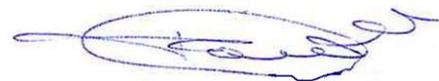


Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Национальный исследовательский Томский государственный университет»

На правах рукописи



Волонцевич Роман Владимирович

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК
ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ *RANA ARVALIS* NILSSON, 1842
В ЮГО-ЗАПАДНОЙ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТЯХ АРЕАЛА
(В ПРЕДЕЛАХ РОССИИ)

03.02.04 – Зоология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук, доцент
Куранова Валентина Николаевна

Томск – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	7
Глава 1. Демографическая структура и жизненные циклы земноводных: современные проблемы (литературный обзор)	13
1.1 Половозрастная структура	14
1.2 Рост	19
1.3 Репродуктивные характеристики самок	20
Глава 2. Материалы и методики исследований	24
2.1 Полевые экологические методики	27
2.1.1 Отлов и учеты численности	27
2.1.2 Размножение	28
2.2 Гистологические методики	29
2.2.1 Определение возраста	29
2.3 Методики морфометрического исследования	32
Глава 3. Физико-географическая характеристика районов исследований	37
3.1 Неруссо-Деснянское Полесье (западная часть восточно-европейской равнины, Россия) – Брянская область	38
3.2 Равнинная часть юго-востока Западной Сибири – Томская область	43
3.3 Горные районы юго-востока Западной Сибири – Кемеровская область	46
Глава 4. Ареал, биотопическое распределение и основные аспекты образа жизни модельного вида – остромордой лягушки <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842	50
4.1 Распространение и подвиды	50
4.2 Биотопическое распределение и численность	50
4.2.1 «Брянская» популяция	51
4.2.2 «Томская» популяция	51
4.2.3 «Кемеровская» популяция	53
4.3 Некоторые аспекты экологии жизни модельного вида – остромордой лягушки <i>R. arvalis</i>	54
4.3.1 Активность	54
4.3.2 Биотопы размножения	56

4.4 Межгодовая изменчивость фенологии размножения на примере «томской» популяции <i>R. arvalis</i>	57
4.5 Межгодовая динамика половозрастного состава «томской» популяции в период размножения	63
Глава 5. Изменчивость морфометрических признаков разных популяций остромордой лягушки <i>R. arvalis</i> Nilsson, 1842	66
5.1 Внутрипопуляционная изменчивость	66
5.1.1 «Брянская» популяция	66
5.1.2 «Томская» популяция	70
5.1.3 «Кемеровская» популяция.....	74
5.2 Межпопуляционная изменчивость.....	77
Глава 6. Внутри- и межпопуляционная изменчивость роста и возрастного состава размножающейся части популяций остромордой лягушки <i>R. arvalis</i> Nilsson, 1842	91
6.1 Внутрипопуляционная изменчивость роста половозрелых особей разных популяций	91
6.1.1 «Брянская» популяция	56
6.1.2 «Томская» популяция	95
6.1.3 «Кемеровская» популяция.....	96
6.2 Межпопуляционная изменчивость роста половозрелых особей разных популяций	97
6.3 Изменчивость возрастного состава и длины тела самцов и самок каждой из исследованных популяций <i>R. arvalis</i>	98
6.3.1 Половые различия длины тела и возрастного состава «брянской» популяции	98
6.3.1.1 Межгенерационная изменчивость длины тела «брянской» популяции ...	101
6.3.2 Половые различия длины тела и возрастного состава «томской» популяции	103
6.3.2.1 Межгенерационная изменчивость длины тела «томской» популяции <i>R. arvalis</i>	106

6.3.3 Половые различия длины тела и возрастного состава «кемеровской» популяции остромордой лягушки	109
6.4 Межпопуляционное сравнение по возрастному составу и длине тела самцов и самок <i>R. arvalis</i>	110
6.5 Математические модели расчета длины тела и их некоторые возможности на примере «томской» популяции <i>R. arvalis</i>	115
6.5.1 Математические модели расчета длины тела особей.....	116
6.5.1.1 Сравнение длины тела особей, переживших одну зимовку	118
6.5.1.2 Сравнение длины тела особей, переживших две зимовки.....	121
6.5.1.3 Сравнение длины тела особей, переживших три зимовки	122
6.5.1.4 Сравнение длины тела особей, переживших четыре зимовки	123
Глава 7. Внутри- и межпопуляционная изменчивость репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки <i>R. arvalis</i> Nilsson, 1842	127
7.1 Внутрипопуляционные особенности изменчивости репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки	128
7.1.1 «Брянская» популяция	128
7.1.2 «Томская» популяция	135
7.1.3 «Кировская» популяция.....	135
7.2 Межпопуляционные сравнение репродуктивных характеристик.....	136
7.2.1 Сравнения по характеру изменения плодовитости, диаметра яйца и относительной массы кладки в зависимости от возраста и длины тела.....	136
7.2.1.1 Плодовитость	136
7.2.1.2 Диаметр яйца	139
7.2.1.3 Репродуктивное усилие и относительная масса кладки	140
7.3 Популяционные особенности взаимосвязей репродуктивных характеристик <i>R. arvalis</i>	147
7.3.1 Межпопуляционное сравнение по силе взаимосвязи плодовитости, диаметру яйца, относительной массы кладки и репродуктивному усилию	147
7.3.2 Межпопуляционное сравнение по знаку и величине корреляции плодовитости и диаметра яйца	148

7.3.3 Межпопуляционное сравнение по силе различий совокупности репродуктивных характеристик впервые размножающихся самок с самками более старших возрастов.....	149
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	154
Список литературы	157
ПРИЛОЖЕНИЕ А Протокол изготовления временных препаратов поперечных срезов кости голени остромордой лягушки <i>R. arvalis</i> для определения возраста (по методике Э.М. Смириной, 1972)	174

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Изучение биологического разнообразия на внутривидовом и популяционном уровнях имеет особое значение, поскольку оно является источником разнообразия на более высоких уровнях (Северцов, 1990). Изучение механизмов, обеспечивающих устойчивость вида в меняющихся условиях обитания, – одна из важнейших проблем популяционной биологии. Бесхвостые амфибии, имеющие широкий ареал обитания, захватывающий несколько природных зон с различными ландшафтами, в пределах которых занимают разнообразные биотопы и имеют высокую численность, являются удобными модельными объектами для проведения длительных популяционных исследований, а также решения экологических механизмов, лежащих в основе изменчивости (Ищенко, 1989; Ishchenko, 2003, 2005; Кабардина, 2004; Ляпков, 2009, 2010, 2013; Ляпков и др., 2011; Лада, 2012).

Объектом наших исследований являлась остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Ranidae, Anura, Amphibia), относящаяся к группе бурых лягушек (группа *Rana temporaria*) и имеющая обширный ареал в Палеарктике. У данного вида можно проследить изменение морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик на географическом и локальном уровне.

Многие исследователи на протяжении долгого периода времени обращали свое внимание на решение вопросов морфометрических характеристик остромордой лягушки. Вопрос морфологии вида на разных этапах развития особи имеет важное значение в решении проблем таксономии, изменчивости и адаптаций к условиям окружающей среды (Ищенко, 1978, 1989, 1999; Щупак, 1985; Гитиятуллина, 1989; Косова, 1996; Ляпков и др., 2011; Лада, 2012). Известно, что у бесхвостых амфибий умеренной зоны изменчивость морфологических признаков на стадии личиночного роста, а также изменчивость фенотипического облика в процессе постметаморфического развития зависит от такого фактора как сумма эффективных температур в данной точке ареала.

В настоящее время остаются слабо изученными как эволюционные факторы, так и онтогенетические механизмы формирования половых размерных

различий у бесхвостых амфибий. Одной из основных причин размерного полового диморфизма называют различия в возрастном составе пространственно разделенных популяций, возрасте первого размножения, лучшей выживаемости, среднем возрасте: самки часто старше, и поэтому крупнее (Monnet, Cherry, 2002). Однако, свидетельств в пользу лучшей выживаемости самок немного (Ляпков и др., 2006). Кроме того, предложенная концепция не учитывает существования половых различий темпов роста. Вместе с тем, крайне ограничено количество работ, посвященных изучению возрастной структуры, репродуктивных и морфометрических характеристик отдельных популяций бурых лягушек (Ищенко, 1978; 1999, 2008; Ляпков, Корнилова, 2007; Ляпков и др., 2009, 2010).

Морфологические, демографические и репродуктивные характеристики остромордой лягушки, с одной стороны, могут оказывать сильное влияние на приспособленность, а с другой – изменяются внутри вида в широких пределах (Morrison, Hero, 2003).

Вблизи северных границ ареала длительность сезона активности остромордой лягушки минимальна в сравнение с местообитаниями юга ареала. Поэтому в течение постметаморфического периода жизненного цикла между популяциями *R. arvalis* из северных и южных частей ареала могут формироваться сильные различия по указанным выше характеристикам. Репродуктивные характеристики подвержены не только географической изменчивости, но могут отличаться и внутри популяции, что обусловлено не только различием в размерах и возрасте, но и неодинаковыми условиями сезонов активности в различные годы (Cummins 1986; Ляпков и др., 2006; Волонцевич и др., 2011). Кроме того, взаимосвязь размеров самок с плодовитостью и размерами яиц неоднозначна. Так, выявлена положительная аллометрия характера зависимости плодовитости от длины тела самки и сильная положительная корреляция этих характеристик, причем как в популяции *R. arvalis* центра европейской части ареала (Ляпков и др., 2006), так и более южных популяциях (Луарков, 2008; Ляпков и др., 2008). Такой характер взаимосвязи позволяет предположить, что средняя плодовитость самок более северных популяций, характеризующихся мелкими размерами (Ляпков и

др., 2010), должна быть меньше в сравнении с более южными популяциями. Кроме того, примеры географических (межпопуляционных) различий в величине плодовитости, нормированной по размерам самок (Ляпков и др., 2010), а также по средним размерам яиц (Ляпков и др., 2008), указывают на необходимость анализа межпопуляционной изменчивости плодовитости и других репродуктивных характеристик с учетом различий по длине тела самок.

Необходимость исследования ряда репродуктивных характеристик объясняется и тем, что репродуктивные стратегии представляют собой компромисс между преимуществами более раннего и более позднего достижения половой зрелости, а также между сравнительно высокой плодовитостью самки и сравнительно крупными размерами каждого ее потомка (Liao et al., 2011). Литературные данные по взаимосвязям репродуктивных характеристик остромордой лягушки подтверждают наличие таких компромиссов у вида (Ishchenko, 2003; Rasanen et al., 2008; Волонцевич и др., 2011). Перечисленные проблемы актуализировали проведение настоящих исследований.

Цель и задачи исследования. Цель исследования: выявить закономерности проявления и механизмы формирования внутривидовой и географической изменчивости по морфометрическим, демографическим и репродуктивным характеристикам широко распространенного вида бесхвостых амфибий – остромордой лягушки *Rana arvalis*.

Для достижения указанной цели поставлены следующие задачи:

1. Оценить внутри- и межпопуляционную изменчивость морфометрических признаков у географически удаленных популяций остромордой лягушки *R. arvalis*;
2. На основе анализа сезонных приростов кости и моделей расчета длины тела оценить особенности роста особей *R. arvalis* разных географических популяций;
3. Установить характер географических различий возраста наступления половой зрелости самцов и самок *R. arvalis*;

4. Оценить уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости длины тела и возрастного состава размножающихся самцов и самок;
5. Оценить уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости репродуктивных характеристик самок, их связь с длиной тела и возрастом географически удаленных популяций *R. arvalis*.

Научная новизна работы. Впервые на основании проведенного изучения и сравнительного анализа внутри и межпопуляционной изменчивости морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик географически удаленных популяций остромордой лягушки *R. arvalis* установлено:

1. Половой диморфизм по морфометрическим признакам особей *R. arvalis* европейской юго-западной части ареала (брянская популяция) проявляется в возрасте от 2 лет, а в юго-восточной азиатской части (томская популяция) от 3-4 лет, нивелируясь в обоих случаях – к 5-ти годам.
2. Оценки роста, основанные на анализе эмпирических данных по темпу роста кости голени и расчета длины тела с использованием математических моделей, показали наличие сходных тенденций: до наступления половой зрелости у самцов по сравнению с самками наблюдается более высокий темп линейного роста. По сравнению с самками диаметр голени самцов достоверно больше, причем в брянской популяции вида различия сохраняются до 4 лет, а в томской – до 6.
3. Показано, что основу репродуктивного ядра популяции *R. arvalis* из юго-западной части ареала составляют 2-3-летние самки и самцы, а юго-восточной – 3-4-летние самки и 3-летние самцы.
4. В отличие от юго-восточной в юго-западной популяции происходит снижение возраста половой зрелости, а средние размеры тела, плодовитость и относительная масса кладки самок увеличиваются, а размеры яиц уменьшаются.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы имеют значение для понимания механизмов формирования адаптаций морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик к различным условиям существования популяций вида, оценке эволюции особенностей размножения как для вида *R. arvalis*, так и для бесхвостых земноводных в целом.

Материалы работы могут быть использованы в учебном процессе при подготовке бакалавров и магистров по направлению «Биология», «Экология» в лекционных курсах, семинарских и практических занятиях по дисциплинам «Зоология позвоночных», «Общая экология», «Герпетология», «Методики зоологических исследований», «Большой практикум».

Методология и методы исследований. Основные методологические подходы настоящего исследования – изучение биоразнообразия на внутривидовом уровне для оценки связей изменчивости морфометрических, демографических и репродуктивных показателей с условиями среды. Используются традиционные зоологические и специальные методы исследований: изучение морфометрических признаков и их индексов, регистрация и отлов земноводных, описание биотопов и нерестовых водоёмов, оценка возраста методом скелетохронологии, определение репродуктивных показателей самок (плодовитость, диаметр яйца, относительная масса кладки). Используются статистические методы анализа данных с использованием пакета прикладных программ *Statistica 8.0*, рассчитаны критерии Стьюдента, Колмагорова-Смирнова и Фишера, проведены однофакторный и многофакторный дисперсионный и дискриминантный анализ.

Положения, выносимые на защиту.

1. Для популяций *R. arvalis* характерно наличие адаптивных особенностей по морфометрическим и демографическим характеристикам, определяемых длительностью периода активности: при его сокращении возрастает срок наступления половой зрелости и связанный с этим процесс формирования полового диморфизма.

2. Для остромордой лягушки характерны постметаморфические различия, связанные с полом и не зависящие от длительности активного периода: для самцов по сравнению с самками характерен высокий темп роста до наступления половой зрелости.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность исследования обоснована системной проработкой проблемы и применяемыми методами, объемом материала (2009–2014 гг.: учтено свыше 1.5 особей, методом скелетохронологии определен возраст 1258 особей, дано их описание по 13 морфометрическим признакам и др.). Использованы современные методики сбора и обработки исходной информации. Основной материал диссертации опубликован. Результаты исследований по теме диссертации доложены на международных, всероссийских и региональных конференциях, съездах: Четвертом съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского «Изучение и охрана биоразнообразия амфибий и рептилий Северной Евразии: новые подходы в теории и практике» (Казань, 2009); LIX студенческой конференции Биологического Института ТГУ «Старт в науку» (Томск, 2009); Первой Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 125-летию биологических исследований в ТГУ «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010); Шестой Международной Конференции УГО (Киев, 2011); Пятом съезде ГО «Итоги научных исследований и охрана биоразнообразия амфибий и рептилий Северной Евразии: проблемы и перспективы теории и практики» (Минск, Беларусь, 2012); Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии наземных позвоночных» (Томск 2013); Международной научной конференции «Эктотермные позвоночные Восточной Европы и сопредельных территорий: эволюционные, экологические и природоохранные аспекты» (Тамбов, 2013); Шестом съезде ГО «Актуальные проблемы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии» (Пушино – на Оке, 2015).

Публикации. В рамках тематики диссертации опубликовано 7 работ, из которых 2 – статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа включает введение, 7 глав, заключение, список литературы и 1 приложение, 42 таблицы, 15 рисунков, список литературы состоит из 132 источников, из которых 40 – на иностранном языке. Общий объем рукописи 173 страниц машинописного текста.

Личный вклад автора. Автор принял непосредственное участие во всех этапах работы, включая полевые исследования (2009–2014 г.) и камеральную обработку коллекционного и полевого материала. Доля личного участия автора в подготовке публикаций от 35-100%.

Благодарности.

Автор выражает глубокую благодарность всем, кто участвовал в процессах, имеющих отношение к формированию диссертационного исследования: к.б.н., доценту В.Н. Курановой за многолетнее научное руководство, организацию полевых работ, ценные советы и помощь в подготовке диссертации; к.б.н., ведущему научному сотруднику кафедры биологической эволюции биологического факультета Московского государственного университета им М.В. Ломоносова С.М. Ляпкову за предоставленные коллекционные материалы, и помощь в освоении метода скелетохронологии, математической обработки и интерпретации данных; сотрудникам кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоологического музея БИ ТГУ: д.б.н. В.М. Ефимову за обсуждение рассчитанных моделей; д.б.н., профессору Н.С. Москвитиной, д.б.н. Л.П. Агуловой, к.б.н. Н.Г. Сучковой за всестороннюю поддержку и многочисленные научные советы; к.б.н. В.В. Ярцеву, к.б.н. М.М. Девяшину, Л.А. Эповой, Г.С. Платоновой, Д.В. Курбатскому – за участие в сборе и обработке материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты № 11-04-90720, 14-34-50631, проекта «Биотические компоненты экосистем их свойства, ресурсный потенциал и динамика в условиях трансформации природной среды Западной Сибири» (госконтракт №6.657.2014/К) и программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета (проект 5-100).

Глава 1. Демографическая структура и жизненные циклы земноводных: современные проблемы (литературный обзор)

Согласно И.А. Шилову (1997), численное соотношение различных категорий организмов в составе группы особей рассматривается как демографическая структура популяции, имея в виду при этом соотношение половых и возрастных групп. Изменения этих показателей оказывает существенное влияние на темпы репродукции, а соответственно – на общую численность популяции и изменение ее во времени (Шилов, 1997). В понятие демографические характеристики популяции включают возрастную структуру, которая определяется соотношением различных возрастных групп особей в составе популяции, а также половую структуру, которая определяется соотношением полов, имея прямое отношение к интенсивности репродукции и самоподдержания популяции, и соотношение плодовитости и смертности (Шилов, 1997).

Изучение демографических характеристик позвоночных, включая земноводных, складывается из оценки и интерпретации ряда количественных показателей отдельных природных популяций. Исследования такого рода требуют одновременного накопления данных о половозрастной структуре популяции, смертности и рождаемости, а также – численности отдельных поколений. Эти показатели тесно связаны друг с другом и дают исследователю представление об особенностях изучаемых популяций, а в конечном итоге, о тенденциях изменения количества особей, их составляющих, т.е. о соотношении рождаемости, смертности, эмиграции и иммиграции (Одум, 1975; Ищенко, 2008). Необходимость и актуальность изучения перечисленных выше вопросов обусловлена потребностью понимания механизмов, определяющих динамику численности и воспроизводства популяций. Эти вопросы приобретают особую актуальность в настоящее время в связи с возрастанием урбанизации, хозяйственным освоением новых территорий, широким применением пестицидов и гербицидов, загрязнением внешней среды промышленными отходами (Ищенко, 2008).

1.1 Половозрастная структура

Одной и наиболее важных трудностей является сбор данных для определения соотношения полов в популяции в период размножения. Определение абсолютной численности, прежде всего половозрелых особей, требует разных подходов при работе с разными видами. Для ряда видов, например, для бурых лягушек, у которых самки откладывают икру в виде одной яйцевой массы, задача сводится к подсчету всех кладок, откладываемых в каждый репродуктивный период (Ищенко, 2008). Динамика численности и смертности самцов, безусловно, имеет самостоятельный интерес. Исследование ее требует надежных данных о соотношении полов в популяции (Ищенко, 2008). По мнению В.Г. Ищенко (2008) авторы указывают на соотношение полов в определенном возрасте, чаще всего в период первого размножения и последующие. Заключение о преобладании одного пола над другим приводятся из материалов, полученных по отловам ловчими канавами или прямым выловом из водоема. Эти способы отлова не дают полной картины о соотношении полов в популяции и показывают лишь успешность выживания самцов или самок конкретной генерации. Однако, если проводить подобные исследования длительный период времени, появится возможность оценить изменчивость соотношения полов конкретной генерации с момента первого размножения. Но при таком подходе останется неосвещенным вопрос о соотношении полов до момента наступления половой зрелости особей. Не следует забывать и о территории, занимаемой популяцией (Ищенко, 2008).

Установлено, что распределение особей по участку, где возможно размножение, оказывается неравномерным (Ищенко, Леденцов, 1987). Так, в отдельные годы исследования на участке размножалось до 50% всех половозрелых особей. В один из годов доля пяти и шестилетних составила 77,4 %, а на остальных близлежащих нерестовых водоемах – 82,2 % пришлось на трех- и четырехлетних особей (Ищенко Леденцов, 1987; Ищенко 1991). Важным обстоятельством является то, что только путем совместного анализа возрастной структуры и абсолютной численности размножающихся животных возможно установить соотношение полов конкретной генерации и конкретного года

размножения. Следует иметь в виду, что подобного рода исследования представляют ценность лишь в случае, если они проводятся в течение длительного промежутка времени, но до сих пор изучение демографии популяций амфибий в подавляющем большинстве случаев ограничивается одновременным или кратковременной оценки возрастной структуры популяции, как правило, без данных о численности (Ищенко, Леденцов, 1987; Ищенко 2008).

Для любой группы животных исключительную важность представляют знания возрастной структуры размножающейся части популяции, и амфибии не являются исключением. Эти сведения необходимы для понимания темпов воспроизводства, смертности, роста, продолжительности жизни и других популяционных характеристик (Шварц, 1965; Ищенко, 1991). Возрастной состав размножающейся части популяции подвержен географической и межпопуляционной изменчивости (Ищенко, 1991, 2008; Ляпков и др., 2007, 2009). Возрастная структура популяции в пределах ареала вида может варьировать в значительной степени, благодаря различной максимальной продолжительности жизни особей в разных популяциях. Как правило, максимальный возраст увеличивается в направлении с юга на север и с продвижением в горы (Шварц, Ищенко, 1971; Hemelaar, 1985; Ищенко, 1999). Установлено, что в популяциях остромордой лягушки, обитающей в Челябинской области наиболее старыми являются особи в возрасте 4-х лет, в Свердловской области имеют максимальный возраст – 5-ти лет, в северной части Тюменской области – 6-ти лет, на юге полуострова Ямал – 9 лет (Ищенко, 1999).

Географическая изменчивость возрастного состава описана в литературных источниках недостаточно. Имеющиеся данные носят фрагментарный характер и не дают полной картины изменчивости в пределах ареала вида. С.М. Ляпковым (2007, 2009, 2010) исследованы популяции *R. arvalis* и *R. temporaria* европейской части России и части Украины: в выборках из популяций Брянской, Киевской и Днепропетровской областей наблюдается существенно более высокая доля 2-летних особей по сравнению с популяциями этих видов Московской и Кировской областей. По данным В.Г. Ищенко и А.В. Леденцова (1987) и В.Г. Ищенко (1991)

на территории Свердловской области в период размножения доминировали 4-х летние особи. Изменение набора возрастных классов особей при размножении отражается на среднем возрасте числа половозрелых самцов и самок. Данные о среднем возрасте размножающихся особей в литературе немногочисленны (Ляпков и др., 2009, 2010). Показано, что в южных популяциях *R. arvalis* (Брянской, Киевской и Днепропетровской областях) модальным возрастным классом являются 3-летние особи, севернее – в Московской области – 4-х летние (Ляпков, 2009). Возрастная структура популяции не стабильна во времени и изменчива год от года, а средний возраст производителей потомства меняется с течением лет (Ищенко, 1999). Эти изменения связаны с доминированием одной или двух генераций, старение которой определяет ход изменения возрастной структуры, то есть динамика возрастной структуры связана с численностью отдельных генераций (Леденцов, 1990). Нестабильность возрастного состава популяции во времени хорошо иллюстрируют исследования В.Г. Ищенко (1978). Популяция *R. arvalis*, заселяющая берега озера Миассово (Челябинская область), характеризовалась изменением численности той или иной возрастной группы. В 1966 и 1969 гг. доминирующей группой являлись двухлетние особи, а в 1967 и 1971 гг. – трехлетние, в период с 1966 по 1971 гг. доля самок старших возрастов возросла с 6,4 до 22,8% (Ищенко, 1978). Показано, что причинами изменения возрастного состава популяции является действие климатических факторов, а именно засуха, определяющая малый вклад новой генерации в возрастной состав популяции (Ищенко, 1978).

В период наземной фазы жизненного цикла амфибии подвержены влиянию различных биотических и абиотических факторов. Они оказывают воздействие на отдельной особи животных и на показатели, которые характеризуют успешность существования популяции в целом (Ищенко, 1991, 2008). В.Г. Ищенко (2008) показано, что при изучении демографических характеристик популяции земноводных необходимо учитывать год и место сбора материала. По данным С.М. Ляпкина с соавторами (2006) в Подмоскowie за период с 1982 по 1993 гг. численность половозрелых самок остромордой лягушки, определенная по

результатам учета кладок, демонстрировала три подъема и последующих спада. В течение ряда лет на территории Свердловской области проводилось определение возраста размножающихся *R. arvalis* (Леденцов, Ищенко, 1984, Ищенко, Леденцов 1987). Установлено, что модальный возрастной класс в размножающейся части популяции нестабилен год от года. Так, в один из годов исследования на контрольных участках преобладали трехлетние особи, а на следующий год в период размножения доминировали уже четырехлетние (Ищенко, 1991). Перечисленные изменения количества размножающихся особей и их среднего возраста связаны с воздействием на популяцию комплекса экологических факторов. С.М Ляпков (2005) определяет нестабильность количества размножающихся особей усилением антропогенного воздействия, сокращением площади поверхности основных нерестовых водоемов, а так же заселением этих водоемов золотистым карасем и ротаном. В.Г Ищенко (1991) среди причин изменения среднего возраста размножающихся особей указывает отсрочку полового созревания, большую выживаемость отдельных генераций.

