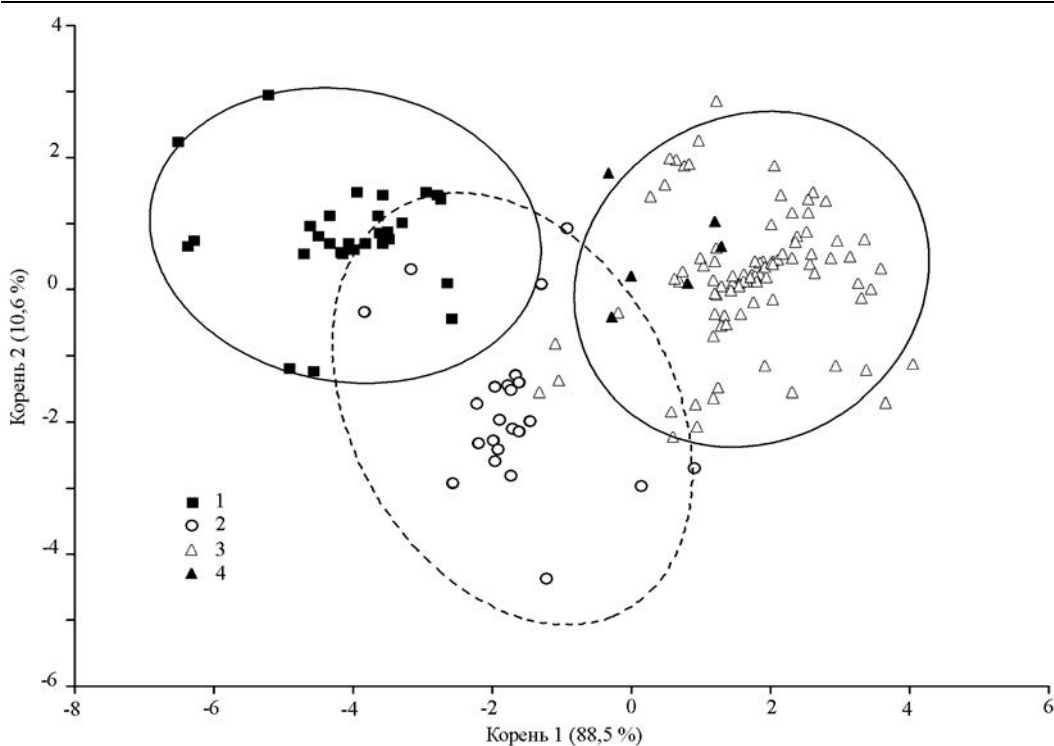


Рис. 4. Расположение криков квакш в пространстве первой и второй канонических переменных. Номера выборок как на рис. 1.

Fig. 4. Scatterplot of tree frog calls in the space of the first and second canonical variables. The sample numbers are as on fig. 1.

проходит граница ареалов *H. arborea* и *H. orientalis*, а несколько севернее располагается зона интерградации между этими видами, которая проходит, как установлено, по долине реки Висла в Польше (Stöck et al., 2012). При этом границы ареалов двух упомянутых видов восточноевропейских квакш достаточно хорошо документированы с помощью молекулярно-генетических методов в нижнем и среднем течении этой водной артерии, а вот в её верховьях (которые, кстати, простилаются и на территорию Украины в западных и северных районах Львовской области) — не изучены. Поскольку серьезные географические преграды вдоль северного и северо-восточного макросклона Восточных Карпат отсутствуют, нельзя исключать, что в этом регионе зона контакта между обыкновенной и восточной квакшами расположена восточнее, чем считается, и, возможно, заходит на территорию Украины. В таком случае отмеченные особенности квакш из Львовской области могут быть следствием близости зоны контакта, что наложило определенный отпечаток на характер брачных криков. Впрочем, с таким предположением не согласуется тот факт, что в окрестностях города Сколе, расположенного всего в 30 км к юго-западу от места наших исследований в том же речном бассейне (речка Стрый), в соответствии с результатами молекулярно-генетических исследований обитают *H. orientalis* (Stöck et al., 2012). Таким образом, этот вопрос, по нашему мнению, требует дальнейших разносторонних исследований с привлечением более обширного материала.