Половозрастная структура является важным показателем успешности существования и обновления особей в популяции. Самцы и самки, которые приступают к размножению, имеют определенные характеристики возраста и количество таковых особей в данном сезоне размножения. Это в свою очередь, позволяет оценить успешность выживания после метаморфоза и величину вклада отдельных генераций в успешность обновления популяции. Знания о возрастном составе размножающихся пар помогают установить, какой из полов и возрастов оказывает наибольшее влияние на сохранение стабильности в популяции. К настоящему времени известно, что изменчивы выживаемость и возрастной состав самцов и самок *R. arvalis* во время размножения (Ляпков, 2008). Установлено, что формируются различия и в возрастном составе: 2-х и 3-летние самцы чаще достигают половой зрелости, чем самки, поэтому в среднем самцы моложе. Эти половые различия наблюдались в течение 20-ти летнего периода исследований остромордой лягушки, несмотря на постепенное увеличение средних размеров самцов и самок, связанного со снижением численности популяции (Ляпков,

2008). По данным С.М. Ляпкина с соавторами (2007) в популяции остромордой лягушки из Московской области установлено, что самки достоверно старше самцов, в популяциях из Кировской области и зоны Чернобыльской АЭС – самцы достоверно старше самок (Ляпков и др., 2009). Установлено, что средний возраст каждого пола и половые различия зависят от географического положения популяции (Ляпков и др., 2009). В районе Стокгольма (Швеция) половозрелые самцы имели средний возраст 3,5 года, а самки – 2,8 (Hedengren, 1987). Немного южнее Стокгольма, самцы – 2,23 и самки – 2,14 года (Berglind, 1994). В южной и центральной Швеции самки были моложе самцов в более южных и, наоборот, старше – в более северных популяциях (цит. по С.М. Ляпкову, 2010).

Данные долговременного исследования популяции *R. arvalis* Московской области (Ляпков, 2008) позволили показать соответствие большего среднего возраста самок (в сравнении с самцами) их более высокой выживаемости. Можно предположить, что верно и обратное: более низкие средние значения возраста, выявленные у самок южных популяций, указывают на их меньшую выживаемость, в сравнении с самцами тех же популяций. Причины сравнительно низкой выживаемости самок южных популяций остаются неясными (Ляпков и др., 2010). Считается, что выживаемость самцов в период размножения должна быть ниже вследствие их большей заметности и более длительного пребывания в нерестовых водоемах (Ляпков и др., 2007). Однако, выявленные половые различия в возрастном составе южных популяций противоречат предположению о лучшей выживаемости самок в период размножения. Ответом на такую низкую выживаемость является более раннее достижение половой зрелости большинством самок. Выявленные в южных популяциях половые различия в возрастном составе указывают на более раннее, чем у самцов вовлечение части самок в размножение (Ляпков и др., 2010). На территории Западной Сибири установлено, что в старших возвратных классах численно преобладают самки, а в младших возрастах – самцы (Куранова, 1998). В пойме Средней Оби выявлена хронографическая изменчивость численности *R. arvalis*, зависящая от уровня и длительности половодья, а так же от климатических условий конкретного года

исследования. Увеличение плотности остромордой лягушки в конкретные годы объясняется высоким разливом реки Оби, а в маловодные годы отмечалось её сокращение (Куранова, 2001).

1.2 Рост

Различные аспекты роста позвоночных разных классов животных представлены в ряде публикаций (Мина, Клевезаль, 1976; Клевезаль, 2007), а рост земноводных изучен явно недостаточно (Боркин, Тихенко, 1979; Усова, 2014). Одной из адаптивных характеристик популяции, обеспечивающих ее стабильность существования, является разнородность особей популяции по длине тела (Ищенко, 1991). Так как изменчивость размеров тела особей новой генерации определяется скоростью роста и развития личинок амфибий, исследователи на протяжении долгого периода времени уделяют свое внимание изучению изменчивости размеров особей, именно, на ранних этапах онтогенеза (Ищенко, 1991).

Метаморфоз амфибий в нестабильной среде может успешно проходить только при достижении определенных размеров тела, обеспечивающих жизнеспособность особи в наземной среде обитания (Ищенко, 1991). Так же известно, что изменчивость признаков личиночной стадии жизненного цикла зависит в первую очередь от длительности сезона активности, температурных режимов, а также от степени адаптации популяции к конкретным условиям среды. Влияние всех перечисленных факторов неодинаково для географически удаленных популяций в виду разностей климатических условий в диапазоне ареала обитания вида (Cano et al., 2004; Ляпков, 2011). Основное внимание уделяется изменению характеристик личиночной стадии, а именно продолжительности предметаморфозного роста и размерам особи по окончании метаморфоза (Laurila et al., 2002; Ляпков и др., 2011). Прохождение метаморфоза в сжатые сроки и при более крупных размерах сеголеток для популяции предпочтительнее. Показано, что прохождение метаморфоза при больших размерах тела сопровождается снижением энергетических трат (Ищенко, 1991). Быстрое личиночное развитие при прочих равных условиях всегда

предпочтительнее, так как позволяет избежать губительное действие пересыхания водоемов, высвобождает больше времени на рост перед первой зимовкой и повышает выживаемость на суше (Щупак, 1985; Ищенко, 1991). У остромордой лягушки наблюдается сохранение различий в размерах по мере жизни на суше у особей, прошедших метаморфоз при разных размерах тела: исходно более крупные особи и в дальнейшем остаются более крупными (Ищенко, 1991; Ляпков и др., 2007).

Рост, как и многие популяционные характеристики, подвержен географической и внутривидовой изменчивости. К настоящему моменту установлено уменьшение скорости роста лягушек на севере после перехода их к сухопутному передвижению и более мелкие размеры последних – при первом размножении (Шварц, Ищенко, 1971; Волонцевич и др., 2011). Развитие личинок остромордой лягушки в северных популяциях характеризуется высокой скоростью роста в условиях низких температур и сохранением типичных темпов скорости роста для вида (Шварц и др., 1971). По данным С.М. Ляпкина (2007) самцы остромордой лягушки оказываются крупнее самок, благодаря более высоким темпам роста их в период между завершением метаморфоза и первым приходом на нерест. Прямым следствием более высоких темпов роста в начале наземной жизни является более раннее вовлечение самцов в репродуктивный состав популяции (Ляпков, 2007). Динамика роста в процессе онтогенеза оказывает существенное влияние на развитие до метаморфоза, наступление половозрелости, успешность размножения и выживаемость.

1.3 Репродуктивные характеристики самок

При изучении изменчивости характеристик жизненного цикла амфибий, как и других групп животных, основное внимание уделяется количественной оценке таких репродуктивных показателей как плодовитость, размеры яиц, относительная масса кладки (Ищенко, 1989; Волонцевич и др., 2011). В настоящее время известно, что плодовитость и размеры яйца влияют на адаптивность особи и, вероятно, отражают условия среды. В нестабильной непредсказуемой среде отбор, вероятно, в большой степени идет на повышение продуктивности, но в

стабильной среде отбор, по-видимому, идет на выработку небольшого количества потомков, но конкурентоспособных (Ищенко, 1989).

Общепринято считать (Morrison, Hero, 2003), что двумя основными компонентами репродуктивного усилия, характеристикой которого у амфибий служит относительный объем или относительная масса кладки, являются размеры потомков (яиц) и их число (плодовитость). Необходимость одновременного исследования различных репродуктивных характеристик, а также размеров и возраста самок объясняется также тем, что, согласно общепринятому мнению, различные репродуктивные стратегии на уровне межпопуляционной изменчивости представляют собой компромисс между более ранним и более поздним достижением половой зрелости, а также между сравнительно высокой плодовитостью и сравнительно крупными размерами каждого потомка (Berger, 1982).

Репродуктивные характеристики остромордой лягушки подвержены высокой внутрипопуляционной изменчивости. Величина плодовитости, определяемая количеством яиц в кладке, изменяется в несколько раз – диапазон изменчивости: от 220 (Пикулик, 1985) до 3000 (Чернышова и др., 2002) при изменчивости средних значений от 590 до 1737 (Berger, Rybacki, 1993). Диаметр яйца также сильно различается по данным разных исследований: от 1,4 мм до 2,25 мм (Ищенко, 1999). Диапазон изменчивости относительной массы кладки остромордой лягушки – 15,9 – 47,9 % (Ищенко, 1999).

На репродуктивные характеристики самок остромордой лягушки оказывают влияние длина тела, возраст самок, а также экологические условия среды, в которых происходит развитие популяции. По литературным данным плодовитость и диаметр яиц коррелирует с длиной тела (Gibbons, McCarthy, 1986; Ryser, 1988; Черданцев и др., 1997; Ищенко, 1999; Ляпков и др., 2001; Ляпков и др., 2006; Ляпков и др., 2008; Волонцевич и др., 2011). По другим данным плодовитость не зависит от длины тела (Ryser, 1996) и возраста (Gibbons, McCarthy, 1986; Ищенко, 1999). Также показано, что диаметр яйца положительно коррелирует с возрастом остромордой лягушки (Ляпков и др., 2001). Наряду с

этим, существуют данные об отсутствии корреляций диаметра яйца с длиной тела и с возрастом (Ищенко, 1999). Показана большое разнообразие размеров икринок как внутри кладки, так и между кладками в пределах одной популяции (Щупак, Гатиятуллина, 1987).

Сведения о географической изменчивости репродуктивных характеристик немногочисленны. Имеющиеся в литературе данные указывают на отсутствие общей тенденции изменения среднепопуляционных значений плодовитости остромордой лягушки в направлении с юга на север (Ляпков и др., 2010). С ростом высоты или широты местообитаний популяций амфибий увеличиваются средние размеры взрослых особей, средний возраст первого размножения и, как следствие, – больше размеры яиц и абсолютная плодовитость (Morrison, Hero, 2003). Однако, выявленная закономерность наблюдается ненамного чаще, чем многочисленные исключения, выявленные в течение последних 10 лет (Ляпков и др., 2008; Ляпков, 2012, 2013). Примеры географических (межпопуляционных) различий в величине плодовитости, нормированной по размерам самок (Ляпков и др., 2010), а также – по средним размерам яиц (Ляпков и др., 2008) указывают на необходимость анализа межпопуляционной изменчивости плодовитости и других репродуктивных характеристик с учетом различий по длине тела самок. Репродуктивные показатели могут изменяться и внутри популяции, что обусловлено не только различием в размерах и возрасте, но и неодинаковыми условиями сезонов активности в различные годы (Cummins 1986; Ляпков и др., 2006).

Таким образом, репродуктивные характеристики *R. arvalis* демонстрируют большую изменчивость, что связано с влиянием на них комплекса факторов: экологические условия, в которых происходит развитие популяции, длина тела и возраст самок.

* * *

Материалы, приведенные в данном разделе подтверждают интерес исследователей к вопросам демографии амфибий, который сохраняется и до настоящего момента. Опубликованные данные свидетельствуют о постоянном

потоке новых сведений и их интерпретации с учетом современных методик. Вопросы, ранее не имевшие физической возможности быть решенными, такие как точное определение возраста, определение темпов годовых приростов, точный возраст полового созревания и другие, в настоящее время становятся немаловажной частью крупных исследований. В современном состоянии вопросы демографии сочетают в себе переинтерпретацию данных, полученных ранее, наложение уже имеющейся информации на новые теории, но при этом идет процесс постоянного накопления знаний по всем направлениям демографии амфибий.

Полученные нами данные вписываются в понимание изучения вопросов демографии (Волонцевич и др., 2010; Волонцевич, 2011; Ляпков, Волонцевич, Куранова, 2012; Волонцевич, Ляпков, 2013; Ляпков, Волонцевич, 2013; Ляпков, Волонцевич 2015). Множество публикаций содержат информацию о необходимости накопления современных данных из мест обитания, где ранее исследований вопросов демографии не проводилось. Наши данные являются уникальными в этом отношении, так как изучение вопросов демографии в регионах, где был собран материал для написания настоящей работы, ранее происходило одновременно и без учета современных представлений об экологии амфибий. Немаловажным является и тот факт, что материалы нашего исследования содержат данные по некоторым популяциям за несколько лет.

Глава 2. Материалы и методики исследований

Объект исследования – широко распространенный в Палеарктике вид земноводных – остромордая лягушка *Rana arvalis*, Nilsson 1842 (рисунок 1). Основой для написания настоящей работы послужили результаты исследований в период с 2009 по 2014 гг., проводимых автором на ключевом участке пригородной зоны Томска: окрестности поселка Зональный ($56^{\circ}24' \text{ N}$; $84^{\circ}59' \text{ E}$) – далее «Томск», «томская» популяция, «ключевой участок Зональный»; в 2013 г. в пойме реки Средняя Терсь (Междуреченский район Кемеровской области, $\text{N } 54^{\circ}27' \text{ E } 87^{\circ}56'$) – далее «кемеровская» популяция. Для оценки географической изменчивости комплекса признаков использованы материалы из европейской части России: Брянская область, окрестности заповедника «Брянский лес» ($52^{\circ}27' \text{ N}$; $33^{\circ}53' \text{ E}$) 8-ми летние сборы 2001-2003, 2005-2007, 2009, 2012 гг. – далее «Брянск», «брянская» популяция. Последние любезно предоставленные к.б.н. С.М. Ляпковым (Московский государственный университет). Гистологическая и морфометрическая обработка этих материалов проведены автором самостоятельно. Привлечены сведения по репродуктивным характеристикам из других локалитетов, полученные ранее (Ляпков, Волонцевич, 2015).

В целом, в работе использованы выборки из популяций *R. arvalis* трех локалитетов европейской и азиатской частей ареала, где имеются различия в длительности сезона активности (период от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью). У особей двух наиболее отдаленных друг от друга популяций (кемеровская – 4 месяца и брянская – 7 месяцев) разница составляет более двух месяцев, что оказывает большое влияние на возраст достижения половой зрелости и репродуктивные характеристики самок (Волонцевич и др., 2011).

Сбор материала, его обработка, анализ и оформление осуществлен под научным руководством В.Н. Курановой – к.б.н, доцента кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета, а так же консультирование в период освоения методики скелетохронологии, математической обработки материалов С.М. Ляпковым – к.б.н., ведущим

научным сотрудником кафедры биологической эволюции Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Общий объем материала представлен в таблице 1.

Сбор и камеральная обработка материала проведены общепринятыми методиками (Гаранин, Даревский, 1987) полевых исследований экологии и морфологии земноводных. Для изучения общей морфологии отловленных в природе животных анестезировали в парах диэтилового спирта и умерщвляли путем декапитации. После всех манипуляций и измерений остромордых лягушек фиксировали в 4 %-ном растворе формальдегида. Для определения возраста использованы специальные гистологические методы (см. приложение 1).

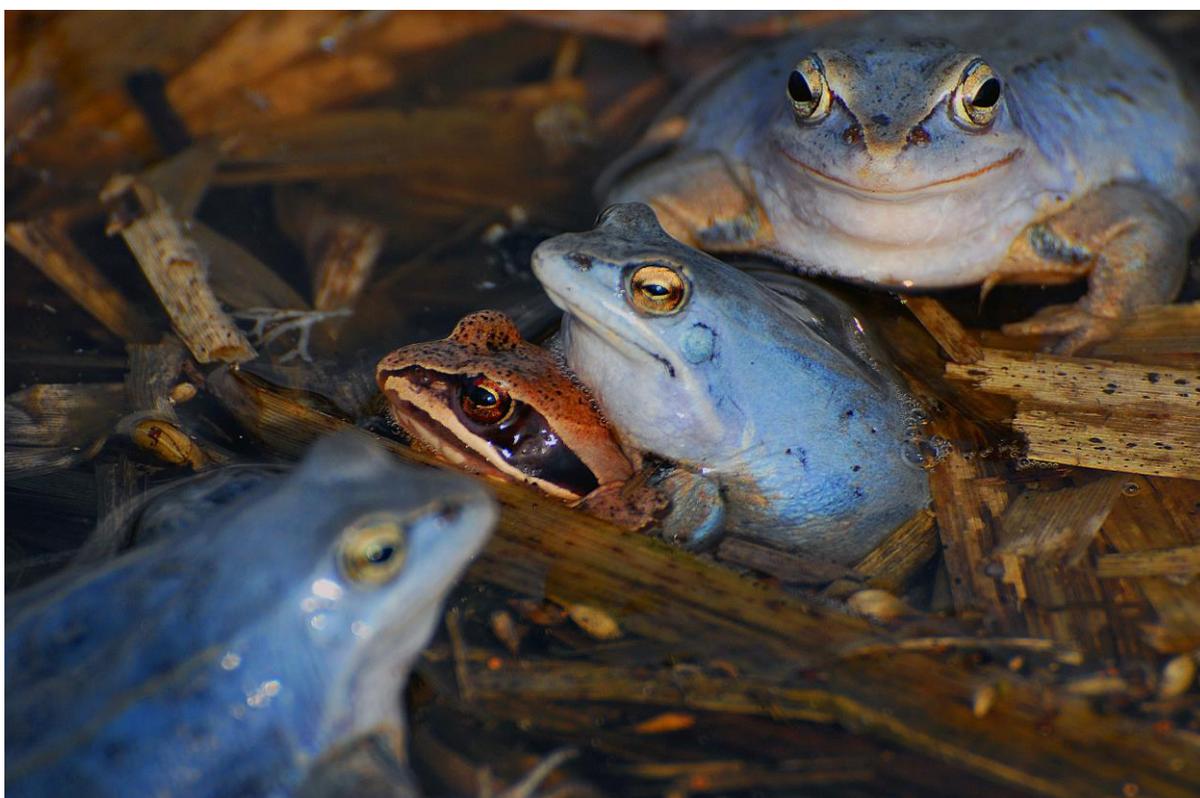


Рисунок 1 – Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 в период нереста.

Фото С.М. Ляпкина

Таблица 1 – Объем использованного материала

Выборка Вид работ	«томская»	«брянская»	«кемеровская»
Отлов животных (самки/самцы)	+ (370/295)	- (185/205)	+ (9/26)
Морфометрическая обработка (самки/самцы)	+ (295/369)	+ (135/148)	+ (9/26)
Определение F, D, RC, E самок (n)	+ 296	- 180	Нет данных
Гистологическая обработка материала (n – количество изготовленных препаратов)	+ 665	+ 390	+ 25
Определение возраста, промеры диаметров годовых линий (самки/самцы)	+ (296/369)	+ (185/205)	+ (5/20)

Примечание: «+» работы выполненные автором лично, F – плодовитость, D – диаметр яйца, RC – величина относительной массы кладки, E – репродуктивное усилие, «-» данные С.М. Ляпкина.

2.1 Полевые экологические методики

2.1.1 Отлов и учеты численности

Для выявления видового состава и учета численности земноводных применялся метод отлова ловчими траншеями, которые были открыты с момента начала таяния снега, поскольку бурые лягушки пробуждаются с переходом температуры на поверхности почвы через 0°C (Гаранин, Даревский, 1987). Использованы траншеи длиной 50 м глубиной и шириной 20 – 30/15 – 20 см с 5 цилиндрами. Цилиндры, равные по ширине траншеи, вкапывались так, чтобы их верхний край был вровень с дном траншеи. Стенки траншеи заглаживали лопаткой, чтобы амфибии не могли выбираться, цепляясь за неровности почвы. В дальнейшем ремонт и очистка траншей от мусора производились по мере необходимости. Траншеи осматривались 4 – 7 раз в неделю.

Во время осмотра траншей производилась регистрация факторов внешней среды: ртутным термометром, измеряли температуры воздуха и субстрата (°C), облачность оценивали как совокупность (%) облаков, наблюдаемых над обозреваемым участком неба, в определенный момент или период времени, сила (скорость) ветра оценивалась визуально: безветрие, слабый ветер (движение ветра ощущается лицом, шелестят листья), частые порывы ветра (ветер поднимает листья, бумажки, приводит в движение тонкие ветки деревьев), ветрено (качаются тонкие стволы деревьев), сильный ветер (качаются толстые стволы и сучья деревьев). Производилась визуальная оценка размеров водоема (длина и ширина). В ранние весенние периоды визуально оценивали площадь (%) водоема, покрытую льдом.

За время исследования на ключевом участке Зональный отработано более 6000 ц/суток, зарегистрировано свыше 1500 особей *R. arvalis*, из них камеральной обработке подвергли 823 особи, из брянской популяции – 396 особей, а кемеровской – 39.

Для оценки достоверности различий количества встреченных самцов и самок при размножении применялся **точный критерий Фишера**.

2.1.2 Размножение

Самцов и самок (еще не отложивших икру) в амplexусных парах, собранных в нерестовых водоемах, помещали в отдельный матерчатый мешочек, чуть влажный, но не мокрый, иначе самка могла отложить икру прямо в мешочек. Собранные пары переносили в жесткой таре. Чтобы мешочки не давили друг на друга, их располагали в один слой. В лаборатории у всех собранных особей измеряли длину тела (L) и массу. Затем анестезировали и декапитировали самок, их вскрывали, извлекали целиком кладку, состоящую из зрелых яиц и находящуюся в полости тела. Кладку взвешивали на электронных весах, точностью до 0,01 г, а ее небольшой фрагмент - с точностью до 0,001 г. Далее определяли число яиц в этом фрагменте, и путем пересчета на массу кладки определяли плодовитость (F) самки (число яиц в кладке). После этого с помощью линейки окуляр – микрометра бинокля проводили измерения диаметра яиц (D) с точностью до 0,05 мм в соответствии с методикой, предложенной Г. С. Суровой (1989). Для промера диаметров яиц фрагмент после взвешивания помещали в чашку Петри (стеклянную, достаточно глубокую, чтобы каждое яйцо с разбухшей внешней оболочкой было полностью закрыто сверху водой), ожидали пока оболочки набухнут, а яйца приобретут форму шара. Обычно эта процедура занимала около 20 – 30 мин, затем измеряли и пересчитывали все икринки во фрагменте.

Позже вычисляли: *относительную массу кладки (RC)* как отношение массы кладки к массе самки; для характеристики величины вклада репродукции (кроме RC) использовали *репродуктивное усилие (E)*, которое рассчитывали по формуле $E = F * D^3 / L^3$, где E – репродуктивное усилие, F – плодовитость, D – диаметр яйца, L – длина тела (Черданцев и др., 1997).

Для множественных сравнений **корреляционной зависимости** репродуктивных характеристик самок использовали **коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s)**. Достоверность различий репродуктивных характеристик самок между различными годами сбора оценивали с помощью

двухфакторного дисперсионного анализа с взаимодействием (факторы: год и возраст, фиксированные эффекты) и последующих множественных сравнений.

Для учета возможного влияния размеров самок на репродуктивные характеристики в данную схему **дисперсионного анализа** добавлена в качестве ковариансы длина тела, т.е. использован **ковариационный анализ**, с последующим вычислением скорректированных по длине тела средних значений. Ранее выявлена существенная нелинейная форма зависимости плодовитости от длины тела – положительная аллометрия (уравнение вида $F=aL^b$) с коэффициентом b , принимающим значения от 1,72 до 1,82 (Ляпков и др., 2008). В связи с этим, главная причина, по которой нами использованы в настоящей работе линейные модели для анализа зависимости плодовитости от длины тела, состоит в том, что коэффициенты детерминации и величины изменчивости, объясняемые **линейной и аллометрической зависимостью**, оказываются сходными.

За время исследования определена плодовитость, диаметр яиц, относительная масса кладки у 296 самок в возрасте от 3-х до 9-ти лет остромордой лягушки томской популяции. В брянской и кемеровской популяциях для определения репродуктивных характеристик обработано 180 и 2 самок соответственно. Далее материалы по репродуктивным характеристикам самок кемеровской популяции не приводятся.

2.2 Гистологические методики

2.2.1 Определение возраста

Возраст самцов и самок определялся по стандартной скелетохронологической методике, которая основана на сезонных изменениях темпов роста животных (Смирин, 1972). Так, в течение периода активного роста в костях животных формируются широкие слои костной ткани, а в период остановки, например, в период зимней спячки, формируются узкие линии, называемые в русскоязычной литературе линиями склеивания (линиями покоя), а в англоязычной – *resting lines* (рисунок 2). Этот метод позволяет определить с высокой точностью не только абсолютный возраст особи, но и скорость линейного роста (Смирин, 1983). Метод включает в себя несколько этапов изготовления срезов. Сюда входят,

декальцинация кости, промывка, резка, окраска, проводка через глицерин и подсчет линий склеивания.

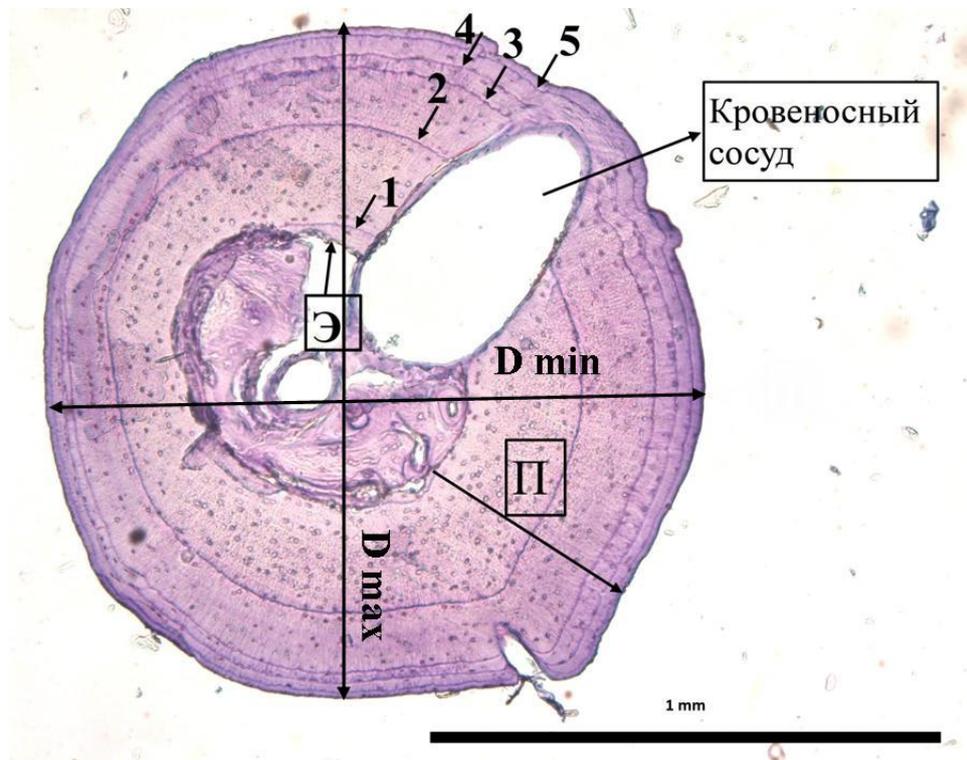


Рисунок 2 – Макрофотография поперечного разреза кости в области диафиза голени. Фото автора

Примечание: 1 – 5 линии склеивания в периостальной части кости, Э – эндост; П – периост, D max – максимальный диаметр, D min – минимальный диаметр.