Итак, полученные результаты свидетельствуют об отличиях между брачными криками самцов квакш из различных географических пунктов Украинских Карпат. В связи с этим несомненно актуально сравнение наших и литературных данных по другим регионам. К сожалению, описания криков квакш у разных авто-

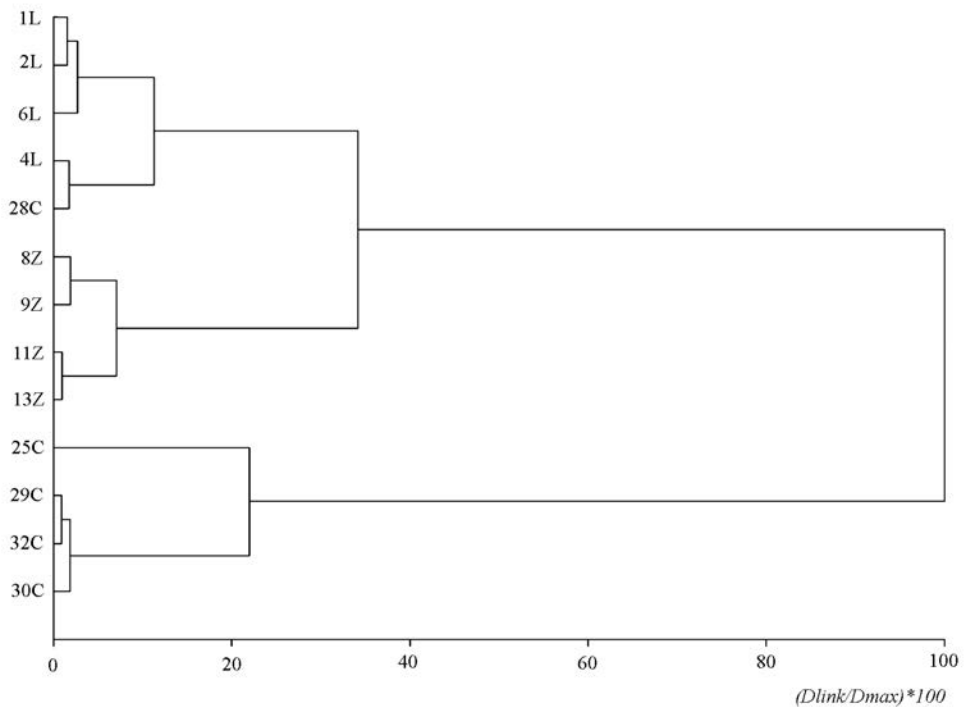


Рис. 5. Дендрограмма сходства криков квакш (Ward's method, Euclidean distances). L — Колодница, Z — Н. Коропец, C — Шипинцы; цифры означают номер самца.

Fig. 5. Dendrogram of the similarities of tree frog mating calls. L — Kolodnytsia, Z — Nyzhni Koropets, C — Shypyntsi; the tip labels indicate the individual male number.

ров отличаются по использованным параметрам и форме представления данных (среднее значение, уравнение регрессии), что затрудняет сравнение. Поэтому мы выбрали два признака (длительность группы импульсов и количество импульсов в группе импульсов), которые наиболее часто используют исследователи, занимающиеся биоакустикой квакш. В том случае, если для признака ДИ не указывалось среднее значение, но имелось уравнение регрессии, мы рассчитывали ожидаемое значение при температуре 15 °С. В целом, выборки, которые в соответствии с современными взглядами на распространение квакш, основанных на результатах молекулярно-генетических исследований (Stöck et al., 2012), принадлежат к двум разным видам, не разделяются между собой (рис. 6). Не отмечены и чёткие географические закономерности в вариабельности проанализированных параметров.