У всех взрослых особей измеряли длину тела и определяли возраст по срезам из середины диафиза голени, окрашенных гематоксилином Эрлиха. Размер внешнего диаметра голени и каждой из линий склеивания определяли, как среднее между минимальными и максимальными диаметрами, измеренными на срезах.

Для измерения диаметра линий склеивания у каждой половозрелой особи брался поперечный срез голени с наименьшими минимальным и максимальным диаметрами эндостальной полости (рисунок 2). На срезе с помощью линейки окуляр-микрометра (увеличение окуляра 7 увеличение объектива 8, цена деления линейки 0,05 мм) измерялся максимальный и минимальный диаметр каждой линии склеивания, из них вычислялось среднее. Эта величина в дальнейшем

изложении называется D_n – диаметр линии склеивания n , где n – номер линии склеивания.

При определении возраста земноводных и пресмыкающихся необходимо учитывать, что в костях некоторых особей еще до ухода в зимнюю спячку может образоваться дополнительная «линия метаморфоза», не являющаяся маркером зимовки (Смирин, 1974). Исследованиями установлено, что во время быстрого роста молодых особей у некоторых видов рода *Rana* и *Bufo* при расширении эндостальной полости часто резорбируются линии склеивания, соответствующие двум первым зимовкам. Достаточно часто степень резорбции и количество вовлеченных в этот процесс линий склеивания могут быть определены при сравнении диаметров эндостальной полости у новорожденных особей, переживших одну зимовку, и положением первой линии склеивания у исследуемого животного неопределенного возраста (Смирин, 1974). Серией работ (Ищенко, Леденцов, 1987; Леденцов, 1990; Ляпков и др., 2007, 2008) определены для остромордой лягушки темпы резорбции кости, что позволяет надежно устанавливать возраст животных. Доказано, что к наступлению половой зрелости у большинства особей линия склеивания первой зимовки частично или полностью резорбируется.

У самых мелких экземпляров, которые зимовали один раз, измеряли диаметр. Под понятием «диаметр» в данном случае подразумевается средняя величина измерений большой и малой полуосей. У половозрелых животных измеряли еще и величину костномозговой полости. Полученные данные усреднялись, и сопоставлялись диаметры кости у годовиков с диаметром внутренней полости кости взрослых особей. Ошибка такого способа не превышает ± 1 год.

Наряду с годовыми линиями склеивания, на срезах заметны дополнительные линии. Они выглядели менее четкими, местами прерывистыми и обычно хорошо отличались от годовых линий и обусловлены сезонным влиянием экологических факторов, что отражается на физиологическом состоянии животных и, возможно, вызывают задержку роста (Castanet, Smirina, 1990).

Для определения среднего возраста самцов и самок в популяции использовали отношение суммы всех определенных возрастов к количеству особей с известным возрастом. Для оценки доли особей (%) определенного возраста в популяции за 100% использовали количество всех особей с определенным возрастом одного пола.

При определении темпов роста *R. arvalis* разного пола и возраста применялась оценка по величине прироста кости голени в ширину, что позволило отследить интенсивность изменений динамики роста с возрастом. По расстояниям между последовательно расположенными линиями склеивания на срезах, взятых из середины диафиза трубчатых костей животных, можно судить о скорости роста во время сезонов активности на протяжении почти всей жизни животных, а не только в отдельно взятый период времени. В виду положительной корреляции между диаметрами линий склеивания и длиной тела можно установить темпы роста по величине приростов костной ткани на срезах трубчатых костей (Смирина, 1983).

Для оценки достоверности различий длины тела вычисленной по одной из математических методик (аллометрическое уравнение (Смирина, 1983), аллометрическая модель с поправкой Райзера (Rayser, 1988), метод Даля (Marunouchi, 2000)) особей одного возраста и пола и сравнения их с длинами тела, измеренными при поимке, применялся однофакторный дисперсионный анализ. В качестве зависимой переменной в анализе выступает длина тела в возрасте x , а в качестве группированной переменной выступает метод, по которому проводили расчет. В дальнейшем проводили множественные сравнения.

За период исследования изготовлено 1048 препаратов срезов кости особей из трех популяций.

2.3 Методики морфометрического исследования

Для оценки морфооблика особей исследованных популяций использованы 13 признаков (таблица 2) и их индексов, общепринятых для морфометрической обработки лягушек (Терентьев, 1950; Ищенко, 1978; Таращук, 1989): длина тела (L), длина плеча ($L.brach.$), длина предплечья ($L.antbr.$), длина 1-го пальца

передней конечности (*Dig. I*), длина бедра (*Fm*), длина голени (*T*), длина стопы (*t*), наибольшая длина внутреннего пяточного бугра (*C.int.*), расстояние между центрами ноздрей (*Sp.n.*), длина головы (*L.c.*), ширина головы (*Lt.c.*), длина рыла (*D.r.o.*), ширина рыла (*Sp.c.r.*).

Обработано 823 особи остромордой лягушки разных возрастных групп из пригорода Томска, брянской и кемеровской популяций – 283 и 39 особей соответственно.

Достоверность различий по абсолютным и по относительным значениям признаков групп *R. arvalis*, сформированных по половому и/или возрастному признакам и по принадлежности к той или иной генерации, оценивали с помощью ***t*-критерия Стьюдента, критерия Колмогорова-Смирнова и дисперсионного анализа**. Достоверными считались различия при $p < 0,05$. Поскольку самцы остромордой лягушки обычно крупнее самок, при анализе различий по морфометрическим признакам следовало отделить влияние пола от влияния общих размеров, другими словами – показать, что половые различия существуют и при одинаковых размерах самцов и самок. Наряду с абсолютными значениями морфометрических признаков использовались также их относительные величины – **индексы**: $Y_i = X_i/L_i$, где X_i – наблюдаемое значение признака i -й особи, L_i – наблюдаемое значение длины тела i -й особи (Reist, 1985), позволившие оценить пропорции тела животных. Такой показатель позволяет анализировать и объединять различные выборки, а также сравнивать полученные результаты с исследованиями других авторов (Ляпков и др., 2010). Для оценки различий между популяциями по набору морфометрических признаков использовался **дискриминантный анализ, коэффициент Лямда Уилкса (λ), F критерий (F), дистанцию по Махаланобису (MD)**.

Математическая обработка первичных рядов данных проведена в программе MS Excel 2003, а детальный анализ с помощью пакета статистических программ STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc.).

Таблица 2 – Схема описания и обозначения морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (по П.В. Терентьеву, 1950, В.Г. Ищенко, 1978; С.В. Тарашуку, 1989)

Общепринятые сокращения признаков	Полное название признака	Описание измерения
<i>L.</i>	<i>Longitudo corporis</i>	Длина тела: измеряется от конца морды до центра клоаки
<i>L.brach.</i>	<i>Longitudo brachialis</i>	Длина плеча
<i>L.antbr</i>	<i>Longitudo antebrachius</i>	Длина предплечья
<i>Dig.1</i>	<i>Digitas primus</i>	Длина 1-го пальца передней конечности: от его основания до дистального конца
<i>Fm.</i>	<i>Longitudo femoris</i>	Длина бедра: от центра клоаки до дистального конца бедренной кости (измеряется на согнутой конечности)

<i>T.</i>	<i>Longitudo tibiae</i>	Длина голени: от коленного до метатарзального сгибов. Мерить необходимо на согнутой конечности
<i>t.</i>	<i>Longitudo pedis</i>	Длина стопы: от голеностопного сустава до дистального конца 4-го пальца
<i>C.int</i>	<i>Callus internus</i>	Внутренний пяточный бугор: расстояние от проксимальной точки основания внутреннего пяточного бугра до его дистальной вершины

<i>L.c.</i>	<i>Longitudo capitis</i>	Длина головы: от кончика морды до верхней точки большого затылочного отверстия (измеряется при прощупывании через кожу)
<i>Lt.c.</i>	<i>Latitudo capitis</i>	Ширина головы: наибольшая ширина головы, измеряется как расстояние между задними углами рта
<i>D.r.o.</i>	<i>Distantia rostri oculi</i>	Длина рыла: от кончика морды до переднего края глаза
<i>Sp.c.r.</i>	<i>Spatium canthi rostralis</i>	Ширина рыла: расстояние между внутренними краями темных носовых полосок у передних краев глаз
<i>Sp.n</i>	<i>Spatium naris</i>	Расстояние между центрами ноздрей

Глава 3. Физико-географическая характеристика районов исследований

Исследования проведены на территории трех субъектов Российской Федерации: в центральной части восточно-европейской равнины – Брянская область, равнинной и горной части юго-востока Западной Сибири – Томская и Кемеровская области соответственно. Расстояние между крайними ключевыми участками исследования (Брянская и Кемеровская область) составляет более 4000 км (рисунок 3). Значительная протяженность определяет большое разнообразие природных условий. При движении с запада на восток прослеживается изменение климата от субконтинентального до резко континентального, что находит свое отражение в образе жизни исследуемого вида – *R. arvalis*.



Рисунок 3 – Ареал остромордой лягушки *Rana arvalis* и карта-схема ключевых участков стационарных работ.

Примечание: 1 – окрестности заповедника «Брянский лес», Брянская область; 2 – пригородная зона Томска, Томская область; 3 – пойма реки Средняя Терсь, Кемеровская область (<http://www.amphibiaweb.org>)

Одним из существенных показателей отличий мест обитания является длительность сезона активности (периода от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью). Различия в крайних точках исследования достигают трех месяцев.

Брянская область характеризуется теплым летом и не продолжительной умеренно холодной зимой. В целом, погодные условия не устойчивы. В летний период возможны частые грозовые дожди летом, а так же кратковременные оттепели зимой¹. Для Томской области характерен суровый климат. Лето не продолжительное, наступающее после резкого повышения температур в весенний период. Отличительной чертой климата является короткий безморозный период и возможность заморозков во все летние месяцы без исключения. В любой сезон года возможны резкие колебания температуры не только в течение месяца, но и в течение суток (Западная Сибирь, 1963). Район исследования горной популяции *R.arvalis* на территории Кемеровской области характеризуется значительным переувлажнением в сочетании с коротким летом. Климат горных районов Западной Сибири существуют отличия от равнинных территорий. На него оказывают влияние высота хребтов, месторасположение районов в горной стране. Это приводит к большому разнообразию и контрастности климата на смежных территориях (Западная Сибирь, 1963). Места обитания исследованных популяций имеют специфическое сочетание параметров климатических характеристик (таблица 3).

3.1 Неруссо-Деснянское Полесье (западная часть восточно-европейской равнины, Россия) – Брянская область

Государственный природный заповедник «Брянский лес» организован в 1987 году. Статус биосферного заповедника «Брянский лес» получил в 2001 г. Площадь заповедника 12186 га. Он находится в пределах Трубчевского и Суземского районов Брянской области России. Географические координаты крайних точек заповедника: 52° 25' 46" — 52° 33' 25" с. ш. и 33° 48' 30" — 34° 06' 55" в. д.

Заповедник «Брянский лес» – часть физико-географического района Неруссо-Деснянского Полесья, расположенного в бассейне среднего течения р. Десны

¹При написании раздела использованы материалы: <https://www.mnr.gov.ru/maps/?region=32>

(левый приток р. Днепр). Рельеф заповедника – пологий, равнинный. Абсолютные высоты: минимальные – 134,5 м (урез воды в р. Нерусса), максимальные – 189,4 м, средние – 160-170 м н.у.м. На суходолах преобладают песчаные и супесчаные дерново-подзолистые почвы; в поймах – аллювиальные луговые и низинные болотные почвы.

Таблица 3 – Климатическая характеристика участков исследования

Показатель	А	Б	В	Г	Д	Е
Диапазон высот (м над ур. м.)	50-264	300-600	600-1400	250-1870	125-292	160-170
Среднегодовая температура (°С)	- 0,6...1,2	-	-	5.5	+4.5...6	6
Средняя температура июля (°С)	19	-	-	16.6	+18.8...19.5	18
Средняя температура января (°С)	-	-	-	-15.5	-7.2...-9.2	-8
Продолжительность безморозного периода (дней)	100-105	85	-	-	-	-
Количество атмосферных осадков мм.	370	550-1050	450-1400	1200-2500	560-640	593
Дней со нежным покровом	158-164	-	-	-	155	108

Примечание. Томская область: **А** – подзона осиново-березовых лесов (Западная Сибирь, 1963); Кемеровская область: **Б** – низкогорный и **В** – высокогорный пояс Кузнецкого Алатау (Западная Сибирь, 1963; <http://www.kuz-alatau.ru/fiziko-geograficheskie-uslovija.html>); **Г** – заповедник «Кузнецкий Алатау» (<http://www.kuz-alatau.ru/fiziko-geograficheskie-uslovija.html>); **Д** – Брянская область (<https://www.mnr.gov.ru/maps/?region=32>); **Е** – заповедник «Брянский лес» (www.bryansky-les.ru).

Заповедник расположен в юго-западной части центрально-русского района провинции смешанных лесов бореально-лесной подобласти Палеарктической области (<http://www.bryansky-les.ru/naturalconditions/>).

Климат района субконтинентальный. Зима – умеренно холодная. Средняя температура самого холодного месяца – 8,4°C. Лето – теплое с максимумом осадков, средняя температура самого теплого месяца +18,4°C.

Территория заповедника располагается на стыке двух подпровинций (Полесской и Среднерусской). Особенность растительного покрова этих мест – широкое распространение сосновых и сосново-дубовых лесов на бедных песчаных почвах. В составе лесов доминирует ель. Зональные широколиственные и елово-широколиственные леса встречаются редко.

Луговая растительность и кустарники занимают около 1,5% территории заповедника, болотной растительности около 18%, водная растительность незначительную площадь заповедника (менее 0,5% его территории).

В ландшафтной структуре заповедника представлены фрагменты трех ландшафтов: пойменного, террасного и моренно-зандрового. Пойменный ландшафт приурочен к широкой пойме реки Неруссы, а также к долинам малых рек. Террасный ландшафт приурочен к долинам рек Десна и Нерусса. Моренно-зандровый ландшафт приурочен к водно-ледниковым отложениям местных водоразделов. На территории заповедника имеются небольшие равнинные реки и ручьи, а также старицы и разнотипные болота.

Долина реки Десны достигает ширины 12 - 15 км, при ширине поймы до 5 км. Характерной особенностью пойм района являются хорошо выраженные притеррасные понижения, занимающие значительные площади. Река Десна протекает по району около 90 км, ширина ее русла здесь достигает 144 м. Другие реки заповедника являются притоками различных порядков Десны, в том числе Нерусса и Навля. Озер в районе мало. В основном, это старицы рек Десны, Неруссы и Навли (Фауна позвоночных животных ... «Брянский лес», 2008).

Исследования проведены в заповеднике «Брянский лес» и его охранной зоне (Неруссо-Деснянское полесье, Брянская область): в деревне Чухраи. Водоемы, из

которых произведен отлов животных, характеризуются различным возрастом и происхождением. К недавно возникшим были отнесены два водоема деревни Чухраи, образовавшиеся около 6-ти лет назад в результате постройки дорожной насыпи, другие водоемы имели возраст более 25 лет (старицы левого берега р. Неруссы) (Кузьменко и др., 2005).

Водоемы, характеризовались средней крутизной склона (водоем достигает своей средней глубины на расстоянии не более 1 м от берега) и прозрачной водой. Один из обследованных водоемов отличался полным пересыханием в начале июля и испытывал антропогенную нагрузку (водоем посещал крупно-рогатый скот). У двух водоемов д. Чухраи берега заросшие на 90%. Другие водоемы считали заросшим на 100% (Кузьменко и др., 2005). Отмечены места размножения остромордой лягушки в мелких лесных водоемах, расположенных в понижениях между невысокими холмами, проросшими сосновым и широколиственным лесом (Фауна позвоночных животных ... «Брянский лес», 2008). Места размножения так же были отмечены и на правом берегу Неруссы, который в окрестностях деревни Чухраи отличается более обширными пойменными лугами. Кладки *R. arvalis* обнаруживали в разливах, образованных насыпью проходящей через заповедник грунтовой водой, в небольших лесных лужах, в разливах лесных ручьев подпруженных высокой насыпью (Фауна позвоночных животных ... «Брянский лес», 2008).

Все исследованные водоемы близ деревни Чухраи характеризуются небольшой глубиной (до 1 м) и заливаются только в отдельные годы при особо высоких паводках, площадь всех исследованных водоемов составляла от 100 до 200 м² (Кузьменко и др., 2005).

3.2 Равнинная часть юго-востока Западной Сибири – Томская область

²Город Томск и его пригород расположен на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, на высоком правом берегу реки Томи, в 60 км от впадения ее в реку Обь. Тип климата города — континентально-циклонический. Среднегодовая температура – 0,9 °С.

Река Томь течет в направлении, близком к меридиональному, огибая город с юго-запада и запада почти полукругом. Правобережье Томи является более высоким и расчлененным. Оно прорезается притоками: Большой Киргизкой, Ушайкой и Басандайкой. Левобережье р. Томи представляет собой плоскую равнину. Здесь долина реки широкая, заболоченная, а реки, впадающие в Томь (Черная речка, Кисловка, Порос и другие), имеют слабое падение и медленное течение. С севера к ним примыкают обширные сфагновые болота, к северо-западу от болот залегают полосы песчаных дюн (Климат Томска, 1982).

Рельеф города и окрестностей неоднороден. Высокий правый берег р. Томи, где, в основном, расположен город, представлен пятью террасами. В некоторых местах он образует крутые обрывы, наиболее высокие (50-70 м) в районах Синего Утеса и Лагерного сада. Начиная от Лагерного сада, на восток до пос. Зонального, расположена южная, самая возвышенная часть города с высотными отметками 130-140 м над у. м. Тем не менее, для города характерен перепад высот, достигающий 60-70 м. Рельеф левобережного участка слабохолмистый, представлен чередующимися песчаными гривами, поросшими сосновым лесом, и пониженными участками, занятыми торфяным болотом, переувлажнённым березово-осиновым лесом, лугами и небольшими водоемами (Климат Томска, 1982).

Растительность в окрестностях города Томска разнообразна. Здесь сходятся зоны тайги и лесостепи. На правобережье реки Томи растут, в основном, березово-осиновые леса со значительной примесью ели, пихты, кедра, сосны.

² При написании главы использована монография «Климат Томска» (1972), данные с сайта www.meteo.ru;

На правобережье Томи располагается зона перехода от темнохвойной тайги и сосновых лесов к березовым и к лесным лугам. Темнохвойная тайга сохраняется здесь островами, много открытых участков, свободных от леса. Обширные сосновые боры преобладают на левобережье Томи. С сосновыми лесами связаны торфяные сфагновые болота в понижениях. Боры окаймлены молодыми березовыми лесами.

Наличие крупных лесных массивов в окрестностях Томска обуславливает значительную макрошероховатость поверхности, что способствует некоторому снижению скорости ветра по сравнению с открытым местом.

Участок и водоем «Зональный» (рисунок 4, 5) расположен на третьей надпойменной террасе правого берега реки Томи в окрестностях южной части города, в пятистах метрах к северо-востоку от трассы, ведущей из города в поселок Зональный на краю просеки ЛЭП. Водоём занимает естественное рельефное понижение, которое заполняется грунтовыми и талыми водами. Имеет сток в овраг через вкопанную в почву трубу, а в отдельные годы (жаркий май – первая половина июня) может пересыхать. Дно илистое, с большим количеством опада листвы, травой (осоки, злаки), ветками и стволами деревьев, кустарников. В светлое время суток водоем хорошо освещен. Вдоль береговой линии имеются высокие заросли ивы (до 5 м). На поверхности воды и в толще много опавших листьев, веток (ивовых и сосновых) и стволов поваленных деревьев и кустарников. Около трети периметра берега водоёма занимает край просеки, справа (юго-восточный берег) расположена искусственная сосновая лесопосадка с вкраплениями берёзы и осины (формула леса: 8С : 1Б : 1О), слева – естественный смешанный сосново-осиновый лес (8Б : 2С).



Рисунок 4 – Нерестовый водоем земноводных в южном пригороде Томска
(Зональный, май 2009 г.). Фото автора



Рисунок 5 – Личиночный водоем земноводных в южном пригороде Томска
(Зональный, июнь 2009 г.). Фото автора

3.3 Горные районы юго-востока Западной Сибири – Кемеровская область

Заповедник «Кузнецкий Алатау» (54° N, 87-88° E) расположен в центральной части хребта Кузнецкий Алатау, являющегося частью Кузнецкого нагорья и занимает около 5% восточной территории Кемеровской области в границах трех административных районов Тисульского, Новокузнецкого и Междуреченского. Площадь заповедника 412900 га. Особенностью горных экосистем является высотная поясность, определяющая комплекс местообитаний, экологические условия которых резко различаются, что оказывает влияние на вертикальное распределение позвоночных животных в горах, в том числе земноводных и пресмыкающихся (Равкин и др., 2009; Эпова и др., 2013). Для Кузнецкого Алатау характерны лесостепной, горно-лесной, субальпийский и горно-тундровый высотные пояса, причем условия среды между разными макросклонами различаются (Эпова и др., 2013)

В заповеднике Кузнецкий Алатау исследования остромордой лягушки проводились в окрестностях кордона Средняя Терсь вблизи одноименной реки. Ключевой участок Средняя Терсь находится в подпоясе черневых лесов в пределах абсолютных высот 300-500 м над ур. м. В древесном пологе черневых лесов господствует пихта, береза, осина, местами примешиваются кедр и ель. Для них характерны высокотравье и слабо развитый моховый покров. Распространение черневой тайги не является сплошным. Вклиниваются довольно значительные площади, занятые вторичными смешанными берёзовыми и чисто осиновыми лесами, на месте гарей и вырубок (Эпова и др., 2013). Здесь преобладают влажные долинные березовые, березово-осиновые и смешанные березовые леса с примесью кедра. Гидрологическая сеть (рисунок 7) представлена несколькими крупными реками и множеством небольших рек и ручьев. Часто встречаются заболоченные луга и болота в поймах при разливе рек и таянии снега образуется множество небольших прогреваемых водоемов (Эпова и др., 2013).

Водоемы пригодные для размножения (рисунок 6, 8) остромордой лягушки, на правом берегу реки Средняя Терсь занимают естественные понижения рельефа в пойменной части реки на расстоянии 250-300 м от основного русла. Заполнение

водоемов водой происходит во время разлива реки, так же водоемы пополняются талыми водами. Нерестовые водоемы имеют глубину от 0,3 до 1,7 м. Дно выстлано остатками прошлогодней травы, стволами деревьев, ветками. Формула леса в окрестностях водоема: 6 П : 2 Б : 1 К : 1 Е. Береговая линия водоемов свободна от зарослей кустарников.

В окрестностях кордона Средняя Терсь отмечены кладки *R. arvalis* в водоемах с небольшим течением, образованные рукавами реки. Дно водоемов выстлано ветками, стволами деревьев, прошлогодней травой. Береговая линия водоемов, расположенных вблизи основного русла ограничивается зарослями Ивы.



Рисунок 6 – Нерестовый водоем земноводных в окрестностях кордона Средняя Терсь заповедника «Кузнецкий Алатау» (Кемеровская область, май 2013 г.).

Фото автора



Рисунок 7 – Река Средняя Терсь Заповедник «Кузнецкий Алатау»
(Кемеровская область, май 2013г.). Фото автора.



Рисунок 8 – Перестовый водоем земноводных в окрестностях реки Кедровка
(правый приток реки Средняя Терсь) заповедникз «Кузнецкий Алатау»
(Кемеровская область, май 2013 г.). Фото автора

Таким образом, описанные места отловов остромордой лягушки являются типичными территориями, на которых возможно успешное существование вида. Следует отметить, что во всех точках стационарных работ *R. arvalis* является обычным видом среди представителей земноводных, что позволяет нам сделать заключение о комфортном для нее месте обитания. В свою очередь места сбора, находящиеся в крайних точках исследования, различаются климатическими характеристиками, которые оказывают прямое влияние на образ жизни остромордой лягушки. Это находит свое отражение в продолжительности активности земноводных в течение года, а именно – периода от выхода из мест зимовки до ухода. Разница между брянской и кемеровской популяциями может составлять до 3-х месяцев. Благодаря широкоареальности исследуемого вида, можно проводить сравнение экологических характеристик популяций, находящихся на удаленном расстоянии друг от друга.

Глава 4 Ареал, биотопическое распределение и основные аспекты образа жизни модельного вида – остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842

4.1 Распространение и подвиды

Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 относится к группе бурых лягушек (группа *R. temporaria*) рода *Rana*, семейства Ranidae, отряда Anura, класса Amphibia. Остромордая лягушка – европейско-сибирский вид, распространенный от южной Швеции и Финляндии до Франции, юго-восточной Европы и Сибири. Северная граница ареала идет от северной Карелии на Полярный Урал, р. Енисей и в Якутию, южная – от Одесской области через юг Украины в Ростовскую область и на северо-восток к югу Волгоградской области, далее в центральный Казахстан, к району Семипалатинска и на юг. Населяет многие острова в Балтийском и Белом морях, в озерах и реках. Указание на наличие *R. arvalis* на о. Большой Соловецкий в Белом море не подтвердилось. Диапазон населяемых высот 0 - 2140 м н.у.м. (Кузьмин, 1999, 2012)

На протяжении всего ареала различали три подвида: номинативный (*R. a. arvalis*), алтайский (*R. a. altaica*), и Вольтерсторфа (*R. a. walterstorff*). Последний встречается преимущественно в Закарпатье. Алтайский подвид (основной диагностический признак – короткие голени и крупный внутренний пяточный бугор) признают не все исследователи (Дунаев, Орлова, 2012), поскольку сходные лягушки позже найдены в других частях ареала вида. В целом, определение подвидов *R. arvalis* связаны с перекрыванием диагностических признаков разных форм, «наличием» переходных морфотипов и клинальной изменчивостью (Кузьмин, 2012).