Однако в плоскости параметров ДИ-КИ можно выделить три группы выборок *H. arborea*. Первую из них формируют квакши из центральной и юго-западной Германии, параметры криков которых близки к таковым восточных квакш из Украины и западной Турции; вторую — особи с Крита, которые довольно сходны с восточными квакшами из Азербайджана и Ирана; третью — амфибии из Закарпатья и южной Германии. К последней группе близка выборка *H. orientalis* из центральной Молдовы. В связи с этим следует упомянуть, что в нашем распоряжении имеется несколько записей криков квакш из Молдовы (Плаюл Фагулуй) и Германии (Ганновер) (материалы А.И. Зиненко). По своим характеристикам они весьма близки к крикам *H. arborea* из центральной Германии и *H. orientalis* из Украины, Турции, Армении и Ирана, описанным в литературе. Это может свидетельствовать об отличиях в методических подходах при обработке данных С. Каstellано и его коллег (Castellano et al., 2002) в сравнении с принятыми нами и некоторыми дру-

гими исследователями. Косвенно об этом свидетельствуют и заметные отличия при сравнении данных этих авторов с материалами Г. Шнейдера (Schneider, 1974, 2004) по двум другим видам — *H. sarda* (De Betta, 1853) и *H. intermedia* (Boulenger 1882).

Несколько обособленно располагаются две выборки восточных квакш (Львовская область Украины и Южная Турция). В целом по параметру КИ довольно близки выборки квакш с территорий Среднеевропейской (№ 1, 2) и Восточно-Европейской (№ 6, 7, 9) равнин, а также Малой Азии (№ 10, 11), несколько дальше отстоят выборки из севера Иранского нагорья (№ 13), Закавказья (№ 12) и острова Крит (№ 5). Сильнее всего от остальных групп отличаются крики квакш из Среднедунайской низменности (№ 4) и связанных с ней долиной р. Дунай северных предгорий Альп (№ 3) — для них свойственны наименьшие средние значения КИ и ДИ среди всех проанализированных нами выборок (рис. 6). К этой группе близ-

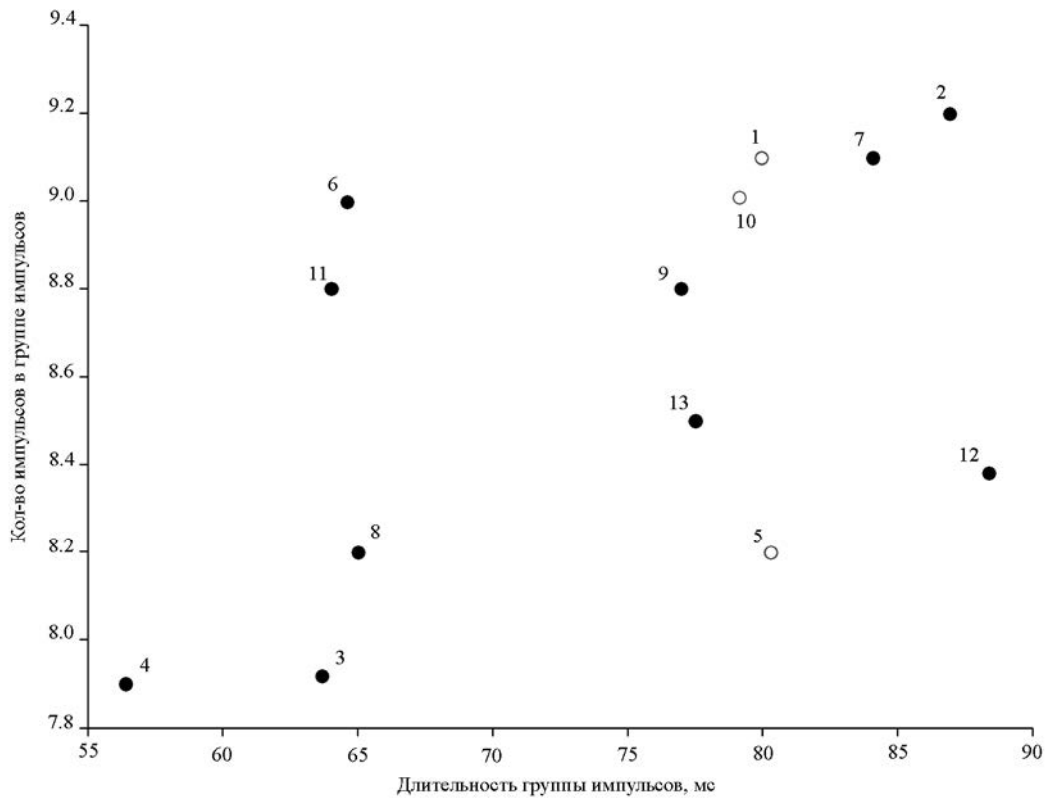


Рис. 6. Соотношение двух параметров криков квакш в географических выборках (значение ДИ: среднее (●), рассчитанное по уравнению регрессии для температуры 15 °С (○)). *H. arborea*: 1 — юго-западная Германия (Schneider, 2000), 2 — центральная Германия (Egiasarian, Schneider, 1990), 3 — южная Германия (Friedl, 2006), 4 — Украина, Закарпатье (настоящее исследование). *H. orientalis*: 5 — Крит (Schneider, 2000), 6 — Украина, Львовская область (настоящее исследование), 7 — Украина, Черновицкая область (настоящее исследование), 8 — Молдова, Кодры (Castellano et al., 2002), 9 — Украина, Харьковская область (настоящее исследование), 10 — западная Турция (Schneider, 2000), 11 — южная Турция (Schneider, 2001 b), 12 — Армения (Egiasarian, Schneider, 1990), 13 — Иран (Gvoždík, 2010).

Fig. 6. Ratio of two parameters of the tree frog calls in geographical samples (the values duration of the pulse group: mean (●), calculated from regression equation at 15 °C (○)). *H. arborea*: 1 — SW Germany (Schneider, 2000), 2 — Central Germany (Egiasarian, Schneider, 1990), 3 — S Germany (Friedl, 2006), 4 — Ukraine, Transkarpathians (this study). *H. orientalis*: 5 — Crete (Schneider, 2000), 6 — Ukraine, L'viv province (this study), 7 — Ukraine, Chernivtsi province (this study), 8 — Moldova, Kodri (Castellano et al., 2002), 9 — Ukraine, Kharkiv province (this study), 10 — W Turkey (Schneider, 2000), 11 — S Turkey (Schneider, 2001 b), 12 — Armenia (Egiasarian, Schneider, 1990), 13 — Iran (Gvoždík, 2010).

ки по биоакустическим характеристикам квакши из юго-восточной Франции (на рис. 6 не представлены) (Richardson et al., 2010). Во всяком случае, значения ряда параметров у них ближе к паннонским квакшам, чем к особям из других территорий (ДИ — $55 \pm 7,5$ мс; ТИ (рассчитано по Richardson et al., 2010, fig. 1, a) — около 7,7; КГ — 26 ± 11). Учитывая, что Среднедунайская (= Паннонская) низменность является в значительной степени изолированным регионом, который стал местом образования ряда таксонов земноводных (например, подвидов тритонов *Triturus dobrogicus macrosoma* (Boulenger, 1908) и *Lissotriton vulgaris ampelensis* Fuhn, 1951), можно предположить, что своеобразность криков местных квакш объясняется наличием здесь их отдельной формы, таксономический статус которой пока не установлен. Правда, ядерная и митохондриальная ДНК паннонских квакш фактически не отличаются от таковых у *H. arborea* из других участков её ареала (Stöck et al., 2012), что не согласуется с таким предположением. Однако результаты изучения размера генома квакш (Литвинчук и др., 2008) свидетельствуют, что у европейских *H. arborea* s.l., которые теперь разделены на два самостоятельных вида (Stöck et al., 2012), существуют две географические группировки, которые заметно отличаются по указанному параметру (средние различия 4,1%). Одна из них населяет запад Европы (Францию) и Паннонскую низменность (размер генома 10,26–10,51 пикограмм (пг)), а другая — восток Европы и Турцию (10,60–11,00 пг). Таким образом, они вполне соответствуют выделенным по результатам анализа ДНК видам (*H. arborea* s.s. и *H. orientalis*). Примечательно также определенное совпадение этих данных со сведениями об изменчивости биоакустических параметров криков квакш (см. выше). К сожалению, отсутствие сведений о размере генома квакш из Центральной Европы пока не позволяет сделать окончательное заключение о соотношении характера изменчивости этого параметра с биоакустическими данными. По нашему мнению, не исключено обитание на территории Среднедунайской низменности и смежных районов Западной Европы отдельной формы (возможно, подвида) квакши.

В целом, полученные результаты говорят о возможности использования для диагностики квакш фауны Украины характеристик брачных криков. Но представляется целесообразным дальнейшее расширение географии исследований с использованием большего числа характеристик брачных криков для уточнения видовых и географические особенностей, а также влияния температурных и других факторов среды.