4.2 Биотопическое распределение и численность

Остромордая лягушка, имеющая обширный ареал обитания с запада на восток, а как следствие, разнообразные климатические условия на территории своего распространения, является видом, заселяющим различные биотопы. *R. arvalis* обитает в лесной, лесостепной и степной зонах (Банников и др, 1977). В лесной зоне частые встречи остромордой лягушки отмечаются на просеках, полянах, сфагновых болотах, опушках, а в лесостепных регионах в зарослях

кустов и густой травы в поймах рек и заболоченных лугах (Дунаев, Орлова, 2012). Вид обитает в довольно разнообразных местах, практически везде, придерживаясь как влажных, так и достаточно сухих участков (Земноводные и пресмыкающиеся ..., 1998).

4.2.1 «Брянская» популяция

Одним из ключевых районов исследования является окрестности заповедника «Брянский лес» – часть физико-географического района Неруссо-Деснянского Полесья, расположенного в бассейне среднего течения реки Десны (левый приток реки Днепр) (Фауна позвоночных животных ... "Брянский Лес", 2008). На территории заповедника присутствуют различные типы леса - сосновый, еловый, широколиственный. Березовые и сосновые леса занимают около 40% территории заповедника (Фауна позвоночных животных ... "Брянский Лес", 2008). Преобладающими являются низинные болота, представленные черноольшаниками, болотными березняками и ивняками, а также открытыми тростниковыми и осоковыми сообществами. В надпойменных ландшафтах обычны переходные болота, представленные древесно-сфагновыми и травяно-сфагновыми сообществами. Они занимают многочисленные и небольшие по площади западины, и лога. Изредка встречаются верховые сосново-сфагновые и пушицево-сфагновые болота. Руслу малых рек и ручьев перегороджены многочисленными бобровыми запрудами, а поймы сильно заболочены (Фауна позвоночных животных ... "Брянский лес", 2008).

Остромордая лягушка обычный и самый многочисленный вид земноводных. Населяет большинство природных биотопов, встречается и в населенных пунктах. Численность в осиннике достигает 100 особей/га, в кленовом лесу – 300, сосново-дубовом лесу – 575, ольшанике крапивно-гераниевом – 700, дубово-ясеневом лесу – до 1000, а на некоторых небольших участках лугов и ольшаников — от 250 до 1000 особей/га (Коцержинская, 2008).

4.2.2. «Томская» популяция

Территория Западной Сибири характеризуется разнообразными биотопами для обитания и размножения остромордой лягушки. В данном районе вид

приурочен преимущественно к ссорам и открытым низинным болотам, а так же к надпойменным верховым болотам, суходолам. В лесотаежной зоне заселяет тростниковые и осоковые болота, березовые колки (Банников и др., 1977). Остромордая лягушка населяет различные биотопы от подзоны кустарниковых субарктических тундр до зоны степи. В кустарниковых тундрах обитает на осоковых болотах и в лишайниково-осоковых-меховых тундрах. В лесотундровых редколесьях вдоль рек и на комплексных бугристых болотах. Обитает повсеместно в средней тайге, в низинных болотах и других пойменных биотопах, сосняках и облесенных низинных болотах. В подзоне южной тайги на сорах в поймах крупных рек. Встречается, в подтаежных лесах. На открытых осоково-вейниковых болотах и, внепойменных облесенных болотах и лугах, чередующихся с ивняками и березово-осиновыми перелесками в поймах крупных рек. В северной и южной лесостепи на облесенных и открытых низинных осоково-вейниковых болотах, на лугах, луговых степях и сплавинах пресных озер (Кузьмин, 1999; Орлова, Семенов, 1999; Равкин и др., 2003; Равкин и др., 2005; Стариков, Матковский, 2009; Ибрагимова и др., 2010; Матковский и др., 2011; Ибрагимова, 2012).

В Томской области (юго-восток Западной Сибири) остромордая лягушка в средней тайге обильно населяет пойменные луга. По южной тайге максимальные значения обилия свойственны пойменным лесам 536 особей/км², немного меньше в пойменных болотах и ссорах. В подтаежных лесах больше всего *R. arvalis* на внепойменных низинных, болотах где встречаемость может составлять 139 особей/км², и меньше на таких же пойменных болотах в четыре раза. В северной лесостепи остромордая лягушка в наибольшем количестве держится на внепойменных облесенных низинах и переходных болотах где ее встречаемость достигает 50 и в пойменных ивняках – 30 особей/км² (Равкин и др., 2003). На низинных болотах притеррасья – 397.5 и лугах центральной поймы Оби 454.4 ос/га (Куранова, 2001).

Остромордая лягушка во всех зонах и подзонах Томской области является абсолютным доминантом, характеризуется высокой степенью эвритопности. Обычна в г. Томске и его пригороде (Куранова, 2001).

Обилие остромордой лягушки на территории Западной Сибири в первую очередь определяется степенью увлажнения и наличием доступных кормов (Куранова, 1998, 2001). Уменьшение влажности и количество кормов резко снижают численность, особенно на суходолах и обширных верховых болотах. Значительное сокращение численности отмечается и на переходных болотах. Обилие лягушек снижается и по мере удаления от водоемов и пойм крупных рек. В сходных урочищах Приобья и Прииртышья обилие остромордой лягушки одинаково (Равкин, Лукьянова, 1976). В поймах рек на численность земноводных значительное влияние оказывает уровень и длительность половодья. Обилие земноводных возрастает при высоких и длинных разливах, когда образуются, временные хорошо прогреваемые нерестовые водоемы, где успешно проходит эмбриональное и личиночное развитие амфибий (Куранова, 2001; Равкин и др., 2005). Особенности биотопа и колебания погоды и климата, существенно влияют на динамику популяций вида в целом (Кузьмин, 1999; Орлова, Семенов, 1999).

4.2.3. «Кемеровская» популяция

Ключевой участок исследования на территории Кемеровской области расположен в заповеднике Кузнецкий Алатау последний находится на западном макросклоне Кузнецкого Алатау, и являющимся частью Кузнецкого нагорья (Эпова и др., 2013). Остромордая лягушка распространена по всей территории Кемеровской области, за исключением горных вершин Кузнецкого Алатау и Горной Шории, а так же открытых засушливых ландшафтов. Встречается повсеместно, в самых разнообразных биотопах. Исследования, проведенные в среднем течении Томи, показали, что наиболее многочисленны лягушки в пойменных лесах вблизи стоячих и медленно текущих водоемов (Скалон, 2005). Ключевой участок кемеровской популяции *R.arvalis* расположен в пойме реки Средняя Терсь, протекающей по территории заповедника «Кузнецкий Алатау» (Эпова и др., 2013).

На территории заповедника обилие остромордой лягушки возрастает в направлении от черногого низкогорья к субальпийскому среднегорью. В субальпийском поясе *R.arvalis* не встречена на субальпийских лугах, а на горных болотах встречаемость в 2, а обилие в 3-4 раза выше, чем в кедрово-пихтово-березовых редколесьях. В темной тайге среднегорья отсутствует в большинстве местообитаний. Вид обычен во вторично пихтово-березовых и елово-пихтово-березово-разнотравных лесах. Редок на пойменно-разнотравных лугах и в лесах долинных-смешанных. В черневой тайге низкогорья остромордая лягушка распространена повсеместно; многочисленна в пихтово-еловом папоротниково-кисличном лесу, обычна в лесах березово-разнотравных, встречается в березово-пихтовых высокотравных, березово-осиновых, редка - на высокотравных злаково-разнотравных лугах. В горах отмечается дефицит тепла и влаги, отсутствуют условия для размножения, поэтому биотопы горно-тундрового пояса являются для *R.arvalis* неприемлемыми. Предпочитают влажные прогреваемые смешанные леса с наличием пригодных для размножения водоемов, пойменные луга и болота (Эпова и др., 2013).

4.3. Некоторые аспекты экологии модельного вида – остромордой лягушки *R.arvalis*

4.3.1 Активность

Материалы по активности остромордой лягушки на протяжении года представлены данными по фенологии и миграционной активности вида в весенне-летний период и их связи с погодными факторами (Куранова, 1998). Важные фенологические явления, требующие изучения у земноводных включают: констатацию первых встреч после зимовки весной, начало периода размножения, сроки откладки икры и появление молодняка, время ухода на зимовку и последние встречи осенью (Гаранин, Панченко, 1987).

Лягушки зимуют в ручьях или торфяных болотах. Зимовки могут располагаться в 1-км от места размножения. В одном месте могут зимовать до 60 лягушек. Зимовка длится с сентября – ноября по март – июнь в зависимости от широты и высоты над уровнем моря. Самое раннее появление (март) и самое

позднее исчезновение (конец ноября-декабря) имеют место на равнинах на юге ареала, тогда как самое позднее появление (июнь) и самое раннее исчезновение (сентябрь) на Полярном Урале. Период зимовки занимает от 4 до 9 месяцев (Банников и др., 1977; Кузьмин, 2012; Дунаев, Орлова, 2012).

В исследованных популяциях продолжительность периода зимовки отличается на 2-3 месяца: в брянской зимовка длится 4 месяца, томской и кемеровской – 6-7 месяцев. В данной части ареала *R. arvalis* зимует на суше, чаще поодиночке, зарываясь в почву на глубину 17-30 см (Куранова, 1998).

Следующим этапом в годовом цикле является период миграции самцов и самок от мест зимовок к нерестовым водоемам и далее размножение. Остромордая лягушка приступает к размножению в марте – июне, обычно через несколько дней после окончания зимовки. В мае - июне отмечена наибольшая подвижность взрослых самцов и самок, связанная с размножением, в частности - с их миграцией в нерестовые водоемы и обратно (Куранова, 1998). Первыми в водоем приходят самцы и образуют брачные хоры. Пары образуются случайным образом. Структура взрослой части популяции и возрастные различия в пространственном распределении влияют на возрастной состав размножающихся группировок. Образование брачных пар на суше и миграция их к водоемам обычны у *R. arvalis* (Ищенко, 2006). Амплексус подмышечный. В амплексусе наблюдаются скопления из одной самки и до 4-х самцов. В целом, самцы находятся в водоемах дольше самок, которые уходят на сушу после завершения икрометания. Икра откладываются как днем, так и ночью, в хорошо прогреваемых местах с глубиной 5-30 см (лужах, колеях дорог, лесных прудиках, старицах рек) при температуре 5-15°C (Кузьмин, 2012; Дунаев, Орлова, 2012). Характерно групповое икрометание, скопления икры могут насчитывать более сотни кладок и покрывать площадь до нескольких квадратных метров. Из года в год икра откладывается примерно в одних и тех же частях водоема. В кладке от 200 до 3080 яиц (Кузьмин, 2012; Дунаев, Орлова, 2012).

Сроки размножения остромордой лягушки в окрестностях стационарных участков исследования выглядят следующим образом: в брянской популяции

первых перезимовавших особей отмечают в I декаде марта, начало размножения отмечается в II-III декадах апреля (Коцержинская, 2008), особи томской популяции заканчивают период зимовки в II-III декаде апреля, а период активного размножения выпадает на I-II декаду мая (за период наблюдений 2009 – 2011 гг.), кемеровская популяция характеризуется смещением крайних дат окончания зимовки и начала размножения на 5-7 дней от томской популяции.

Следующим отмечаемым этапом в фенологических наблюдениях является эмбриогенез. Эмбриогенез у *R. arvalis* длится 6–14 суток до 21, личиночное развитие – 39–81 суток (до 120 суток), в зависимости от температуры и других факторов. Метаморфоз в разных регионах – в июне – октябре. Продолжительность личиночного развития в лесной зоне варьирует по водоемам от 47 до 118 суток даже в пределах популяции. Кроме того, продолжительность развития и размеры особей при метаморфозе варьируют по годам, т.к. в большой мере определяются факторами среды. Все сеголетки зимуют на суше, их гибель в этот период не зависит от размеров тела (Ляпков, 1997).

В брянской популяции появление первых сеголеток отмечается в I декаде июня (Коцержинская, 2008). Метаморфозировавшие особи отмечаются вдоль береговой линии водоема в томской популяции с II-III декады июля отмечено, что выход сеголеток *R. arvalis* идет в разные годы в различные сроки (Куранова, 1998), самым поздним выходом на сушу из исследованных популяций характеризуется кемеровская популяция III декада июля – I декада августа (Скалон, 2005).

4.3.2 Биотопы размножения

Для размножения вид использует различные типы водоемов, отличающиеся по площади, глубине, происхождению и местом расположения. Известно, что количество, качество и разнообразие видоспецифичных репродуктивных водоемов определяют судьбу отдельных пространственных группировок и их относительный вклад в численность и биомассу новой генерации (Ищенко, 1982; Кутенков, 1989)

В Брянской области остромордая лягушка является одним из наиболее массовых видов, размножающихся на мелководьях в пойме. Размножение отмечено в озере Зныковище и в канале, которым это озеро соединено с руслом Неруссы, в многочисленных понижениях, залитых талой водой, а также и в мелких лесных водоемах, расположенных в понижениях между невысокими холмами, поросшими сосновым и широколиственным лесом (Ляпков, 2005; Фауна позвоночных животных..., 2008).

На территории юго-востока Западной Сибири по данным В.Н. Курановой (1998) и нашим наблюдениям остромордая лягушка размножается в разнообразных временных и постоянных водоемах: на зарастающих мелях стариц, озер и прудов, в канавах и ямах, заполненных водой. В долине рек Оби и Томи для нереста *R. arvalis* использует сеть мелких временных водоемов заливных лугов прирусловой и центральной поймы с рН воды, равной 5,5-6,5. На междуречьях *R. arvalis* размножается во временных и постоянных лесных водоемах глубиной 0,6-1,2 м и рН воды – 3,8-6,95, а так же по краевым топям верховых и низинных болот). В пригороде Томска в период размножения половозрелые особи остромордой лягушки распределяются по сложной сети нерестилищ. Как правило, это временные водоемы вдоль дорог, образующиеся при снеготаянии и исчезающие после спада весенних вод, заболоченные, поросшие ивняком участки в понижениях рельефа и крупные практически непересыхающие водоемы, питающиеся подземными ключами (окрестности д. Кузовлево, озеро Песчаное) (Куранова, 1998).

4.4 Межгодовая изменчивость фенологии размножения на примере «томской» популяции *R. arvalis*

Фенология – изучение закономерностей сезонных явлений в жизни природы (Гаранин и др., 1989). Фенологические наблюдения за амфибиями являются необходимой составляющей работ по выявлению деталей экологии отдельных видов в конкретных условиях обитания и в конечном итоге определение условий, при которых возможно сохранение популяции (Гаранин и др., 1987). В данном разделе приводятся собственные материалы автора по фенологии размножения

остромордой лягушки в пригородной зоне Томска. Наблюдения проводились с 2009 по 2011 гг. в момент выхода первых особей с мест зимовок до окончания периода размножения.

Весной 2009 г. первые половозрелые и неполовозрелые особи остромордой лягушки замечены 25 апреля. Массовый выход с мест зимовок самок и самцов – 3-го мая. Половозрелые самцы после зимовки наиболее активно мигрировали к нерестовым водоёмам в III декаде апреля, а массовая миграция самок к местам размножения отмечена в I декаде мая. Среднедекадная температура воздуха (III декада апреля) на момент массового выхода самцов составляла 6,3°C (рисунок 9). Доля самцов от общего числа встреченных половозрелых особей, мигрировавших в водоем в 2009 г составила 42,3%, а доля самок – 46,1% (таблица 4). Самцы численно преобладают в III декаде апреля, а самки в I декаде мая ($p < 0,01$). При оценке всех встреченных особей за период размножения достоверных отличий в количестве встреченных самцов и самок не выявлено ($\varphi_{эмп} = 0,89$; $p > 0,05$) (таблица 4).

Таблица 4 – Сезонная и межгодовая динамика полового состава популяции остромордой лягушки, *Rana arvalis* (пригород Томска 2009-2011 гг.)

Пол	Год	II апрель	III апрель	I май	II май	III май	Встречаемость	
							Абс., экз	%
Половозрелые самцы, экз.	2009	-	63	41	3	2	109	42,25
	2010	-	-	1	78	17	96	34,05
	2011	14	76	21	5	6	122	35,37
Половозрелые самки, экз.	2009	-	44	75	0	0	119	46,13
	2010	-	-	1	89	72	161	57,10
	2011	22	163	27	8	0	220	63,37
Неполовозрелые самцы и самки, экз	2009	-	3	15	6	6	30	11,62
	2010	-	-	-	5	19	24	8,51
	2011	-	2	-	1	-	3	1,15
Половозрелые самцы/самки $\varphi_{эмп}$ (Критерий Фишера)	2009	-	3,169 $p < 0,01$	3,876 $p < 0,01$	2,514 $p < 0,01$	2,050 $p > 0,05$	0,887 $p > 0,05$	
	2010	-	-	0,362 $p > 0,05$	4,415 $p < 0,01$	4,625 $p < 0,01$	5,547 $p < 0,01$	
	2011	0,422 $p > 0,05$	2,253 $p > 0,05$	1,238 $p > 0,05$	0,212 $p > 0,05$	3,962 $p < 0,01$	7,566 $p < 0,01$	
Всего, экз	2009	-	110	131	9	8	258	100
	2010	-	-	2	172	108	282	100
	2011	36	241	48	14	6	345	100

Весной 2010 г. отмечены самые поздние за весь период наблюдений первые встречи половозрелых особей вблизи нерестового водоема – 1 мая. Ход весны 2010 г. характеризуется затяжными низкими температурами и осадками в виде снега. Температура II декады апреля являлась самой низкой за все годы наблюдения за популяцией и составляла 1,6°С (рисунок 10). Массовый выход половозрелых самцов *R. arvalis* с зимовок зафиксирован 11 мая. В это время встречены и неполовозрелые лягушки. В 2010 г. сроки массового выхода половозрелых самцов и самок различаются. Массовый выход половозрелых зарегистрированных самок пришелся на 21 мая, что на 10 суток позднее конца миграции самцов к нерестовым водоемам (таблица 5). По абсолютным показателям самки и самцы мигрировали к местам размножения во II декаде мая. В III декаде мая движение самцов в нерестовый водоем существенно снизилось, а самки продолжали приходить в водоем до конца мая. Среднедекадная температура перед появлением первых особей вблизи водоема составляла 7,9°, во время встречи первых лягушек (1 мая 2010 г.) отмечена среднесуточная температура 5,6°С. Во время массовой миграции лягушек в водоем (II декада мая) температура составляла 5°. Доля самок от общего числа встреченных в 2010 г. особей превышает значение встреченных самцов и составляет 57,1% и 34,1% соответственно (рисунок 10, таблица 4). В выборках II и III декад мая значительно преобладали самки ($\varphi_{эмп} = 4,4 - 4,6$; $p < 0,01$), так же как всех встреченных особей за весь период размножения ($\varphi_{эмп} = 5,5$; $p < 0,01$) (таблица 4).

Таблица 5 – Сроки выхода с зимовок и массовые миграции *Rana arvalis* к нерестовым водоемам (окрестности Томска 2009-2011 г.)

Год	Половозрелые самцы		Половозрелые самки		Неполовозрелые первая встреча
	Первая встреча	Массовый выход	Первая встреча	Массовый выход	
2009	25.04	3.05	25.05	3.05	25.04
2010	1.05	11.05	1.05	21.05	11.05
2011	17.04	21.04	17.04	23.04	21.04

В 2011 г. отмечены самые ранние первые встречи лягушек вблизи нерестового водоема (рисунок 11). Весна 2011 г. характеризуется ранним потеплением, средняя температура во II декаде апреля составила 10,2°C. Первые половозрелые самцы и самки зафиксированы 17 апреля, учтена пара в амплексусе. Массовый выход самцов с мест зимовок к нерестовым водоемам состоялся 21 апреля, а самки в массе мигрировали к местам размножения позднее – 23 апреля (таблица 5). Тем не менее, уже, 21 апреля отмечены кладки икры в водоеме, а 30 апреля началось массовое икрометание. 7 мая встречены самцы и самки, выходящие из водоема после размножения, хотя часть особей все еще мигрировали в водоем. По абсолютным значениям многочисленная миграция самцов и самок к местам размножения проходила в III декаде апреля. Температура II и III декад апреля соответственно 10,2 и 7,5°C. Доля самок от общего числа встреченных особей за 2011 г. гораздо выше доли самцов и составляет соответственно 63,4% и 35,4% (таблица 4). Установлено, что встречаемость самцов была значимо выше лишь в III декаде мая ($\varphi_{\text{эмп.}} = 3,96$; $p < 0,01$). Количество самок за весь период наблюдений достоверно больше самцов ($\varphi_{\text{эмп.}} = 7,57$; $p < 0,01$) (таблица 4).

При наблюдении в течение трех лет за одной популяцией в окрестностях Томска установлено, что сроки появления особей после зимовок и сроки икрометания отличаются в разные годы. Так, 2010 г. отмечен самым поздним появлением амфибий, а в 2011 г. первые самцы и самки замечены раньше, чем в два предыдущих года (таблица 5). В условиях юго-востока Западной Сибири весеннее пробуждение *R. arvalis* происходит одновременно с сибирским углозубом, но раньше серой жабы и обыкновенного тритона. По многолетним данным сроки появления *R. arvalis* в нерестовых водоемах – третья декада апреля – первая декада мая. У вида проявляется хронографическая и хронологическая изменчивость по срокам выхода из зимовок и начале размножения, и полностью определяется внешними климатическими факторами и ходом весенних событий (Куранова, 1998).

По литературным данным самцы и самки остромордой лягушки появляются в водоемах в апреле, когда еще лежит снег и не растаял лед (Дунаев, Орлова, 2012). Самым мощным из абиотических факторов для лягушки является температура и влажность (Терентьев, 1950). В районе оз. Байкал первые особи замечены в конце мая (Щепина и др., 2010). В Мордовии это обычно происходит в середине – конце апреля. Однако, в некоторые годы наблюдается и более раннее появление на нерестилищах (даже в конце марта) (Ручин и др., 2008). На территории города Нижний Тагил размножение начинается в конце апреля при температуре воды 10-12 °С и проходит в сжатые сроки: с конца апреля по середину мая, не более двух недель (Камкина, 2001). Конкретные сроки начала икрометания у лягушек меняются и зависят от климата (Терентьев, 1950). В пригороде Минска остромордая лягушка приходит к местам размножения в конце марта – начале апреля (Хандогий и др., 2001)

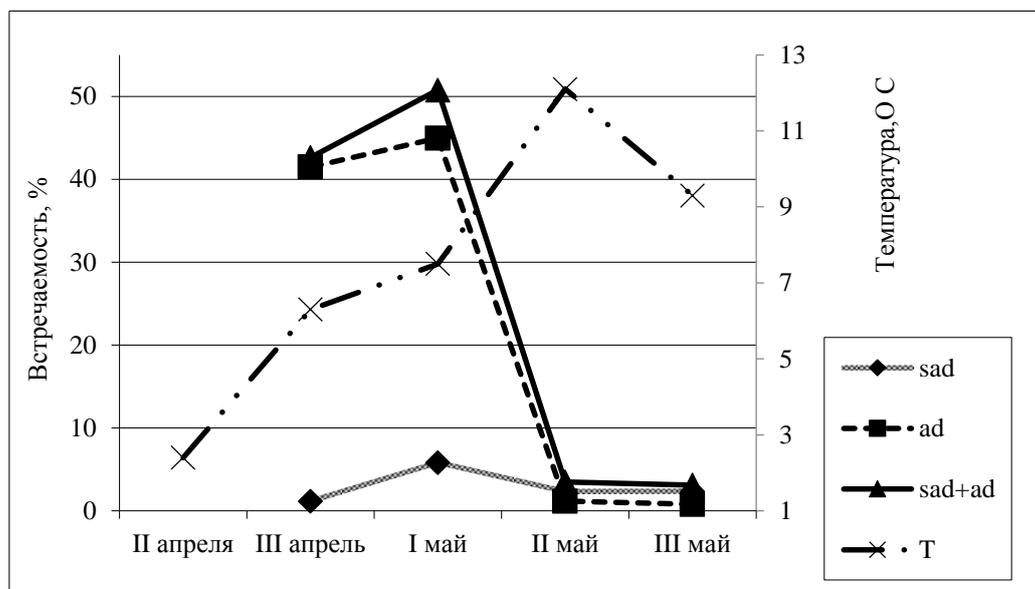


Рисунок 9 – Активность особей остромордой лягушки, *Rana arvalis* в весенний период (пригород Томска, 2009 г.).

Примечание. Встречаемость – (%), $n=258$; ad – взрослые, sad – полувзрослые, T – среднедекадная температура окружающей среды ($^{\circ}\text{C}$); $R_s = -0,101$, $p > 0,05$

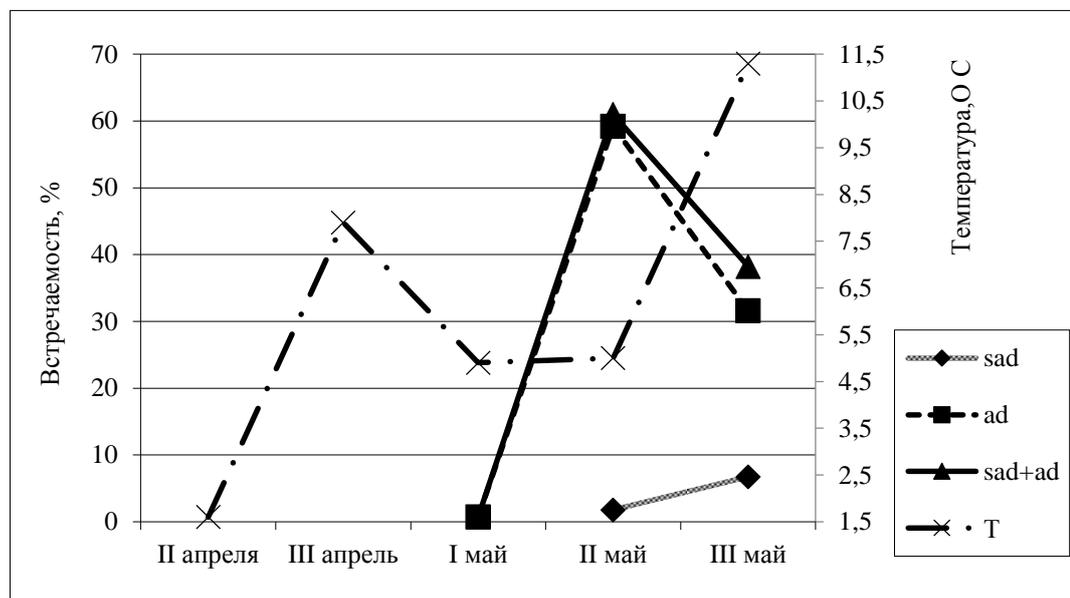


Рисунок 10 – Активность особей остромордой лягушки, *Rana arvalis* в весенний период (пригород Томска, 2010 г.).

Примечание. Встречаемость – (%), $n=282$; ad – взрослые, sad – полувзрослые, T – среднедекадная температура окружающей среды ($^{\circ}\text{C}$); $R_s = -0,615$, $p > 0,05$

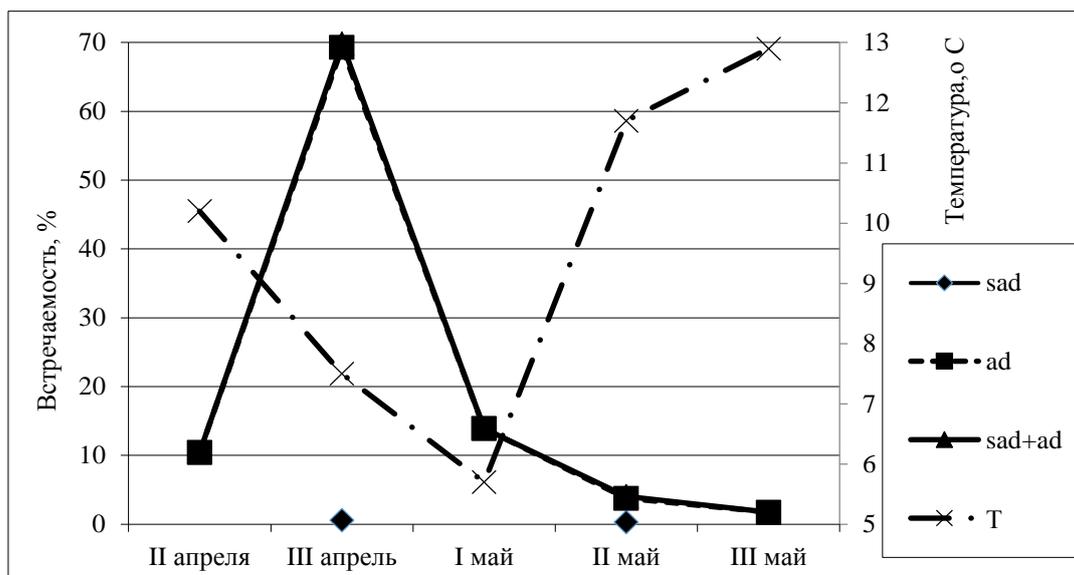


Рисунок 11 – Активность особей остромордой лягушки, *Rana arvalis* в весенний период (пригород Томска, 2011 г.).

Примечание: Встречаемость – (%), $n=345$ встреченных особей: ad – взрослые, sad – полувзрослые, T – среднедекадная температура окружающей среды ($^{\circ}\text{C}$); $R_s = -0,160$, $p > 0,05$

4.5 Межгодовая динамика половозрастного состава «томской» популяции в период размножения

При анализе абсолютных значений встреченных самцов и самок в период размножения 2010 и 2011 гг. количество самок достоверно превышало долю самцов от общего числа учтенных особей (таблица 5). Доля самцов в 2009 г. не сильно отличается от количества учтенных самок. Однако количество самок в 2009 г. за период размножения оказалось минимальным. В 2010 и 2011 г. отмечено увеличение доли встречающихся половозрелых самок (рисунок 12).

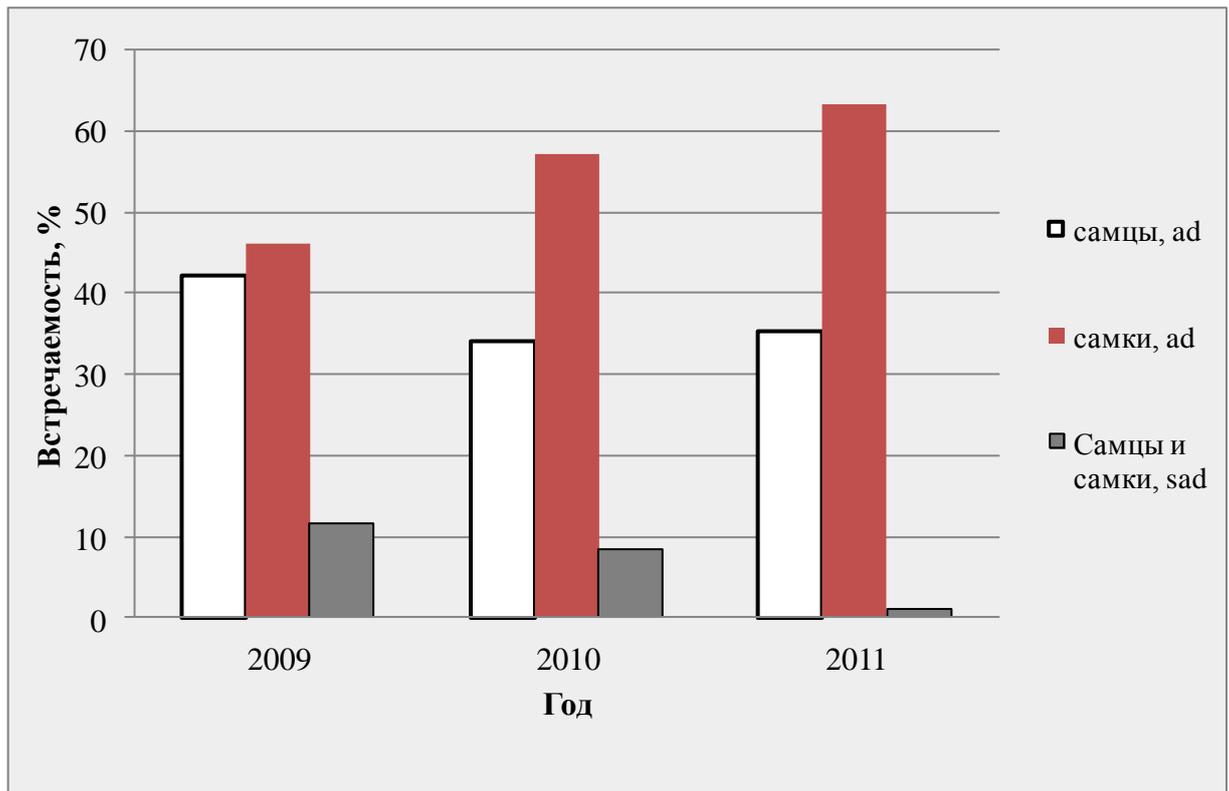


Рисунок 12 – Хронографическая изменчивость встречаемости особей остромордой лягушки, *Rana arvalis* в весенний период (окрестности Томска; апрель-май, 2009-2011 гг.)

Примечание: ad – взрослые, sad – неполовозрелые

Таким образом, остромордая лягушка является широкоареальным видом, что делает ее удобным модельным объектом для экологических исследований. Отмечено успешное существование популяции *R. arvalis* в различных климатических условиях, что включает в себя не только обитание на конкретной территории но и успешное размножение, развитие новой генерации и смену поколений. Ход годового цикла жизни остромордой лягушки на территории ареала характеризуется смещением начала и конца основных этапов фенологических наблюдений. Это обусловлено климатическими характеристиками места обитания популяции. Можно заключить, что при движении от юго-западной точки исследования в направлении юго-восточной прослеживается более позднее начало этапов размножения, откладки икры, начало и конец эмбриогенеза и более ранний и длительный период зимовки.

Хронографическая изменчивость сроков появления первых земноводных после зимовок на местах нереста, сроков массового выхода самцов и самок с мест зимовок и сроков икрометания обусловлена ходом весенних событий конкретного года. Количество половозрелых самок, приходящих на нерест в популяции достоверно превышает долю размножающихся самцов.

Глава 5. Изменчивость морфометрических признаков разных популяций остромордой *R. arvalis* Nilsson, 1842

Исследование особенностей реализации морфологического разнообразия в природных популяциях в условиях меняющейся среды является важной теоретической задачей на пути понимания механизмов устойчивости биологических систем (Васильев и др., 2003). Протяженный ареал *R. arvalis* с большой амплитудой средовых факторов определяет высокий уровень морфологической изменчивости особей вида. Вопрос морфологии вида на разных этапах развития особи имеет важное значение в решении проблем таксономии, изменчивости и адаптаций к условиям окружающей среды (Ищенко, 1978, 1989, 1999; Щупак, 1985; Косова, 1996; Лада, 2012).

Изучена внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость комплекса морфометрических признаков и их индексов, географически удаленных трех популяций *R. arvalis*: брянская– европейской части видового ареала, томская (равнинная) и кемеровская (горная) – из азиатской части ареала.

5.1 Внутрипопуляционная изменчивость

При анализе собственных материалов морфометрии остромордой лягушки использовались 12 признаков разделенных на три группы: размеры передних конечностей (*L.antbr*, *L.brach*, *Dig.1*), группа измерений отделов задних конечностей (*C.int.*, *T.*, *t.*, *Fm.*), промеры головы (*L.c.*, *D.r.o.*, *Sp.c.r.*, *Lt.c.*, *Sp.n.*). Описание перечисленных признаков приведены в главе 2 «Материалы и методики».

5.1.1 «Брянская» популяция

Тенденции увеличения длины тела с возрастом особей *R. arvalis* находят свое отражение так же в изменении размеров морфометрических признаков в процессе роста. В качестве показателя относительной величины каждого из морфологических признаков использовали линейный индекс, то есть отношение величины данного признака к длине тела (Ляпков и др., 2012). Установлены достоверные корреляции изменения 12-и морфометрических признаков и их индексов с длиной тела. Наибольшей силой корреляционных связей у самок

обладает признак *Lt.c.* – ширина головы ($r_s=0,840$), (таблица 6). Самцы имеют наибольшую зависимость между длиной тела и признаком задних конечностей *t* – длиной стопы ($r_s=0,8$). Минимальные показатели зависимости признака от длины тела у самок размер рыла: длины *D.r.o.* ($r_s=0,353$) и ширины *Sp.c.r.* ($r_s=0,324$). У самцов наименьшая корреляция выявлена по признакам отдела головы: длине *D.r.o.* ($r_s=0,219$) и ширине *Sp.c.r.* ($r_s=0,418$) (таблица 6).

Таблица 6 – Корреляции (R_s) морфометрических признаков (мм) и их индексов с длиной тела «брянской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* ($n=283$),

Признаки и индексы	Самки ♀♀ (n=135)	Самцы ♂♂ (n=148)
	R_s	R_s
<i>L.brach.</i>	0,768	0,758
<i>L.brach./L.</i>	0,202	0,101
<i>L.antbr.</i>	0,725	0,693
<i>L.antbr./L.</i>	0,068	-0,080
<i>Dig.1</i>	0,758	0,739
<i>Dig.1/L.</i>	0,307	0,412
<i>Fm.</i>	0,749	0,735
<i>Fm./L.</i>	-0,304	-0,224
<i>T.</i>	0,800	0,786
<i>T./L.</i>	-0,446	-0,312
<i>t.</i>	0,796	0,809
<i>t./L.</i>	-0,206	-0,133
<i>C.int.</i>	0,562	0,445
<i>C.int./L.</i>	-0,001	-0,079
<i>L.c.</i>	0,788	0,797
<i>L.c./L.</i>	0,109	0,014
<i>D.r.o.</i>	0,353	0,219
<i>D.r.o./L.</i>	-0,547	-0,502

<i>Sp.c.r.</i>	0,324	0,418
<i>Sp.c.r./L.</i>	-0,685	-0,572
<i>Sp.n.</i>	0,647	0,527
<i>Sp.n./L.</i>	-0,335	-0,435
<i>Lt.c.</i>	0,840	0,799
<i>Lt.c./L.</i>	0,201	0,197

Примечание: жирным шрифтом отмечена достоверная корреляция $p < 0,05$; R_s – коэффициент корреляции Спирмена

В анализе изменчивости морфометрических признаков с возрастом использовались только половозрелые особи остромордой лягушки. Установлены достоверные различия между самцами и самками в отделах передних, задних конечностей и головы. Выявлено увеличение абсолютных значений признаков с возрастом.

Впервые особи брянской популяции приступают к размножению в возрасте 2-х лет. К моменту первого размножения отмечены достоверные половые различия во всех группах абсолютных значений исследуемых признаков. К 2-м годам не установлено достоверных отличий в индексах *Dig.1/L* признаков передних, задних *C.int./L.* конечностей и во всех относительных размерах головы *L.c./L.*, *Lt.c./L.*, *Sp.c.r./L.*, *Sp.n./L.*, *D.r.o./L.* (таблица 7). В возрасте 3-х лет картина распределения достоверных отличий не изменяется. К 4-м годам сохраняются различия между полами в признаках передних и задних конечностей за исключением признаков *C.int.* – наибольшая длина внутреннего пяточного бугра, *Dig.1* – длина 1-го пальца передней конечности, а вот достоверные отличия в промерах головы имеют единичные признаки (*D.r.o.* – ширина рыла, *Sp.n.* – длина головы). После пятой зимовки достоверно отличимыми у самцов и самок остается один признак *D.r.o.* длина рыла и индексы признаков передних конечностей длины плеча и предплечья (*L.brach./L.*, *L.antbr./L.*) (таблица 7). В целом, можно отметить, что на протяжении жизни отмечаются достоверные различия между полами по абсолютным значениям признаков голов, однако по индексам

исследуемых признаков достоверных отличий между полами не выявлено. Обращает на себя внимание, что индексы конечностей увеличиваются с возрастом, а относительные размеры признаков головы уменьшаются, что свидетельствует о большем вкладе прироста в отделы передних и задних конечностей, чем головы.

Таким образом, у особей брянской популяции *R. arvalis* выявлено наличие межполовых различий в морфометрических признаках, а так же установлена изменчивость динамики размеров признаков и их индексов с возрастом. Самцы имеют не только большие длину тела и размеры головы, но и более длинные передние и задние конечности.

Таблица 7 – Возрастная и межполовая изменчивость морфометрических признаков (мм) и их индексов «брянской» популяции *Rana arvalis*

Признаки и индексы \ Возраст, лет	Самки (n=135)				Самцы (n=148)			
	2	3	4	5	2	3	4	5
<i>L.</i>	45,64	52,06	58,46	62,83	49,88	55,4	59,3	62,71
<i>L.brach.</i>	7,29	8,34	9,79	11,13	9,48	10,88	11,93	13,07
<i>L.brach./L.</i>	0,163	0,162	0,170	0,176	0,191	0,196	0,201	0,195
<i>L.antbr.</i>	7,52	8,56	9,78	10,96	10,01	10,79	11,90	13,00
<i>L.antbr./L.</i>	0,168	0,167	0,170	0,173	0,202	0,195	0,200	0,194
<i>Dig.1</i>	5,57	6,32	7,50	9,16	6,13	7,34	7,94	9,17
<i>Dig1/L</i>	0,124	0,122	0,129	0,143	0,123	0,132	0,133	0,135
<i>Fm.</i>	21,98	25,08	27,45	30,04	25,47	27,95	30,20	33,00
<i>Fm./L.</i>	0,493	0,489	0,478	0,473	0,514	0,505	0,509	0,492
<i>T.</i>	22,75	25,61	28,66	30,47	26,60	29,38	31,42	33,33
<i>T./L.</i>	0,511	0,499	0,501	0,481	0,536	0,532	0,530	0,498
<i>t.</i>	32,92	37,16	42,05	45,24	39,07	43,63	46,22	49,00
<i>t./L.</i>	0,738	0,724	0,733	0,714	0,787	0,788	0,778	0,727
<i>C.int.</i>	2,07	2,34	2,63	2,72	2,42	2,71	2,82	3,00
<i>C.int./L.</i>	0,047	0,047	0,049	0,049	0,050	0,051	0,049	0,053

<i>L.c.</i>	14,66	16,71	19,01	21,52	16,73	18,58	19,51	21,50
<i>L.c./L.</i>	0,328	0,325	0,330	0,337	0,337	0,335	0,328	0,321
<i>D.r.o.</i>	5,43	6,21	6,34	6,47	6,31	6,60	7,23	7,67
<i>D.r.o./L.</i>	0,122	0,122	0,111	0,103	0,128	0,120	0,123	0,116
<i>Sp.c.r.</i>	5,64	6,06	6,46	6,52	6,07	6,45	6,55	7,00
<i>Sp.c.r./L.</i>	0,127	0,118	0,114	0,104	0,123	0,117	0,111	0,105
<i>Sp.n.</i>	3,85	4,36	4,63	5,06	4,42	4,68	5,12	5,60
<i>Sp.n./L.</i>	0,086	0,085	0,081	0,080	0,089	0,085	0,087	0,084
<i>Lt.c.</i>	13,54	15,41	17,65	21,23	14,86	17,06	18,23	20,23
<i>Lt.c./L.</i>	0,303	0,299	0,306	0,335	0,299	0,307	0,307	0,303

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия (*t*-критерий Стьюдента, $p < 0,05$).

5.1.2 «Томская» популяция

Установлены достоверные корреляции изменения 12 морфометрических признаков и их индексов с длиной тела. Все выбранные для анализа признаки положительно коррелируют с длиной тела. Наибольшей силой корреляционных связей у самок обладает признак *T* – длина голени ($r_s=0,677$), относящийся к группе признаков размеров задних конечностей (таблица 8). Самцы имеют наибольшую зависимость между длиной тела и признаком *T* ($r_s=0,583$). Минимальные показатели зависимости признака от длины тела самок *C.int.* – наибольшая длина внутреннего пяточного бугра ($r_s=0,189$). У самцов наименьшая корреляция выявлена по признакам отдела головы *D.r.o.* – ширина рыла ($r_s=0,225$) (таблица 8).

Таблица 8 – Корреляции (R_s) морфометрических признаков (мм) и их индексов с длиной тела «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* (n=691)

Признаки и индексы	Самки ♀♀ (n=396)	Самцы ♂♂ (n=295)
	R_s	R_s
<i>L.brach.</i>	0,421	0,372
<i>L.brach./L.</i>	-0,162	-0,101
<i>L.antbr.</i>	0,360	0,339
<i>L.antbr./L.</i>	-0,209	-0,090
<i>Dig.1</i>	0,273	0,345
<i>Dig1/L</i>	-0,267	-0,190
<i>Fm.</i>	0,528	0,432
<i>Fm./L.</i>	-0,393	-0,251
<i>T.</i>	0,677	0,584
<i>T./L.</i>	-0,413	-0,278
<i>t.</i>	0,588	0,531
<i>t./L.</i>	-0,367	-0,253
<i>C.int.</i>	0,190	0,308
<i>C.int./L.</i>	-0,247	-0,093
<i>L.c.</i>	0,359	0,357
<i>L.c./L.</i>	-0,299	-0,120
<i>D.r.o.</i>	0,495	0,226
<i>D.r.o./L.</i>	-0,412	-0,400
<i>Sp.c.r.</i>	0,469	0,361
<i>Sp.c.r./L.</i>	-0,263	-0,214
<i>Sp.n.</i>	0,306	0,246
<i>Sp.n./L.</i>	-0,255	-0,235
<i>Lt.c.</i>	0,623	0,551
<i>Lt.c./L.</i>	-0,406	-0,314

Примечание: жирным шрифтом отмечена достоверная корреляция $p < 0,05$; R_s – коэффициент корреляции Спирмена

В анализе изменчивости морфометрических признаков с возрастом использовались самцы и самки остромордой лягушки до половой зрелости и половозрелые особи. Установлены достоверные различия между самцами и самками по морфометрическим признакам отдел передних и задних конечностей, головы, а также выявлено изменение абсолютных значений признаков и их индексов с возрастом (таблица 9).

Впервые особи томской популяции приступают к размножению в возрасте 3-х лет. До момента первого размножения достоверные половые различия выявлены в единичных признаках отделов задних конечностей и головы (t – длина стопы, $D.r.o.$ – длина рыла). В возрасте первого размножения отмечены половые отличия во всех группах абсолютных значений исследуемых признаков ($p < 0,05$). К 3-м годам не установлено отличий в признаках и индексах $Dig.1$, $Dig.1/L$. признаков передних, задних конечностей $Fm./L.$, и размерах головы $L.c.$, $L.c./L.$, $Lt.c.$ В возрасте 4-х лет картина распределения отличий изменяется не значимо. После 5-й зимовки отмечается сокращение количества значимых межполовых различий в признаках задних конечностей и головы. К моменту 6-ти лет и далее отмечаются отличия в единичных признаках задних конечностей между самцами и самками томской популяции. В целом, следует отметить, что достоверные половые различия в морфометрических признаках проявляются с момента первого размножения и сохраняются до возраста 5-ти лет (таблица 9).

Таким образом, на протяжении всей жизни, самцы томской популяции по сравнению с самками характеризуются большими значениями длины тела, отделов передних, задних конечностей и головы.

Таблица 9 – Возрастная и межполовая изменчивость морфометрических признаков и их индексов «томской» популяции *Rana arvalis*

Признак	Самки ♀♀ (n=396)					Самцы ♂♂ (n=295)				
	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6
<i>L.brac.</i>	8,09	8,70	8,86	9,32	9,46	8,74	9,73	10,01	10,51	9,44
<i>L.brach./L.</i>	0,172	0,173	0,168	0,171	0,167	0,181	0,190	0,183	0,192	0,174
<i>L.antbr.</i>	8,11	8,93	9,22	9,54	10,31	9,81	10,70	11,46	12,13	10,09
<i>L.antbr./L.</i>	0,171	0,177	0,176	0,176	0,183	0,203	0,209	0,209	0,222	0,186
<i>Dig.1</i>	5,84	6,56	6,72	6,77	6,89	6,39	6,54	6,78	6,85	6,79
<i>Dig1/L</i>	0,124	0,130	0,128	0,124	0,122	0,133	0,127	0,124	0,125	0,125
<i>Fm.</i>	23,10	24,65	25,73	26,44	28,05	24,02	25,42	26,70	28,36	29,05
<i>Fm./L.</i>	0,489	0,490	0,490	0,485	0,498	0,500	0,496	0,489	0,519	0,535
<i>T.</i>	22,66	24,46	25,08	26,22	27,09	23,60	26,21	27,54	27,26	27,62
<i>T./L.</i>	0,479	0,486	0,477	0,481	0,481	0,491	0,511	0,503	0,498	0,510
<i>t.</i>	34,27	37,90	39,15	40,63	42,11	37,41	40,17	42,27	41,77	43,46
<i>t./L.</i>	0,725	0,754	0,746	0,746	0,747	0,778	0,783	0,772	0,763	0,802
<i>C.int.</i>	3,01	2,97	3,03	3,04	3,26	3,12	3,21	3,41	3,28	3,48
<i>C.int./L.</i>	0,063	0,059	0,058	0,056	0,058	0,065	0,063	0,062	0,060	0,064
<i>L.c.</i>	14,05	14,74	15,43	16,48	16,71	15,10	14,90	16,63	16,57	17,55
<i>L.c./L.</i>	0,297	0,293	0,294	0,303	0,297	0,314	0,290	0,304	0,304	0,323
<i>D.r.o.</i>	5,24	6,11	6,32	6,51	6,93	6,21	6,58	6,81	6,85	6,76
<i>D.r.o./L.</i>	0,110	0,122	0,121	0,119	0,123	0,129	0,129	0,124	0,125	0,125
<i>Sp.c.r.</i>	5,51	5,78	5,95	6,23	6,49	5,75	6,13	6,58	6,87	6,81
<i>Sp.c.r./L.</i>	0,116	0,115	0,113	0,115	0,115	0,120	0,120	0,120	0,126	0,125
<i>Sp.n.</i>	3,91	3,78	3,91	4,34	4,15	3,93	4,03	4,25	4,06	4,32
<i>Sp.n./L.</i>	0,083	0,075	0,075	0,080	0,074	0,082	0,079	0,078	0,074	0,079
<i>Lt.c.</i>	17,01	17,66	18,32	18,98	19,83	17,53	17,65	18,71	19,51	19,28
<i>Lt.c./L.</i>	0,361	0,351	0,349	0,348	0,351	0,365	0,344	0,342	0,357	0,355

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия (*t*-критерий Стьюдента, $p < 0,05$).

5.1.3 «Кемеровская» популяция

В кемеровской популяции *R. arvalis* у самок установлены достоверные положительные корреляции в каждой из исследованных групп морфометрических признаков и их индексов с длиной тела. Максимальная корреляция у самок и самцов отмечена для длины стопы – *t* (самки $r_s=0,929$; самцы $r_s=0,676$). Следует отметить, что для самцов установлены корреляции только между отделами задних конечностей и длиной тела. В других группах морфометрических промеров корреляций не установлено (таблица 10).

Таблица 10 – Корреляции (R_s) морфометрических признаков (мм) и их индексов с длиной тела «кемеровской» популяции *Rana arvalis* (n=35)

Признаки и индексы	Самки ♀♀ (n=9)	Самцы ♂♂ (n=26)
	R_s	R_s
<i>L.brach.</i>	0,745	0,278
<i>L.brach./L.</i>	0,142	-0,185
<i>L.antbr.</i>	0,695	0,154
<i>L.antbr./L.</i>	-0,059	-0,372
<i>Dig.1</i>	0,416	0,239
<i>Dig1/L</i>	-0,109	-0,199
<i>Fm.</i>	0,845	0,360
<i>Fm./L.</i>	0,259	-0,515
<i>T.</i>	0,887	0,511
<i>T./L.</i>	0,435	-0,569
<i>t.</i>	0,929	0,676
<i>t./L.</i>	-0,519	-0,204
<i>C.int.</i>	-0,050	0,358
<i>C.int./L.</i>	-0,745	-0,196
<i>L.c.</i>	0,790	0,319
<i>L.c./L.</i>	-0,738	-0,685
<i>D.r.o.</i>	0,636	0,271
<i>D.r.o./L.</i>	-0,368	-0,235

<i>Sp.c.r.</i>	0,117	0,136
<i>Sp.c.r./L.</i>	-0,787	-0,230
<i>Sp.n.</i>	0,736	0,185
<i>Sp.n./L.</i>	-0,418	-0,357
<i>Lt.c.</i>	0,711	0,019
<i>Lt.c./L.</i>	-0,176	-0,663

Примечание: жирным шрифтом отмечена достоверная корреляция $p < 0,05$; R_s – коэффициент корреляции Спирмена

Для анализа изменчивости морфометрических признаков самцов и самок с возрастом мы имели в распоряжении особей только двух возрастных классов, что не позволило выявить полную картину изменений признаков в процессе онтогенеза и составить полное представление о наличии или отсутствии полового диморфизма по морфометрическим признакам. В кемеровской популяции не выявлено достоверных половых различий между самцами и самками ни по одному из исследованных признаков. При этом самцы имеют более крупные размеры тела, передних, задних конечностей и головы (таблица 11).