Заключение

Проведённые исследования показывают существенные отличия по характеру брачных криков между двумя видами квакш (*H. arborea* и *H. orientalis*) фауны Украины. Так, у обыкновенных квакш крики заметно укорочены, для них характерно значительно меньшее количество групп импульсов на крик, чем у восточных квакш. Кроме того, *H. arborea* обладают более высоким темпом крика и, соответственно, значительно меньшей длительностью отдельных составляющих. Это проявляется в отличиях по таким параметрам как длина группы импульсов, интервал между группами импульсов, период группы импульсов, количество импульсов в группе импульсов.

Надёжность идентификации упоминаемых видов квакш достигает 98,7%. При этом причины специфичности брачных криков самцов из Львовской области, которые по своим характеристикам занимают промежуточное положение между *H. arborea* из Закарпатья и *H. orientalis* из Черновицкой и Харьковской областей, нуждаются в дальнейшем изучении. Не исключено, что обнаруженные нами особенности могут быть результатом географической близости к зоне интерграда-

ции между обыкновенной и восточной квакшами.

Автор искренне признателен А.И. Зиненко (Харьков, Украина) за любезно предоставленные записи голосов кваки, обсуждение результатов и критические замечания, а также д-ру Г. Шнейдеру (Dr. H. Schneider, Бонн, Германия) за предоставленные редкие литературные источники.

- Грищенко В.Н., Яблоновская-Грищенко Е.Д., 2012. Использование биоакустических методов в фаунистических исследованиях // Беркут. — **21**, вип. 1–2. — С. 183–200.
- Егиазарян Э.М., 2009. Биоакустическая характеристика амфибий Армении // Биол. журн. Армении. — **61**, № 1. — С. 75–77.
- Егиазарян Э.М., Шнейдер Г.С., 1991. Новые исследования структуры и изменчивости брачного крика лягушки *Hyla savignyi* (Anura: Hylidae) в Армении // Биол. журн. Армении. — **44**, № 3. — С. 181–186.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран. Вopr. герпетологии : Матер. Третьего съезда Герпет. об-ва им. А.М. Никольского (Пушино-на-Оке, 9–13 сентября 2006 г.). — СПб : Изд-во СПбГУ. — С. 247–257.
- Писанец Е.М., Манило В.В., Матвеев А.С., 2011. Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, *Hyla arborea* и восточной, *H. orientalis* квакш Восточной Европы (Amphibia, Hylidae) // Праці Укр. герпет. т-ва. — № 3. — С. 128–138.
- Писанец Е.М., Матвеев А.С., 2012. Предварительные материалы по изменчивости квакш (Amphibia, Hylidae) Восточной Европы // Матер. Пятого съезда Герпет. об-ва им. А.М. Никольского (Минск, 25–28 сентября 2012 г.). — Минск : Право и экономика. — С. 241–248.
- Castellano S., Cuatto V., Rinella R., Rosso A., Giacomini C., 2002. The advertisement call of the european threefrogs (*Hyla arborea*): a multilevel study of variation // Ethology. — **108**. — P. 75–89.
- Egiasian E.M., Schneider H., 1990. The mating calls of three frogs in Armenia (Anura, Hylidae) // Zool. Anz. — **225**, N 3/4. — S. 113–122.
- Friedl W.P., 2006. Individual male calling pattern and male mating success in the european treefrog (*Hyla arborea*): is there evidence for directional or stabilizing selection on male calling behavior? // Ethology. — **112**. — P. 116–126.
- Grach S., Plessner Y., Werner Y.L., 2007. A new, sibling, tree frog from Jerusalem (Amphibia: Anura: Hylidae) // J. of Natural History. — **41**, N 9–12. — P. 709–728.
- Gvoždík V., 2010. Second species of the tree frog, *Hyla orientalis* (formerly *H. arborea*), from Iran confirmed by acoustic data // Herpetology Notes. — **3**. — P. 41–44.
- Richardson C., Joly P., Léna J.-P., Plénet S., Lengagne T., 2010. The challenge of finding a high-quality male: a treefrog solution based on female assessment of male calls // Behavior. — **147**. — P. 1737–1752.
- Schneider H., 1967. Rule und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.) // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. — **57**. — S. 174–189.
- Schneider H., 1974. Structure of the mating calls and relationships of the European tree frogs (Hylidae, Anura) // Oecologia (Berlin). — **14**. — S. 99–110.
- Schneider H., 1985. Bioakustische und verhaltensphysiologische Untersuchungen am Laubfrosch der Kanaren (*Hyla meridionalis*) // Bonner zoologische Beiträge. — **36**, H 3/4. — S. 277–286.
- Schneider H., 2000. Bioacoustic demonstration of the Tree Frog, *Hyla arborea*, (Amphibia: Anura) in western Turkey // Zool. in the Middle East. — **21**. — P. 77–85.
- Schneider H., 2001 a. Bioacoustic studies in European anuras // Herpetologia Candiana. — Irakleio. — P. 21–32.
- Schneider H., 2001 b. The distribution of *Hyla arborea* and *H. savignyi* on the south coast of Turkey (Amphibia: Anura) // Zool. in the Middle East. — **23**. — P. 61–69.
- Schneider H., 2004. The advertisement call of *Hyla intermedia* Boulenger, 1882 in comparison to that of *Hyla arborea arborea* (Linnaeus, 1758) (Anura: Hylidae) // Bonner zoologische Beiträge. — **52**, H 1/2. — S. 115–120.
- Stöck M., Dubey S., Klütsch C., Litvinchuk S.N., Scheidt U., 2008. Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group // Mol. Phyl. and Evol. — **49**, Iss. 3. — P. 1019–1024.
- Stöck M., Dufresnes C., Litvinchuk S.N., Lymberakis P., Biollay S., Berroneau M., Borzée A., Ghali K., Ogielska M., Perrin N., 2012. Cryptic diversity among Western Palearctic tree frogs: Postglacial range expansion, range limits, and secondary contacts of three European tree frog lineages (*Hyla arborea* group) // Mol. Phyl. and Evol. — **65**, Is. 1. — P. 1–9.