Таблица 11 – Возрастная и межполовая изменчивость морфометрических признаков (мм) и их индексов «кемеровской» популяции *Rana arvalis*

Признак	Самки ♀♀ (n=9)		Самцы ♂♂ (n=26)	
	4	5	4	5
<i>L.</i>	54,70	57,30	56,77	59,18
<i>L.brach.</i>	10,03	10,00	11,20	11,33
<i>L.brach./L.</i>	0,183	0,175	0,198	0,192
<i>L.antbr.</i>	10,68	12,00	12,80	12,42
<i>L.antbr./L.</i>	0,195	0,209	0,226	0,210
<i>Dig.1</i>	7,78	7,00	7,80	6,66
<i>Dig1/L</i>	0,142	0,122	0,138	0,113
<i>Fm.</i>	28,10	31,00	29,63	31,66
<i>Fm./L.</i>	0,515	0,541	0,522	0,535
<i>T.</i>	29,88	29,50	31,50	31,58
<i>T./L.</i>	0,546	0,515	0,556	0,534
<i>t.</i>	43,78	47,30	46,37	49,95
<i>t./L.</i>	0,801	0,825	0,818	0,844
<i>C.int.</i>	3,53	3,30	3,83	3,78
<i>C.int./L.</i>	0,065	0,058	0,068	0,064
<i>L.c.</i>	18,03	18,70	18,35	18,99
<i>L.c./L.</i>	0,336	0,326	0,316	0,321
<i>D.r.o.</i>	7,03	6,80	7,60	7,18
<i>D.r.o./L.</i>	0,128	0,119	0,134	0,121
<i>Sp.c.r.</i>	6,80	5,90	7,50	6,89
<i>Sp.c.r./L.</i>	0,124	0,103	0,133	0,116
<i>Sp.n.</i>	4,50	4,40	4,63	4,65
<i>Sp.n./L.</i>	0,082	0,077	0,082	0,079
<i>Lt.c.</i>	19,70	20,40	20,00	18,94
<i>Lt.c./L.</i>	0,359	0,356	0,353	0,321

5.2 Межпопуляционная изменчивость

В исследованных популяциях, за исключением кемеровской выявлены достоверные половые различия во всех группах исследуемых признаков. Максимальными среднепопуляционными значениями размеров передних, задних конечностей и головы обладают самцы и самки кемеровской популяции, для которой характерен самый короткий сезон активности в году. Материал был собран в весенний период во время размножения остромордой лягушки. Среди исследуемых самцов и самок кемеровской популяции нами не отмечены особи возрастом менее 3-х лет, а основную часть выборки составляют самцы и самки, перезимовавшие 4 и более зимовок.

Для оценки достоверности различий исследуемых признаков у особей одного возраста и пола, но принадлежащим разным популяциям, использовался дисперсионный анализ. При сравнении самцов и самок томской и брянской популяций использовали особей с возрастом от 2-х до 5-ти лет, кемеровской 2-х возрастных классов – 4-х и 5-ти лет.

При сравнении самцов и самок брянской и томской популяций установлено, что достоверные различия не выявлены в размерах передних конечностей у особей в возрасте 2-х лет. Однако, у самок отличия в отделах задних конечностей установлены только по признаку наибольшая длина внутреннего пяточного бугра *S.int.* и его индексу. У самцов выявлена разница в размерах признаков и индексов длины голени *T*. В размерах отдельных признаков головы различия присутствуют у обоих полов. В возрасте 3-х лет самцы и самки томской и брянской популяций имеют достоверные различия во всех исследуемых мерных признаках передних, задних конечностей и головы. К моменту окончания 4-ой зимовки картина морфооблика самцов и самок существенно не меняется. К пяти годам прослеживается сокращение достоверных отличий по морфометрическим признакам всех отделом передних, задних конечностей и головы (таблица 12).

Между самками томской и кемеровской популяций в возрасте 4-х лет установлены достоверные отличия по всем исследуемым мерным признакам конечностей и головы, а у самцов того же возраста – единственное отличие в

задних конечностях: абсолютному и относительному значению длины голени T , $p < 0,05$. К моменту окончания пятой зимовки картина меняется, и уже самцы демонстрируют большее количество достоверных различий, чем самки, а самки в возрасте 5-ти лет отличаются только по признакам задних конечностей – длине бедра и стопы (соответственно Fm . и t .) (таблица 13).

Между самцами и самками популяций, наиболее удаленных друг от друга установлены достоверные различия по всем мерным признакам и индексам отделов передних, задних конечностей и головы (таблица 14).

Таблица 12 – Возрастные и межполовые различия морфометрических признаков и их индексов особей «брянской» (n ♀♀=135, n ♂♂=148) и «томской» (n ♀♀=369, n ♂♂= 295) популяций *Rana arvalis*

Признаки и индексы	Возраст, пол							
	2 ♀♀	2 ♂♂	3 ♀♀	3 ♂♂	4 ♀♀	4 ♂♂	5 ♀♀	5 ♂♂
<i>L.</i>	–	*	*	*	*	*	*	*
<i>L.brach.</i>	–	–	–	*	*	*	*	*
<i>L.brach./L.</i>	–	–	*	*	–	*	–	–
<i>L.antbr.</i>	–	–	–	–	*	–	*	–
<i>L.antbr./L.</i>	–	–	*	*	–	–	–	–
<i>Dig.1</i>	–	–	–	*	*	*	*	–
<i>Dig1/L</i>	–	–	*	–	–	*	–	–
<i>Fm.</i>	–	–	–	*	*	*	*	–
<i>Fm./L.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>T.</i>	–	*	*	*	*	*	*	*
<i>T./L.</i>	–	*	*	*	*	*	–	–
<i>t.</i>	–	–	–	*	*	*	*	*
<i>t./L.</i>	–	–	*	–	–	–	–	–
<i>C.int.</i>	*	*	*	*	*	*	–	–
<i>C.int./L.</i>	*	*	*	*	*	*	–	–
<i>L.c.</i>	–	*	*	*	*	*	*	*
<i>L.c./L.</i>	*	*	*	*	*	*	–	–
<i>D.r.o.</i>	–	–	–	–	–	*	–	–
<i>D.r.o./L.</i>	–	–	–	*	*	–	*	–
<i>Sp.c.r.</i>	–	–	*	*	*	–	–	–
<i>Sp.c.r./L.</i>	–	–	–	–	–	*	–	–
<i>Sp.n.</i>	–	*	*	*	*	*	–	*
<i>Sp.n./L.</i>	–	*	*	*	*	*	–	–
<i>Lt.c.</i>	*	*	*	*	–	–	*	–
<i>Lt.c./L.</i>	*	*	*	*	*	*	–	*

Примечание: * отмечены достоверные различия $p < 0,05$, – отмечены не достоверные различия $p > 0,05$

Таблица 13 – Возрастные и межполовые различия морфометрических признаков и их индексов особей «томской» (n ♀♀=369, n ♂♂= 295) и «кемеровской» (n ♀♀=9, n ♂♂=26) популяций *Rana arvalis*

Признаки и индексы	Возраст, пол			
	4 ♀♀	4 ♂♂	5 ♀♀	5 ♂♂
<i>L.</i>	–	–	–	*
<i>L.brach.</i>	*	–	–	–
<i>L.brach./L.</i>	–	–	–	–
<i>L.antbr.</i>	*	–	–	–
<i>L.antbr./L.</i>	–	–	–	–
<i>Dig.1</i>	*	–	–	–
<i>Dig1/L</i>	–	–	–	*
<i>Fm.</i>	*	–	*	*
<i>Fm./L.</i>	–	–	–	–
<i>T.</i>	*	*	–	*
<i>T./L.</i>	*	*	–	*
<i>t.</i>	*	–	*	*
<i>t./L.</i>	*	–	–	*
<i>C.int.</i>	–	–	–	*
<i>C.int./L.</i>	–	–	–	–
<i>L.c.</i>	*	–	–	*
<i>L.c./L.</i>	*	–	–	–
<i>D.r.o.</i>	*	–	–	–
<i>D.r.o./L.</i>	–	–	–	–
<i>Sp.c.r.</i>	*	–	–	–
<i>Sp.c.r./L.</i>	–	–	–	–
<i>Sp.n.</i>	–	–	–	*
<i>Sp.n./L.</i>	–	–	–	–
<i>Lt.c.</i>	–	–	–	–
<i>Lt.c./L.</i>	–	–	–	*

Примечание: * отмечены достоверные различия $p < 0,05$, – отмечены не достоверные различия $p > 0,05$.

Таблица 14 – Возрастные и межполовые различия морфометрических признаков и их индексов особей «брянской» (n ♀♀=135, n ♂♂=148) и «кемеровской» (n ♀♀=9, n ♂♂=26) популяций *Rana arvalis*

Признаки и индексы	Возраст, пол			
	4 ♀♀	4 ♂♂	5 ♀♀	5 ♂♂
<i>L.</i>	–	–	–	–
<i>L.brach.</i>	–	–	–	*
<i>L.brach./L.</i>	–	–	–	–
<i>L.antbr.</i>	*	*	–	–
<i>L.antbr./L.</i>	–	–	*	–
<i>Dig.1</i>	–	–	–	*
<i>Dig1/L</i>	–	–	–	*
<i>Fm.</i>	–	–	–	–
<i>Fm./L.</i>	–	–	–	–
<i>T.</i>	–	–	–	–
<i>T./L.</i>	*	–	–	*
<i>t.</i>	–	–	–	–
<i>t./L.</i>	*	–	*	–
<i>C.int.</i>	*	*	–	–
<i>C.int./L.</i>	*	*	–	–
<i>L.c.</i>	–	–	–	*
<i>L.c./L.</i>	–	–	–	–
<i>D.r.o.</i>	–	–	–	–
<i>D.r.o./L.</i>	–	–	–	–
<i>Sp.c.r.</i>	–	*	–	–
<i>Sp.c.r./L.</i>	–	*	–	*
<i>Sp.n.</i>	–	*	–	*
<i>Sp.n./L.</i>	–	–	–	–
<i>Lt.c.</i>	–	–	–	–
<i>Lt.c./L.</i>	*	*	–	–

Примечание: * отмечены достоверные различия $p < 0,05$, – отмечены не достоверные различия $p > 0,05$.

Комплексное изучение морфометрических признаков позволило достоверно подтвердить и уточнить наличие различий между тремя популяциями. Для анализа использовались данные объединенные по возрастам но разделенные по полу. Результаты дискриминантного анализа внешних морфометрических признаков показали, что три популяции имеют следующие различия.

Самцы трех исследованных популяций хорошо дифференцируются между собой: Лямда Уилкса ($\lambda = 0,219$), F критерий (35,47), $p < 0,0001$ по набору мерных признаков. Самки всех возрастом по набору мерных признаков, как и самцы, имеют сильные отличия между популяциями ($\lambda = 0,279$, $F = 32,196$, $p < 0,0001$). Оценка различий между популяциями по совокупности всех исследованных признаков с помощью квадрата дистанции по Махаланобису (MD) дала следующие результаты: наибольшие различия имеют самки и самца брянской и кемеровской популяции – $MD = 20,05$ и $13,60$ соответственно, самки и самцы томской и брянской популяции – $MD = 12,88$ и $12,78$ соответственно. Наименьшую дистанцию квадрата расстояния по Махалобису имеют особи томской и кемеровской популяции: самки – $5,23$, а самцы – $6,74$.

Далее нами проанализована степень различия самцов и самок исследуемых популяций по набору относительных значений мерных признаков. Самки трех популяций имеют достоверные отличия в значениях относительных признаков – $\lambda = 0,286$ $F = 33,981$, $p < 0,0001$, у самцов – $\lambda = 0,268$ $F = 31,560$, $p < 0,0001$. Полученные результаты сходны с имеющимися данными по мерным признакам, однако особи брянской, томской и кемеровской популяции немного лучше разделяются по набору относительных значений мерных признаков на основе показателя Лямда Уилкса. Значения Лямда Уилкса по набору относительных значений мерных признаков немного меньше, чем у абсолютных показателей.

Таблица 15 – Количественная оценка различий между самцами разных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis* по совокупности мерных признаков и их индексов

	Брянская (n=148)	Томская (n=295)	Кемеровская (n=26)
Брянская (n=148)		12,78	13,61
Томская (n=295)	13,24		6,74
Кемеровская (n=26)	9,57	2,38	

Примечание: Значения расстояния Махаланобиса (MD) между самцами исследованных популяций остромордой лягушки *R. arvalis* выше диагонали абсолютные значения признаков, ниже их индексов

Таблица 16 – Количественная оценка различий между самками разных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis* по совокупности мерных признаков и их индексов

	Брянская (n=135)	Томская (n=396)	Кемеровская (n=9)
Брянская (n=135)		12,88	20,06
Томская (n=396)	12,46		5,23
Кемеровская (n=9)	18,31	5,10	

Примечание: Значения расстояния Махаланобиса (MD) между самками исследованных популяций остромордой лягушки *R. arvalis* выше диагонали абсолютные значения признаков, ниже их индексов

Максимальное расстояние Махаланобиса по абсолютным и относительным значениям морфометрических признаков у самцов имеют особи кемеровской и брянской популяций, минимальное томской и кемеровской (таблица 15). У самок отмечено максимальное расстояние Махаланобиса по относительным значениям признаков между брянской и томской популяциями, что отличается от полученных результатов абсолютных значений признаков (таблица 16). Различия между абсолютными и относительными значениями морфометрических признаков расстояния по Махаланобису у самцов можно объяснить малым количеством материала кемеровской популяции. Полученные результаты

максимальных расстояний Махаланобиса можно объяснить наличием больших различий в условиях существования *R. arvalis*. Особи кемеровской и брянской популяций обитают в местах с наибольшей разницей в периоде активности (продолжительности с момента выхода с мест зимовок и ухода до следующего размножения). Наименьшее расстояние Махаланобиса между томской и кемеровской популяциями обусловлена близостью расположения и сходным набором экологических факторов, оказывающих влияние на существование особей.

Самки томской и брянской популяции дифференцируются по набору абсолютных значений внешних морфометрических признаков. По значениям канонической функции 1 дифференцируются самки томской и брянской популяции. Основываясь на показатели канонической функции 2 видно, что самки томской и брянской популяции ближе друг к другу по набору мерных признаков. В виду малого количества самок кемеровской популяции невозможно установить ее отличие или близость к какой-либо из исследованных популяций (рисунок 13).

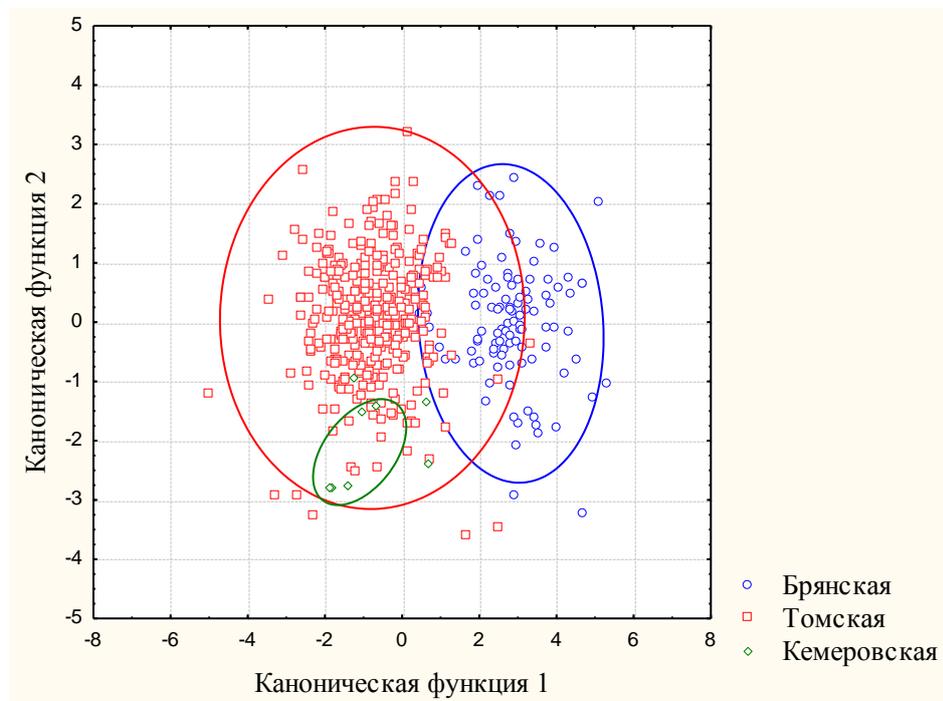


Рисунок 13 – Положение самок, географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по

абсолютным значениям 12 морфометрических признаков: А – брянская; Б – томская; В – кемеровская

Самцы, как и самки исследованных популяций разделимы по набору абсолютных значений внешних морфометрических признаков. Видно, что возможно дифференцировать три группы. Отличия между самцами по значениям канонической функции 2 из трех популяций четко выражены (рисунок 14). На основе значений по канонической функции 1 видно, что самцы томской и брянской популяции ближе друг к другу чем к кемеровской популяции.

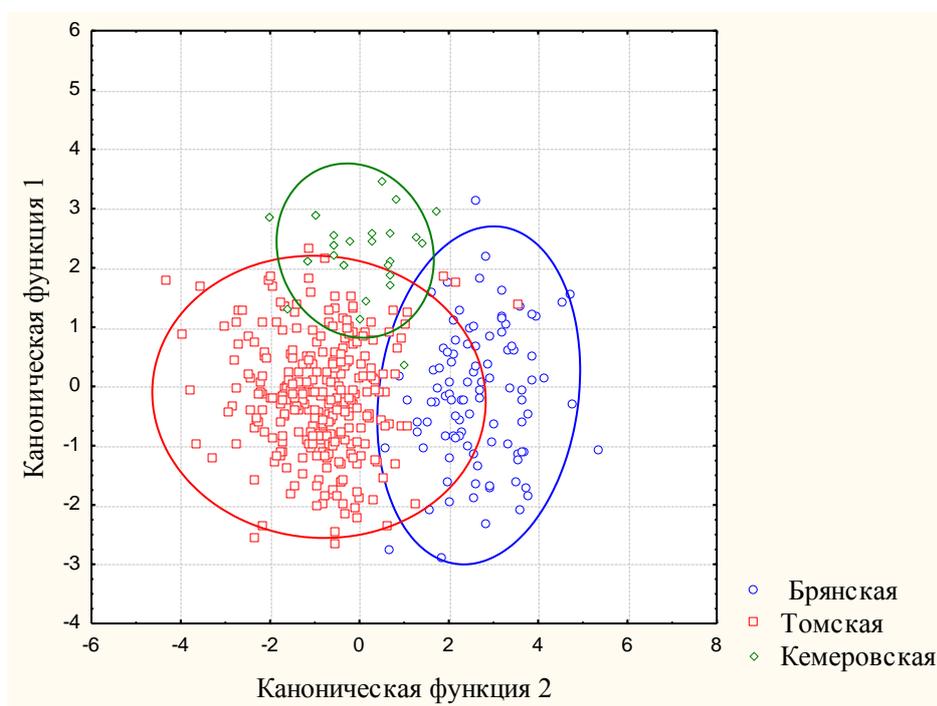


Рисунок 14 – Положение самцов, географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по абсолютным значениям 12 морфометрических признаков: А – брянская; Б – томская; В – кемеровская

Для более детального анализа и получения достоверных результатов нами проведен дискриминантный анализ с набором индексов ранее исследуемых признаков.

У самок получены тенденции, сходные с результатами самцов. Хорошо разделяются томская и брянская популяции, а особи кемеровской популяции

более ближе к томской, чем к брянской по значениям канонической функции 1 (рисунок 15). На основе показаний канонической функции 2 видно, что кемеровская популяция обособлена от двух других.

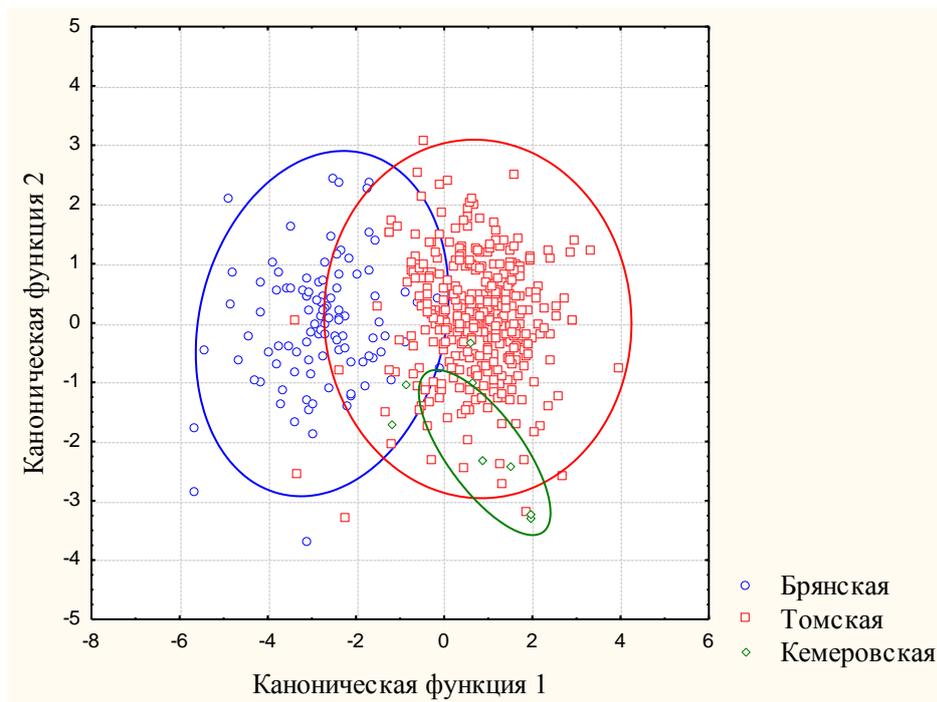


Рисунок 15 – Положение самок географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по относительным значениям 12 морфометрических признаков: А – брянская; Б – томская; В – кемеровская

Результаты, полученные при анализе относительных значений морфометрических признаков самцов кемеровской популяции не совсем схожи с ранее установленными тенденциями. Из рисунка видно, что самцы кемеровской популяции на основе значений канонической функции 2 ближе по своему морфооблику к самцам томской, чем брянской популяции (рисунок 16). Материалы, представленные по значению канонической функции 1, схожи с ранее полученными.

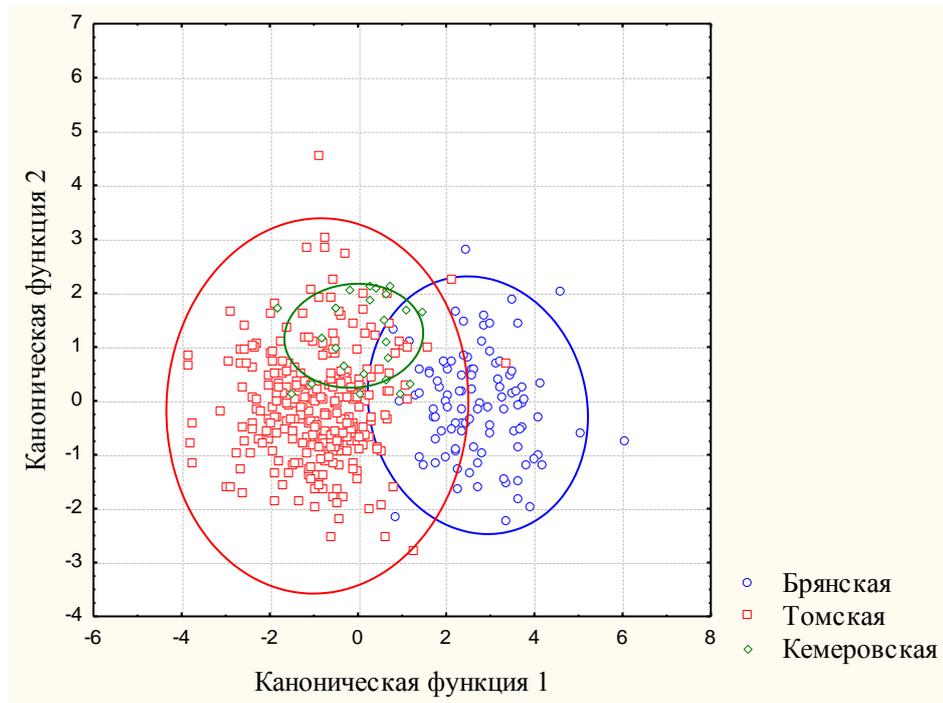


Рисунок 16 – Положение самцов географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по относительным значениям 12 морфометрических признаков: А – брянская; Б – томская; В – кемеровская

Таким образом, установлены достоверные различия между самцами и самками внутри популяции по морфометрическим признакам передних, задних конечностей и головы. С увеличением возраста происходит сокращение различий между самцами и самками в размерах конечностей и головы. Установлены различия в морфооблике самцов и самок из трех популяций с разным периодом активности особей в году.

В настоящее время известно, что остромордой лягушке присуща географическая изменчивость длины тела. Минимальные средние размеры половозрелых особей выявлены в южных популяциях (Glandt, 2006). Максимальная средняя длина тела также отмечена для популяций в южной части ареала вида: у самцов – в северо-восточной Словении (Poboljsaj et al., 2008), у самок – в восточной Австрии (Pintar, 1984). Интересно, что очень близкие к ним размеры половозрелых особей (при большей длине тела самцов) выявлены также

в популяции Мордовии (Ручин и др., 2008), где длительность сезона активности сходна с таковой популяции Московской области.

Направленность полового диморфизма по размерам у большинства видов бурых лягушек одинакова: самки крупнее самцов (Ляпков и др., 2008; Ищенко, 1999). Однако, остромордая лягушка, вероятно, единственный вид у которого самки мельче самцов (Ляпков и др., 2008, Ляпков и др., 2010). Размерный половой диморфизм принято считать следствием не только полового, но и других форм отбора (Monnet, Cherry, 2002; Ляпков и др., 2009). По данным С.М. Ляпкова с соавторами (2010) самцы остромордой лягушки всегда крупнее по причине того, что быстрее растут в период до полового созревания, а это, в свою очередь, объясняется отсутствием необходимости тратить потенциальный ростовой ресурс на формирование яйцеклеток. Средняя длина тела самцов популяции *R. arvalis* Кировской области достоверно больше, чем у самок только в возрасте 3-х лет. Самцы популяции Чернобыля также достоверно крупнее самок в возрасте 2- и 3-х лет, однако, в возрасте 4-6 лет средняя длина тела достоверно не различалась. Аналогичная картина наблюдалась и в популяции *R. arvalis* Минска в возрасте 3-х лет (Ляпков и др., 2010). В настоящее время причиной достоверных различий длины тела самцов и самок называют демографические различия: средний возраст самок обычно больше, чем у самцов и поэтому самки – крупнее (Ляпков и др., 2009). Однако эта гипотеза не совершенна: указанные различия должны быть следствием более высокой выживаемости самок.

Установлено, что не только выраженность, но и направленность полового диморфизма подвержены географической изменчивости (Ляпков и др., 2009). Также к настоящему времени установлено, что снижение размеров тела по мере увеличения возраста показано для ряда популяций остромордой лягушки Томской, Кировской областей и Ханты-Мансийского автономного округа. Снижение средних размеров по мере увеличения среднего возраста показано и для других популяций остромордой лягушки (Волонцевич и др., 2011). У бурых лягушек в ряде случаев увеличение среднепопуляционных значений возраста связано с уменьшением величины ежегодных приростов и не приводит к

увеличению средних размеров (Волонцевич и др., 2011). Половой размерный диморфизм не выявлен только в некоторых южных (или юго-западных) популяциях: в Германии (районов Мюнстера, Hartung, 1991), южной Польше, Венгрии и Румынии, Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980) и в двух популяциях юга и центра Украины (Тарашук, 1984). Во всех этих случаях возраст особей не определяли, при этом и самцы, и самки характеризовались сравнительно мелкими размерами. Это позволяет сделать предположение о преобладании в этих популяциях молодых особей и, соответственно, – об их сравнительно низкой выживаемости, медленном росте и раннем достижении половой зрелости. Размерный половой диморфизм выявлен в большинстве исследованных популяций Украины (Тарашук, 1984; Строилов, 2008; Ляпков и др., 2010).

В пределах широкого ареала вида остромордая лягушка обитает в достаточно разнообразных биотопических и микроклиматических условиях, что позволяет предположить наличие географической изменчивости в морфометрическом облике особей. Географической изменчивостью является любое различия между пространственно изолированными популяциями (Майр, 1968). К настоящему моменту установлено наличие географической изменчивости морфометрических признаков *R. arvalis*. По данным Х.Каури (Kauri, 1959; цит.: Г.А. Лада, 2012) длина тела и голень *R. arvalis* увеличиваются с севера на юг вслед за климатическими изменениями температуры. Наличие подобной изменчивости установлено у лягушек, обитающих на территории Беларуси. Межпопуляционные различия морфометрических признаков связаны, прежде всего, ландшафтно-гидрологическими и температурными особенностями данных регионов, определяющими условия размножения и личиночного развития лягушек (Косова и др., 1992; Лада, 2012). По литературным данным (Кабардина, Ляпков, 2001; Кабардина, 2002) некоторые различия морфометрических признаков, прежде всего, абсолютных и относительных величин размеров конечностей, влияют на репродуктивный успех самцов, т.е. является следствием действия полового отбора. Длинные передние конечности в сравнении с самками помогают самцам лучше удерживать самку в амplexусной паре, а так же проводить в паре

относительно меньше времени, спариваясь быстрее (Ляпков и др., 2007). Признаки задних конечностей так же оказывают значительное влияние на разграничение самцов и самок. Функциональная специализация самок, связанная с отбором на увеличение плодовитости, проявляется так же в относительном укорочении их задних конечностей (Черданцев и др., 1997). Конечности остромордой лягушки укорачиваются при движении на восток и в горы, или их размеры коррелируют с температурой среды (Щербак, Щербань, 1980), а пропорции задних конечностей подвержены географической изменчивости (Банников и др., 1977).

Таким образом, межпопуляционная изменчивость морфометрических признаков отделов передних, задних конечностей и головы выражена в достоверных отличиях самцов и самок из разных популяций, что согласуется с литературными данными (Morrison, Negro, 2003; Ляпков, 2008; Ляпков и др., 2010). Расчетные данные подтверждают наличие полового диморфизма по длине тела, а также хорошо согласуется с представлением об изменчивости полового диморфизма с возрастом (Ляпков, Волонцевич, 2015).

Глава 6. Внутри- и межпопуляционная изменчивость роста и возрастного состава размножающейся части популяции остромордой лягушки *R. arvalis* Nilsson, 1842

Формирование половых размерных различий и внутрипопуляционной изменчивости, связанное с ростом по достижении половой зрелости, представляет собой недостаточно полно исследованную проблему популяционной биологии бесхвостых амфибий. До настоящего времени остаются не выявленными как эволюционные факторы, так и онтогенетические механизмы этих изменений. Основной причиной размерного полового диморфизма общепринято считать различия в возрастном составе и более высокое значение среднего возраста. В качестве аргумента приводят данные, согласно которым самки, в среднем, обычно крупнее и старше самцов (Monnet, Cherry, 2002). Однако, предложенное объяснение не учитывает случаи несоответствия более крупных размеров данного пола большему возрасту, а также существование половых различий темпов роста.

Сравнительно недавно показано, что не только выраженность, но и направленность размерного полового диморфизма у остромордой лягушки подвержены географической изменчивости (обзор: см. Луарков, 2008; Ляпков, 2013). Вместе с тем, результаты многолетнего исследования популяций вида центральной и северо-восточной частей его ареала указывают на высокий уровень внутрипопуляционной изменчивости возрастного состава и размеров половозрелых особей (Ляпков и др., 2007; Волонцевич и др., 2011).

6.1 Внутрипопуляционная изменчивость роста половозрелых особей разных популяций

Исследования темпов приростов лягушек возможно осуществлять с помощью мечения и повторных отловов с измерением длины тела (Licht, 1975; Loman, 1978). Но такой метод не слишком эффективен из-за низкого числа повторно отловленных особей (Ляпков и др., 2001). Благодаря использованию метода скелетохронологии, возможно с большой точностью определять возраст и темп роста в ходе кратковременных исследований при однократном изъятии выборки из популяции (Смирин, 1972). По расстояниям между последовательно

расположенными линиями склеивания на срезах, взятых из середины диафиза трубчатых костей животных, можно судить о скорости роста во время сезонов активности на протяжении почти всей жизни животных, а не только в отдельно взятый период времени. В виду положительной корреляции между диаметрами фаланг и длиной тела можно установить темпы роста по величине приростов костной ткани на срезах трубчатых костей (Смирин, 1983). Сравнения диаметров годовых линий кости использовались для оценки индивидуальной межгенерационной, межпопуляционной и хронографической изменчивости темпов роста травяной лягушки (Gibbons, McCarthy, 1983; Augert, Joly, 1993; Ryser, 1996) и серой жабы (Hemelaar, 1986). В работах на остромордой лягушке метод скелетохронологии обычно применяется для оценки возраста животных.

Темпы роста изменяются с возрастом. После наступления половой зрелости темпы роста особей травяных лягушки замедляются (Клейненберг, Смирин, 1969; Gibbons, McCarthy, 1983), о чем можно судить по сокращению расстояния между последовательно расположенными линиями. Темпы роста у *R. temporaria* разного пола отличаются: так, у самцов линия склеивания в определенном возрасте больше, чем у самок (Смирин, 1983; Ryser, 1996).

Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость темпов роста тела в длину может определяться разными факторами: принадлежностью к данной генерации, сезонными условиями и полом (Смирин, 1983; Gibbons, McCarthy, 1983; Ryser, 1996).

В настоящей работе приводятся собственные материалы автора из трех регионов России – Брянской, Томской и Кемеровской областей выборки из популяций *R. arvalis* в дальнейшем называем «брянская», «томская» и «кемеровская». У всех отловленных особей измерены длина тела и проведены замеры диаметров линий склеивания, что позволило определить возраст особи с точностью до года.

6.1.1 «Брянская» популяция

Темпы роста особей *R. arvalis* разного пола и возраста оценены по величине прироста кости голени в ширину, что позволило отследить интенсивность

изменений динамики роста с возрастом. Коэффициент корреляции внешнего диаметра кости с длиной тела у особей брянской популяции высок (самки $r_s=0,892$, $n=185$; самцы $r_s=0,832$, $n=205$, $p<0,05$). Наиболее интенсивный рост характерен для самцов от 2-х к 3-м годам. Разница между средними внешними диаметрами кости самцов в возрасте 3-х и 2-х лет равна 0,15 мм. У самок этот показатель максимален от трех к четырем годам (0,17 мм). После наступления половой зрелости рост голени, так же как и увеличение длины тела, происходит в течение всей жизни, но гораздо медленнее, чем до полового созревания.

Формирование отличий в диаметре кости между полами установлено уже в возрасте 2-х лет. Различия закладываются на самых ранних этапах роста самцов и самок, что подтверждается расчетами достоверности отличий критерием Колмогорова-Смирнова (Кабардина, 2004). Выявлено, что в возрасте 2-х лет диаметр кости у самцов и самок достоверно отличим. В дальнейшем отличия сохраняются на протяжении всего периода роста самцов и самок (таблица 17).

В возрасте от 2-х до 4-х лет наружный диаметр кости достоверно различим между самцами и самками ($p<0,05$). (расчет производился критерием Колмогорова-Смирнова). Это дает возможность утверждать, что отличия в диаметрах кости самцов и самок в молодом возрасте сохраняются и далее. В возрасте 5-ти лет достоверных различий не установлено, что может быть связано с малым количеством в выборке особей данного возраста (самцы $n=6$, самки $n=2$).

Таким образом, в брянской популяции установлена межполовая изменчивость темпов роста после наступления половой зрелости. В целом, рост самцов и самок брянской популяции происходит равномерно без резких изменений в динамике приростов. Самцы в первые годы жизни растут интенсивнее самок и к моменту первого размножения имеют преимущество в наружном диаметре кости. Далее это лидирующее положение сохраняется на протяжении жизни (рисунок 17).

Таблица 17 – Средневозрастной диаметр (мм) голени самцов и самок «брянской», «томской» и «кемеровской» популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Возраст Популяция	1	2	3	4	5	6	7	8
Брянская ♀♀		1,06	1,19	1,36	1,5			
Брянская ♂♂		1,21	1,36	1,45	1,59	1,53		
Томская ♀♀	0,514	1,22	1,187	1,237	1,323	1,341	1,371	1,542
Томская ♂♂	0,86	1,269	1,334	1,401	1,432	1,485	1,493	1,501
Кемеровская ♀♀	0,576	1,03	1,302	1,487	1,574			
Кемеровская ♂♂	0,618	1,113	1,375	1,555	1,633			

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия $p < 0,05$.

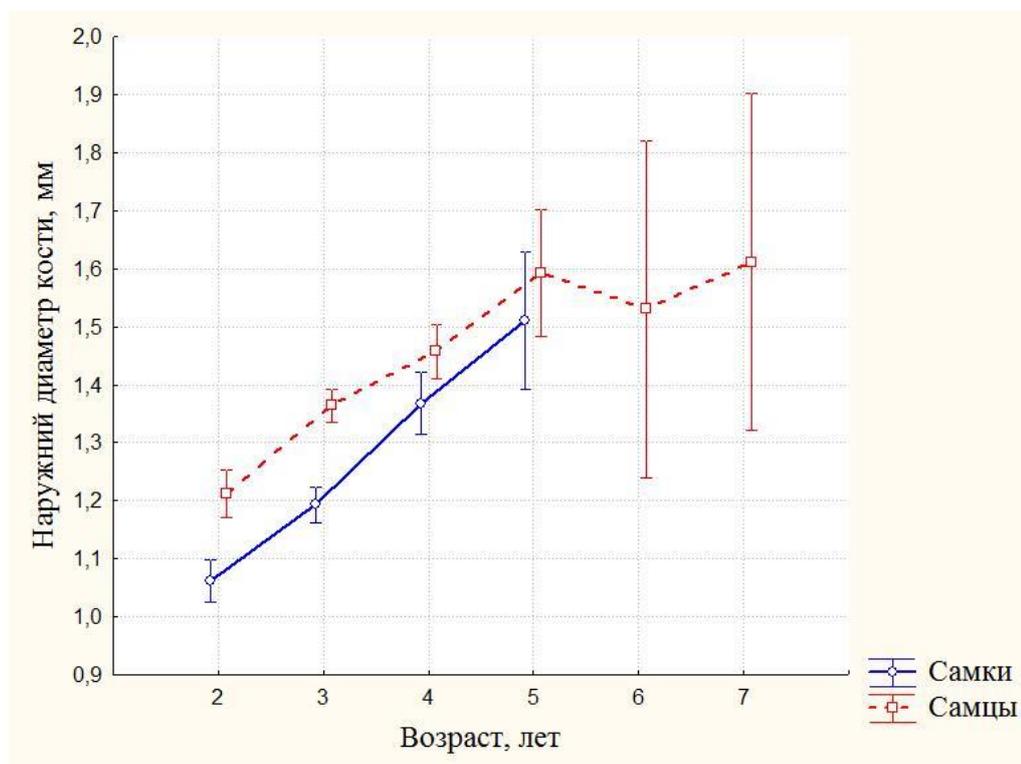


Рисунок 17 – Половая и возрастная изменчивость темпов роста самцов и самок «брянской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*.

6.1.2 «Томская» популяция

Коэффициент корреляции диаметра кости с длиной тела особей томской популяции *R. arvalis* высок (самки $r_s=0,647$; самцы $r_s=0,591$, $p<0,05$).

Наиболее интенсивный рост характерен для самцов в период между 1-ой и 2-ой зимовками. Максимальные приросты наружного диаметра кости имеют самцы и самки в период роста между 1-ой и 2-ой зимовками (таблица 17).

В возрасте двух лет самцы и самки имеют не значимые различия в диаметре кости. От 3-х до 6-ти лет наружный диаметр кости самцов крупнее, чем у самок (рисунок 18).

Таким образом, у самцов и самок томской популяции *R. arvalis* ширина кости начинает различаться достоверно с момента половой зрелости. Самцы приходят к первому размножению, уже имея диаметр кости больший, чем у самок, что свидетельствует о большем приросте кости самцов до момента первого размножения.

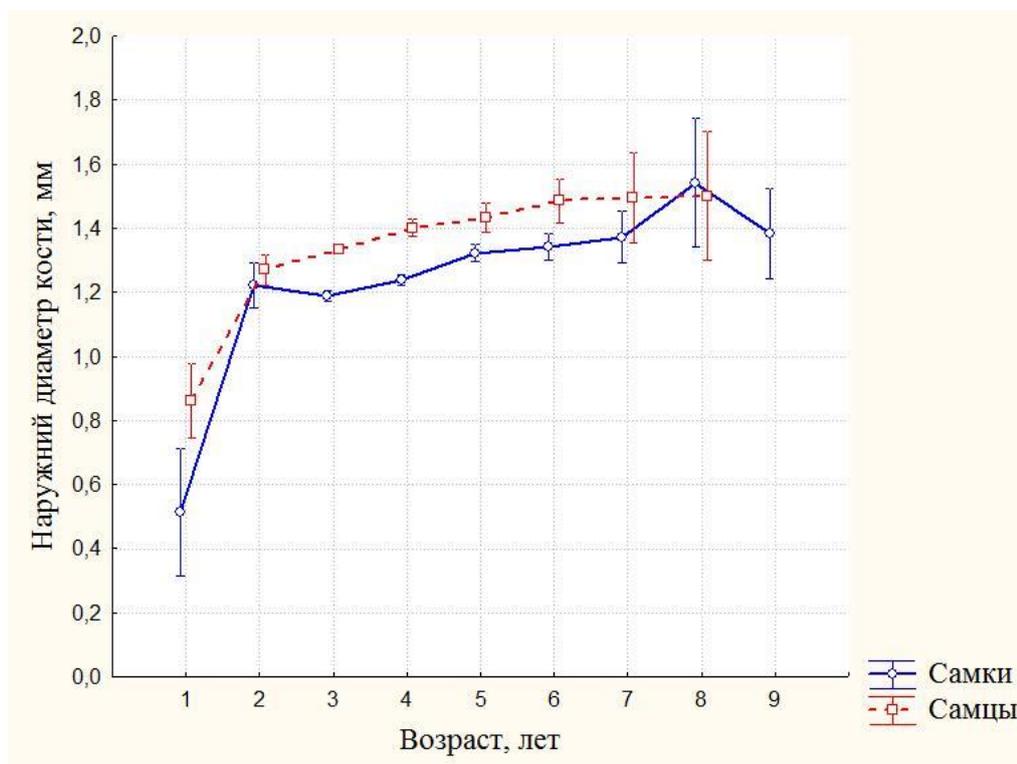


Рисунок 18 – Половая и возрастная изменчивость темпов роста самцов и самок «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*.

6.1.3 «Кемеровская» популяция

В кемеровской популяции отловлены самки и самцы двух возрастных классов (4-х и 5-ти лет). Для оценки приростов использованы годовые линии, сформировавшиеся в ранние годы жизни у особей двух возрастов, которые были в распоряжении. Это позволило вычислить средние диаметры кости более младших возрастов.

Коэффициент корреляции диаметра кости с длиной тела особей кемеровской популяции *R. arvalis* высок (самки $r_s=0,974$; самцы $r_s=0,615$, $p<0,05$). Максимальные приросты кости самцов и самок наблюдаются в период роста от первой до второй зимовки. Установлено, что самцы и самки в возрасте 4-х лет не имеют достоверных отличий в наружном диаметре кости (таблица 17). В целом, рост самцов и самок кемеровской популяции характеризуется плавностью увеличения кости в толщину (рисунок 19).

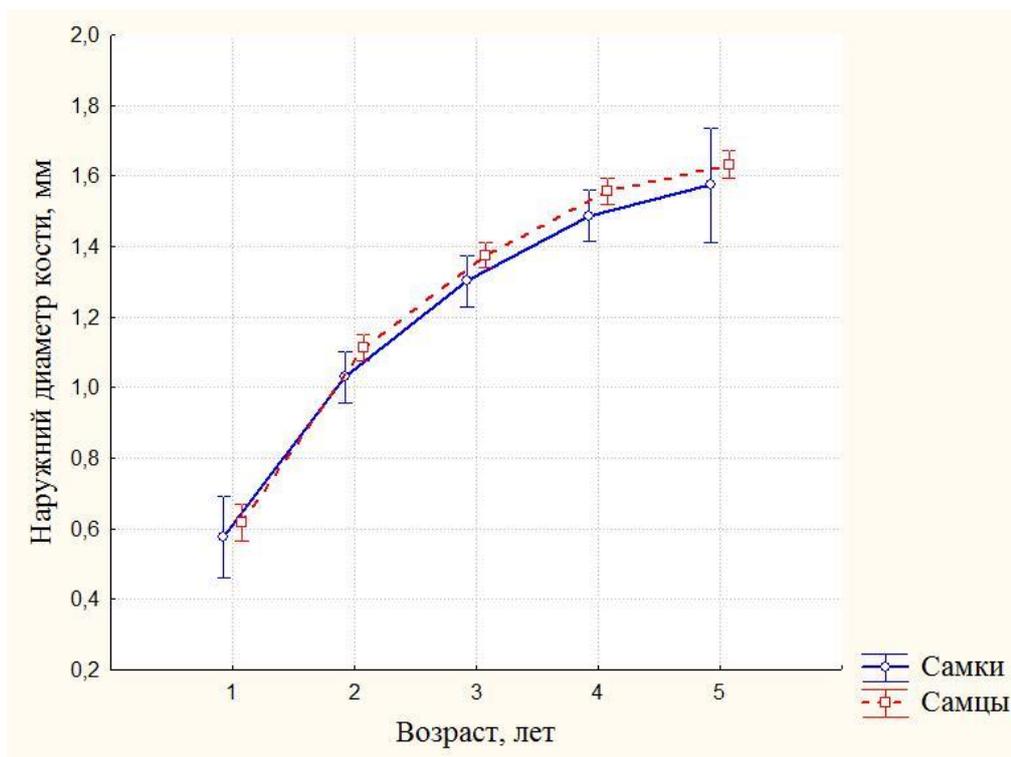


Рисунок 19 – Половая и возрастная изменчивость темпов роста самцов и самок «кемеровской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*.

6.2 Межпопуляционная изменчивость роста половозрелых особей

С помощью серии двухфакторных анализов в различных сочетаниях факторов «генерация», «пол» и «популяции» пытались установить, что влияет на рост в ширину кости лягушек. Выявлено, что в возрасте 4 – 5 лет у самок остромордой лягушки достоверное влияние на рост кости оказывают местоположение популяции и возраст особи. Однако, одновременно оба фактора «популяция × возраст» не оказывают достоверного влияния на рост. У самцов наблюдается схожее влияние перечисленных факторов на рост.

У самцов кемеровской популяции – максимальный диаметр кости, томской популяции – минимальный. Такие показатели можно связать с условиями, в которых происходит рост. Самцы брянской популяции обитают в условиях с наибольшим периодом активности в течение года, что дает им возможность больше времени кормиться и расти, а до ухода в зимовку получать максимальные приросты, но не максимальные диаметры кости в возрасте 4-х и 5-ти лет.

Таким образом, самцы брянской популяции, доживающие до 4-х и 5-ти лет, являются долгожителями в своих условиях существования. Известно, что долгоживущие особи имеют меньшие приросты между зимовками. С другой стороны, это влечет за собой более раннее половое созревание, меньший по сравнению с другими популяциями средний возраст и большую смертность в раннем возрасте. Самцы кемеровской популяции *R. arvalis* имеют максимальный диаметр кости, так как обитают в условиях с наименьшим из исследованных популяций периодом активности. Самцы и самки имеют максимальный средний возраст из трех популяций, а также характеризуются самым поздним возрастом полового созревания. Все перечисленное дает меньше времени для роста до 4-х и 5-ти лет, однако, период максимального роста до половой зрелости у представителей кемеровской популяции максимален.

Выявлена межпопуляционная изменчивость динамики изменений наружного диаметра кости голени остромордой лягушки с возрастом. Установлено, что ширина кости различны у самцов и самок одного возраста из разных популяций. К первой зимовке максимальный диаметр кости имеют самцы популяции Томска,

а минимальный – самки. После второй зимовки лидирующее положение также остается за самцами томской популяции. В момент после 3-й зимовки большой диаметр кости у самцов кемеровской и брянской популяций, а вот самки Томска имеют минимальную ширину кости. С дальнейшим увеличением возраста максимальный диаметр кости имеют самцы кемеровской популяции. В тоже время самцы и самки томской популяции имеют положение особей с самыми минимальными диаметрами кости. Во всех исследованных популяциях большей шириной кости на протяжении жизни обладают самцы. Это свидетельствует в пользу того, что самцы остромордой лягушки растут быстрее самок.

6.3. Изменчивость возрастного состава и длины тела самцов и самок каждой из исследованных популяций *R. arvalis*, Nilsson 1842

6.3.1 Половые различия длины тела и возрастного состава «брянской» популяции

Относительно высокая доля особей размножается впервые уже после второй зимовки (таблица 18), причем доля двухлетних самок достоверно выше, чем самцов ($p = 0,0295$). В возрасте трех лет (а также во всех более старших возрастах) эти различия становятся недостоверными ($p = 0,1671$). Средний возраст всех размножающихся самцов значимо выше, чем у самок (таблица 19). Максимальный отмеченный возраст самок составил 5 лет, самцов – 7 лет. Длина тела трех- и четырехлетних самцов достоверно больше, чем самок соответствующего возраста, однако у старших возрастов половые различия в размерах утрачиваются (таблица 18). В результате таких возрастных различий, средняя длина тела всех размножающихся самцов достоверно больше, чем у самок. Согласно результатам 2-х факторного дисперсионного анализа (с фиксированными эффектами обоих факторов), влияние возраста и пола на длину тела оказывается значимым (в обоих случаях – $p < 0,01$). Влияние взаимодействия факторов недостоверно, что указывает на сходный характер зависимости средних значений длины тела от возраста у самок и самцов. В пределах каждого года сбора самцы крупнее самок, и эти различия были достоверными в ряде лет (таблица 19). По объединенным данным, включающим особей, у которых не

определен возраст, самцы также крупнее самок. Среднегодовые значения возраста выше у самцов (за исключением 2007 и 2009 гг. (таблица 19)), достоверные различия наблюдались редко. Межгодовые различия оказывали влияние на длину тела и возраст в пределах одного пола (во всех случаях – $p < 0,01$, согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа). Вместе с тем, доля влияния межгодовых различий на длину тела (самки: 42,3 %, самцы: 29,2 %) была существенно выше, чем на возраст (12,1 и 7,6 %). Более высокая доля влияния на длину тела самок соответствует большему размаху изменений их среднегодовых значений – от 45,4 до 58,2 мм, самцов – от 50,3 до 58,7 мм (таблица 19). В целом, изменчивость длины тела самок также выше.

Таблица 18 – Возрастное распределение, доля особей (%) и средние значения длины тела (L , мм), самок и самцов «брянской» популяции *Rana arvalis*

Пол	Самки			Самцы		
	Возраст	n	%	L , мм	n	%
2	64	34,40	45,71	50	24,3	49,88
3	86	46,20	52,06	109	52,9	55,33
4	30	16,10	58,47	38	18,4	59,30
5	6	3,2	62,83	7	3,4	62,71
6	–	–	–	1	0,5	60,00
7	–	–	–	1	0,5	62,00
Все возраста	186	99,9	51,26	206	100	55,05

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия $p < 0,01$; «–» нет данных.