Н.А. Смирнов

ДО ВИВЧЕННЯ ШЛЮБНИХ КРИКІВ КВАКШ РОДУ *HYLA* (ANURA, HYLIDAE) З ПЕРЕДГІР'ІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Проаналізовані шлюбні крики *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) і *H. orientalis* Bedriaga, 1890 з чотирьох областей України. Виявлені суттєві відмінності між звичайними квакшами із Закарпатської області та східними квакшами з Львівської, Чернівецької й Харківської областей за такими параметрами як тривалість групи імпульсів, інтервал між групами імпульсів, період групи імпульсів, кількість імпульсів у групі імпульсів, темп імпульсів, домінантна частота у групі імпульсів, тривалість крику, інтервал між криками, період крику, кількість груп імпульсів на крик. Встановлено, що квакші з Львівської області за характером крику займають проміжне положення між *Hyla arborea* із Закарпаття і *H. orientalis* з Чернівецької та Харківської областей.

Ключові слова: квакші, звичайна квакша, східна квакша, *Hyla arborea*, *Hyla orientalis*, біоакустика, шлюбні крики, Українські Карпати, Україна.

N.A. Smirnov

ON THE STUDY THE MATING CALLS OF GENUS *HYLA* (ANURA, HYLIDAE) EUROPEAN TREE FROGS FROM THE UKRAINIAN CARPATHIANS FLOOTHILS

The mating calls of *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) and *H. orientalis* Bedriaga, 1890 from the four provinces of Ukraine were analysed. The clear differences between Common Tree Frog from the Zakarpattia province and Eastern Tree Frog from the L'viv, Chernivtsi and Kharkiv provinces were found on such parameters as duration of the pulse group, interval between pulse groups, period of pulse group, pulses per pulse group, pulse group rate, dominant frequencies, call duration, call interval, inter call period, call period, pulse groups per call. Tree Frogs from the L'viv province show an intermediate parameter values between both *H. arborea* from the Zakarpattya province and *H. orientalis* from the Chernivtsi and Kharkiv provinces.

Key words: tree frogs, Common Tree Frog, Eastern Tree Frog, *Hyla arborea*, *Hyla orientalis*, bioacoustics, mating calls, Ukrainian Carpathians, Ukraine.