Таблица 19 – Среднегодовые значения длины тела (L , мм) и возраста самок и самцов «брянской» популяции *Rana arvalis*

Год	L , мм	L , мм	Возраст, лет ♀♀	Возраст, лет ♂♂
	♀♀	♂♂		
2001	46,88	50,33	2,68	2,83
2002	48,31	53,02	2,8	2,89
2003	48,6	52,5	2,4	3
2004	52,8	56,5	–	–
2005	52,89	57,72	2,74	3,67
2006	45,4	55,93	2,2	3,14
2007	58,23	58,74	3,34	3,1
2009	50,2	52,62	2,8	2,67
2012	48,5	53,57	2,71	3,24
Все годы	51,55	55,29	2,88	3,04

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия $p < 0,01$; «–» нет данных.

6.3.1.1 Межгенерационная изменчивость длины тела «брянской» популяции

У обоих полов особей *R. arvalis*, наряду с межгодовыми, наблюдались сильные межгенерационные изменения длины тела (таблица 20). Нами оценено влияние межгенерационных различий и пола на длину тела, в пределах каждой из возрастных групп. На длину тела двух- и трехлетних особей влияние каждого из факторов было достоверно ($p < 0,01$), а четырехлетних – значимо только влияние «генерации». Во всех этих случаях взаимодействие «генерация × пол» недостоверно, что указывает на одинаковый характер изменений длины тела самок и самцов, из разных генераций. Установлены достоверные различия среднегенерационных значений длины тела особей разных годов рождения (таблица 21; 22; 23). Оценка одновременного влияния факторов «генерация» и «возраст» в пределах каждого из полов, показало, что у самок достоверно влияние обоих факторов и их взаимодействие. Влияние фактора «генерация» и взаимодействие «генерация × возраст» у самцов незначимы. Достоверные межгенерационные различия, выявленные вместе с половыми различиями для двух-, трех- и четырехлетних особей (таблица 20), объясняются тем, что межгодовые различия в условиях роста и доступности ресурсов влияют на разную долю особей каждой данной генерации в соответствии с межгенерационными различиями частот модального и близких к нему возрастов.

Таблица 20 – Межгенерационная и возрастная изменчивость средней длины тела (L , мм) самок (♀♀) и самцов (♂♂) «брянской» популяции *Rana arvalis*

Возраст, лет	2		3		4	
	L, мм ♀♀	L, мм ♂♂	L, мм ♀♀	L, мм ♂♂	L, мм ♀♀	L, мм ♂♂
1997	–	–	–	–	53,67	52,5
1998	–	–	49	51,13	53,33	55,88
1999	42,91	47,5	50,17	54,76	–	–
2000	42,9	47,87	51,5	52,5	–	–
2001	–	–	–	–	60	62,5

2002	–	–	54,5	56,29	–	–
2003	48,63	51	–	–	62,93	62,46
2004	43,5	48,67	56,65	58,19	–	–
2005	50,5	53,6	–	–	52,8	59,33
2006	–	50,7	51,83	52,5	–	–
2007	47,67	–	–	–	–	–
2008	–	–	–	–	54	54,25
2009	–	–	49,5	53,5	–	–
2010	45,67	49,67	–	–	–	–

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия $p < 0,05$; «–» - нет данных.

Таблица 21 – Межгодовые сравнения средних значений длины тела двухлетних особей различных генераций в пределах одного пола «брянской» популяции *Rana arvalis*

Генерация (год рождения)	1999	2000	2003	2004	2005	2007	2010
1999		-	**	-	**	*	-
2000	-		**	-	**	**	-
2003	-	-		*	-	-	-
2004	-	-	-		**	-	-
2005	**	**	-	*		-	*
2007	*	*	-	-	*		-
2010	-	-	-	-	-	-	

Примечание: выше диагонали – самки, ниже – самцы ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; «-» – $p > 0,05$, дисперсионный анализ.

Таблица 22 – Межгодовые сравнения средних значений длины тела трехлетних особей различных генераций в пределах одного пола «брянской» популяции *Rana arvalis*

Генерация (год рождения)	1998	1999	2000	2002	2004	2006	2009
1998		-	-	-	-	-	-
1999	**		-	-	-	-	-
2000	-	-		-	-	-	-
2002	**	-	-		-	-	**
2004	**	**	*	-		**	**
2006	-	-	-	*	**		-
2009	-	-	-	-	**	-	

Примечание: выше диагонали – самки, ниже – самцы ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; «-» – $p > 0,05$, дисперсионный анализ.

Таблица 23 – Межгодовые сравнения средних значений длины тела четырехлетних особей различных генераций в пределах одного пола «брянской» популяции *Rana arvalis*

Генерация (год рождения)	1997	1998	2001	2003	2005	2008
1997		-	*	**	-	-
1998	-		*	**	-	-
2001	**	*		-	*	-
2003	**	**	-		**	**
2005	-	-	-	-		-
2008	-	-	**	**	-	

Примечание: выше диагонали – самки, ниже – самцы ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; «-» – $p > 0,05$, дисперсионный анализ.

6.3.2 Половые различия длины тела и возрастного состава «томской» популяции

Доля самок, участвующих в икрометании в возрасте трех лет, существенно не отличается от количества самок, принимающих участие в нересте в возрасте 4-х лет (37,6% и 36,6% соответственно), но значительно отлична от доли самок в

возрасте 2-х лет и более 4-х (таблица 24). Как следствие, за все годы исследований самки по сравнению с самцами имеют больший средний возраст: 3,38 лет – самцы и 3,93 – самки (таблица 25). Часть самок впервые размножается в возрасте 4-х лет. Значительно уменьшается доля самок, размножающихся после пятой зимовки. Количество встреченных самок более старших возрастов существенно ниже, что указывает на высокую смертность самок томской популяции после пяти лет (таблица 24). Максимальный отмеченный возраст самок – 9 лет. У самцов значительно выделяется доля особей в возрасте 3-х лет из всех других возрастов. Самцы томской популяции становятся половозрелыми в возрасте 3-х лет и впервые принимают участие в размножении. Доля самцов от 3-х к 4-м годам снижается более интенсивно, чем самок, что свидетельствует о высокой смертности самцов после первого размножения. Максимальный отмеченный возраст среди самцов 8 лет (таблица 24).

Таблица 24 – Возрастное распределение, доля особей (%) и средние значения длины тела (L, мм), соответствующие каждому из возрастов самок и самцов «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Возраст	Самки					Самцы				
	n	%	L, мм	min	max	n	%	L, мм	min	max
2	8	2,16	47,34	42,22	51,30	17	5,82	47,51	37,21	54,75
3	139	37,66	50,12	34,80	59,90	187	64,04	51,30	35,60	59,12
4	135	36,58	52,61	43,22	68,00	56	19,18	54,84	45,50	66,70
5	55	14,90	54,58	45,86	62,86	20	6,85	54,76	43,00	60,60
6	23	6,23	56,50	51,80	62,42	9	3,08	54,38	47,60	58,40
7	6	1,63	56,75	50,03	64,63	2	0,68	56,01	56,00	56,03
8	1	0,27	61,39	-	-	1	0,34	54,34	-	-
9	2	0,54	59,84	58,55	61,13	0	-	-	-	-
Все возраста	369	100	52,22	34,80	68,00	292	100	52,13	35,60	66,70

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия, $p < 0,05$.

Таблица 25 – Среднегодовые значения длины тела (L, мм) и возраста самок (♀♀) и самцов (♂♂) «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Год	n	L, мм	n	L, мм	n	Возраст	n	Возраст
		♀♀		♂♂		♀♀		♂♂
2009	68	52,61	91	52,2	68	3,61	91	3,2
2010	92	50,98	95	51,96	92	3,58	95	3,3
2011	50	51,38	17	53,14	50	4	17	3,87
2012	70	52,15	26	52,64	68	4,75	25	4,32
2013	56	48,85	37	47,14	47	4,19	33	3,63
2014	46	52,65	37	51,71	45	3,53	35	2,92
Все годы	382	51,43	303	51,54	370	3,93	295	3,38

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия, $p < 0,05$.

Длина тела трех и четырех летних самцов достоверно выше, чем самок соответствующих возрастов, однако у более старших и младших различия в размерах тела между полами утрачиваются (таблица 24). Различий в средней длине тела между особями всех возрастов не выявлено, что свидетельствует о наличии полового диморфизма только в возрасте 3-х и 4-х лет. Дисперсионным анализом установлено, что влияние возраста и пола на длину тела особей популяции *R. arvalis* Томска значимо (в обоих случаях – $p < 0,01$). Так же достоверное влияние на длину тела оказывает взаимодействие перечисленных факторов. В пределах каждого года сбора не выявлено различий в длине тела самцов и самок. С применением однофакторного дисперсионного анализа установлено, что межгодовые различия оказывают влияние на длину тела и возраст ($p < 0,01$).

6.3.2.1 Межгенерационная изменчивость длины тела «томской» популяции *R. arvalis*

В томской популяции остромордой лягушки не наблюдается выраженной межгодовой изменчивости средней длины тела самцов и самок (таблица 25). Оценивая достоверность влияния межгенерационных различий на длину тела, получены следующие результаты. У трех-, четырех- и пятилетних особей достоверного влияния на длину тела не оказывает взаимосвязь факторов «генерация×пол». Полученные результаты указывают на одинаковый характер изменений длины тела самцов и самок, принадлежащим к разным генерациям. У трехлетних особей достоверное влияние на длину тела оказывает год рождения особи «генерация», а у четырехлетних – пол особи. Установлены достоверные различия среднегенерационных значений длины тела особей разных годов рождения (таблица 27, 28, 29).

Таблица 26 – Межгенерационная и возрастная изменчивость средней длины тела (L , мм) самок (♀♀) и самцов (♂♂) «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Возраст	n	L,мм ♀♀	n	L,мм ♂♂	n	L,мм ♀♀	n	L,мм ♂♂	n	L,мм ♀♀	n	L,мм ♂♂
	3				4				5			
Генерация												
2004	–	–	–	–	–	–	–	–	6	58,64	2	54,41
2005	–	–	–	–	20	53,11	15	56,55	1	53,40	1	53,80
2006	39	50,87	74	51,27	40	52,98	19	54,71	4	55,53	1	55,72
2007	48	48,74	73	51,11	39	51,06	12	54,24	29	53,43	10	54,71
2008	6	49,04	3	48,76	23	53,06	7	54,11	13	55,16	6	54,97
2009	3	50,84	3	53,93	5	52,81	3	51,39	2	54,09	0	–
2010	11	51,71	7	50,81	8	55,78	–	–	–	–	–	–
2011	32	50,87	27	52,07	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание: Генерация: год рождения; жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия, $p < 0,05$.

Таблица 27 – Межгодовые сравнения средних значений длины тела трехлетних особей различных генераций в пределах одного пола «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Генерация (год рождения)	2006	2007	2008	2009	2010	2011
2006		**	-	-	-	-
2007	-		-	-	*	*
2008	-	-		-	-	-
2009	-	-	-		-	-
2010	-	-	-	-		-
2011	-	-	-	-	-	

Примечание: Выше диагонали – самки, ниже – самцы ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$; «-» – $p > 0,05$, дисперсионный анализ.

Таблица 28 – Межгодовые сравнения средних значений длины тела четырехлетних особей различных генераций в пределах одного пола «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Генерация (год рождения)	2005	2006	2007	2008	2009	2010
2005		-	-	-	-	-
2006	-		*	-	-	-
2007	-	-		*	-	**
2008	-	-	-		-	-
2009	-	-	-	-		-
2010	-	-	-	-	-	

Примечание: Выше диагонали – самки, ниже – самцы ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$; «-» – $p > 0,05$ дисперсионный анализ.

Таблица 29 – Межгодовые сравнения средних значений длины тела пятилетних особей различных генераций в пределах одного пола «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Генерация (год рождения)	2004	2005	2006	2007	2008	2009
2004		-	-	**	*	-
2005	-		-	-	-	-
2006	-	-		-	-	-
2007	-	-	-		-	-
2008	-	-	-	-		-
2009	-	-	-	-	-	

Примечание: Выше диагонали – самки, ниже – самцы ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$; «-» – $p > 0,05$ дисперсионный анализ.

6.3.3 Половые различия длины тела и возрастного состава «кемеровской» популяции *R. arvalis*

В кемеровской популяции *Rana arvalis* в период размножения в нерестовых водоемах встречены самцы и самки в возрасте от 3-х до 5 лет. Средний возраст самцов – 4,75 лет, самок – 4,2 года. Между средними возрастными самцов и самок не выявлено достоверных отличий. Самыми молодыми отловленными половозрелыми самками являются особи в возрасте 4-х лет. Самцы в первый раз приступают к размножению на год раньше, чем самки. Максимальна доля самцов, участвующих в размножении, особи – в возрасте 5-ти лет (таблица 30). Следует отметить, что доля 5-ти летних самок значительно ниже, чем самцов. Сходная тенденция сохраняется и в соотношении всех отловленных возрастов самцов и самок.

Достоверное отличие установлено в средней длине тела между самцами и самками кемеровской популяции в объединенной выборке по всем возрастам: самцы крупнее самок ($p < 0,05$) (таблица 27). Это дает основание предполагать наличие полового диморфизма по длине тела. Однако, в настоящее время, невозможно установить, на каком этапе онтогенеза проявляются различия по

причине малочисленного количества особей с известным возрастом. Следует отметить, что во всех возрастных группах минимальная длина тела отловленных самцов выше, чем у самок. Минимальная длина тела самки из выборки – 36,75 мм, самца – 48,00 мм.

Таблица 30 – Возрастное распределение и средние значения длины тела (L, мм), соответствующие каждому из возрастов самок и самцов «кемеровской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Возраст	Самки				Самцы			
	n ♀♀	L, мм	min	max	n ♂♂	L, мм	min	max
3					1	48,00	48,00	48,00
4	4	54,70	51,00	57,30	3	56,76	54,20	58,30
5	1	57,30	57,30	57,30	16	59,17	55,00	63,30
Все возраста	5	55,22	51,00	57,30	19	58,79	54,20	63,30
Всего*	10	50,67	36,75	57,30	26	58,70	48,00	63,69

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия; «*» - с особями не определенного возраста, $p < 0,05$.

6.4 Межпопуляционное равнение по возрастному составу и длине тела самцов и самок *R. arvalis*

Самым ранним возрастом размножения из исследованных популяций характеризуются особи брянской популяции, за ними на втором месте стоят самцы и самки томской популяции. В настоящий момент невозможно достоверно установить возраст наступления половозрелости у представителей кемеровской популяции в виду малого количества имеющегося материала. Наблюдается тенденция увеличения среднепопуляционного возраста у самцов и самок в направлении от брянской к кемеровской популяции (таблица 31). Эти показатели свидетельствуют о малом количестве особей старших возрастов в популяции Брянска и, наоборот, весомом вкладе в общую картину возрастного состава томской и кемеровской популяций. Исходя из имеющихся данных, можно заключить, что наихудшее выживание особей в брянской популяции, а за ней

следует томская. Установлено, что среднепопуляционный возраст самцов достоверно различим между популяциями. У самок брянской популяции средний возраст достоверно отличим от двух других популяций. Однако, средний возраст самок томской и кемеровской популяций значимо не отличаются ($p > 0,05$). Одной из причин такого показателя среднего возраста самок популяций с коротким сезоном активности может являться малая выборка.

Таблица 31 – Средний возраст самок (♀♀) и самцов (♂♂) брянской, томской и кемеровской популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Пол	
	♀♀	♂♂
Брянск	2,88	3,03
Томск	3,93	3,38
Кемерово	4,2	4,75

Примечание: жирным шрифтом выделено достоверные отличия между самцами и самками, $p < 0,05$.

Выявленные межпопуляционные различия в возрастной структуре указывает на необходимость сравнения длины тела половозрелых особей в пределах каждого из общих возрастов.

Наименьшие размеры в возрасте 2-х лет имеют самки брянской популяции. Минимальная длина тела у самцов отмечена в томской популяции (таблица 32). Двухлетних особей в кемеровской популяции не встречено. Среди половозрелых самцов и самок минимальные размеры у особей брянской популяции, поскольку самцы и самки характеризуются минимальным возрастом наступления половой зрелости. В возрасте 3-х лет крупные размеры свойственны самкам и самцам брянской популяции, различия достоверны (таблица 33). После 4-й – 5-й зимовки достоверно большую длину тела имеют самки томской популяции (таблица 34, 35). Не установлено достоверных отличий в возрасте 4-х лет в длине тела самок кемеровской популяции от двух других. В возрасте 5-ти лет картина различий длины тела самок не изменяется. У самцов в возрасте 4-х лет

достоверность отличий в длине тела схожа с самками. Исключение составляют самцы в возрасте 5-ти лет томской и кемеровской популяций.

Таблица 32 – Межпопуляционные отличия средней длины тела самцов и самок брянской, томской и кемеровской популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Брянск	Томск	Кемерово
Брянск		–	–
Томск	*		–
Кемерово	*	*	

Примечание: выше диагонали самки ниже самцы; * – $p < 0,05$, Т критерий Стьюдента.

Таблица 33 – Межпопуляционные отличия длины тела 3-х летних самцов и самок брянской, томской и кемеровской популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Брянск	Томск	Кемерово
Брянск		*	–
Томск	*		–
Кемерово	–	–	

Примечание: выше диагонали самки ниже самцы; * - $p < 0,05$, дисперсионный анализ.

Таблица 34 – Межпопуляционные отличия длины тела 4-х летних самцов и самок брянской, томской и кемеровской популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Брянск	Томск	Кемерово
Брянск		*	–
Томск	*		–
Кемерово	–	–	

Примечание: выше диагонали самки ниже самцы; * - $p < 0,05$, дисперсионный анализ.

Таблица 35 – Межпопуляционные отличия длины тела 5-ти летних самцов и самок брянской, томской и кемеровской популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Брянск	Томск	Кемерово
Брянск		*	–
Томск	*		–
Кемерово	–	*	

Примечание: выше диагонали самки ниже самцы; * - $p < 0,05$, дисперсионный анализ.

Возраст достижения половой зрелости у самок остромордой лягушки увеличивается в пределах ареала по мере сокращения длительности сезона активности. В Днепропетровской области (Украины) (Ляпков и др., 2010) и в Минской области (Беларусь) (Ляпков и др., 2009), в южной части ареала вида первое размножение происходит после 2-й или после 3-й зимовки. По имеющимся данным известно, что по мере продвижения от Брянска к Томску в популяции *R. arvalis* происходит увеличение возраста первого размножения. Так, в Брянске и Чернобыльском районе Украины первое размножение после 2-ой, реже после 3-й зимовки (Ляпков и др., 2008), в Кировская области после 3-й, реже 4-й зимовки (Ляпков, Волонцевич, 2015). В томской популяции *R. arvalis* сохраняется тенденция увеличения возраста первого размножения в связи с уменьшением длительности сезона активности. Рекордно раннее достижение половой зрелости у самцов остромордой лягушки (уже после первой зимовки) выявлено в популяциях центральной части Польши и южной Швеции (Berger, Rybacki, 1993). В популяциях южной части ареала *Rana sylvatica* – североамериканского вида бурых лягушек, экологически очень сходного с остромордой лягушкой, – первое размножение в возрасте 1 года входит в диапазон нормальной изменчивости у обоих полов. Однако, при этом доля самцов, размножающихся впервые в возрасте 1 и 2 лет, существенно выше, чем у самок, и поэтому средний возраст самцов всегда ниже, чем самок (Berger, 1982).

Размеры особей при первом размножении так же уменьшаются. Сравнительно низкое значение средней длины тела трехлетних самок выявлено в томской популяции *R. arvalis*, сходные с ними по размерам трехлетние самки – в популяции Кировской области, а в наиболее северной популяции Ханты-Мансийского автономного округа отмечено минимальное значение длины тела (Матковский и др., 2011).

Минимальная (42 мм), и максимальная (75 мм) длина тела самцов в популяции Брянска больше, чем у самок (соответственно, 37 и 70 мм). Более мелкие половозрелые особи (минимальное значение самцов – 37,5 мм, самок – 34,5 мм) были найдены ранее только в популяциях Чернобыльского района Киевской области (Ляпков и др., 2010).

В южных популяциях доля 4-х летних самок сравнительно низка. В более северных популяциях 2-х летние самки встречаются крайне редко, а доля 4-х летних превышает долю 3-х летних. Это обуславливает увеличение среднего возраста по мере сокращения сезона активности. Вместе с тем, как показано нами на примере брянской популяции, величина ежегодных приростов в южных популяциях настолько высока, что средняя длина тела превышает таковую самок более северных популяций. Сходные высокие приросты наблюдаются и у самок Чернобыльского района (Ляпков и др., 2008). Длина тела самок в каждом из возрастов существенно уменьшается в популяции Томска и Кировской области (Ляпков и др., 2008).

Таким образом, на основе собственных материалов нами показано, что межпопуляционная изменчивость возрастной структуры остромордой лягушки зависит от продолжительности теплового сезона. С изменением длительности периода активности в течение года в пределах ареала вида доля особей, достигших половой зрелости в молодом возрасте, сокращается: брянская - 2 года, томская – 3, 4 года кемеровская популяция – 3, 4 года. Прослеживается увеличение среднего возраста самцов и самок в исследуемых популяциях. Отмечается увеличение продолжительности жизни в направлении от брянской к кемеровской популяции. Различия возрастной структуры между полами

репродуктивной части популяции заключаются в более ранней половой зрелости самцов по отношению к самкам.

Внутрипопуляционная изменчивость темпов роста особей на протяжении онтогенеза из трех исследованных популяций совпадает. Наибольшие приросты у самцов и самок отмечены от 1-ой до завершения 3-й зимовки. Выявлено замедление роста после момента наступления половой зрелости. Во всех исследованных популяциях установлено, что с возрастом происходит увеличение не только длины тела самцов и самок, но и наружного диаметра кости голени.

6.5 Математические модели расчета длины тела и их некоторые возможности на примере «томской» популяции *R. arvalis*

Демографические характеристики численность, смертность, рождаемость интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений и другие являются одними из основных показателей успешности существования популяции в пространстве и времени (Леденцов, 1990). Для установления возраста амфибий в работе использован метод скелетохронологии (Клейненберг, Смирин, 1969; Смирин, 1972), основанный на анализе сезонных задержек роста, которые отмечаются на костях в виде линий склеивания. Методика позволяет установить такие возрастные показатели вида, как продолжительность жизни, возраст наступления половой зрелости. Для их оценки при недолговременных стационарных работах, достаточно изъять из популяции репрезентативную выборку и провести её анализ для установления границ исследуемых признаков. Благодаря методу скелетохронологии есть возможность вычислить размерные характеристики животного в более раннем возрасте на основе имеющихся данных о линиях склеивания и текущих размерах тела (Смирин, 1983; Ryser, 1988; Augert, 1993; Leclair, Laurin, 1996; Marunouchi et al., 2000; Tsiora, Kyriakopoulou-Sklavounou, 2002; Hamer et al., 2007; Cvetkovic et al., 2008; Ляпков и др., 2009).

В данном разделе проводится оценка возможности использования имеющихся математических моделей для расчета длины тела. Далее в работе приводится сравнение средних значений измеренной длины тела каждой возрастной группы с

рассчитанными с помощью математических моделей средними значениями длин тела для каждой возрастной группы.

6.5.1 Математические модели расчета длины тела особей

В разделе рассмотрены изменение рассчитанных длин тела с возрастом и различия между эмпирическими (измеренными) и теоретическими значениями. Для расчета теоретических значений длин тела использованы значения среднего диаметра годовых линий (раздел «Материалы и методики»). При этом количество резорбировавшихся в процессе роста годовых линий может варьировать в зависимости от возраста особи. Например, особи в возрасте 3-4-х лет могут иметь не резорбировавшиеся одну и две линии зимовки (годовые линии), но при этом у некоторых особей количество стертых (резорбировавшихся) линий может равняться двум. У этих особей установить теоретическую длину тела в возрасте 1-2-х лет невозможно.

Теоретические значения длин тела включают особей в возрасте от 1 до 8 лет. Данные теоретических значений длин тела не позволяют нам сопоставить особей переживших одну и две зимовки с эмпирическими значениями, т.к. количество встреченных самцов и самок младших возрастов не велико.

В работе проведено сравнение двух математических уравнений (аллометрическая и линейная модели) по трем показателям: доля изменчивости, сумма квадратов и коэффициент корреляции (таблица 36).

При анализе двух математических моделей установлено, что доля изменчивости в аллометрической модели больше, чем в линейной у самцов и самок.

Одним из базовых методов регрессионного анализа является метод наименьших квадратов. Метод основан на минимизации суммы квадратов остатков регрессии (Глотов и др., 1982; Реброва, 2002; Халафян, 2007). Среди представленных моделей наименьшей суммой квадратов обладает аллометрическая модель.

Таблица 36 - Сравнительная таблица аллометрической и линейной модели расчёта длины тела особей остромордой лягушки *Rana arvalis* (окрестности г. Томска, 2009 – 2012 гг.)

Пол	Доля изменчивости	Сумма квадратов	R	n
♀♀ аллометрия	0,4138953	2963,32221	0,64334693	277
♀♀ линейная	0,4115826	2975,01512	0,64154701	277
♂♂ аллометрия	0,3775486	2517,6285	0,61444986	226
♂♂ линейная	0,3761735	2523,19036	0,61332988	226

Примечания: R – коэффициент корреляции; n – количество особей; аллометрическая ($L_x = a * D_x^b$) и линейная ($D = a + bL_x$) модели.

Коэффициент корреляции призван установить наличие и силу связи признаков, показывает, в какой степени изменение одного признака сопровождается изменением значения другого в данной выборке (Халафян, 2007). В анализе использованы диаметр годовой линии и длина тела особи в момент поимки. Согласно полученным результатам большие значения корреляции у особей обоих полов получены по аллометрической модели расчета длины тела и соответствуют среднему уровню корреляции. У линейной модели значения корреляции немного ниже, но тоже соответствует среднему уровню.

Таким образом, для дальнейшего анализа изменчивости длины тела с возрастом наиболее предпочтительной является аллометрическая модель расчета длины тела на основе средних значений диаметров годовых слоев. Ряд исследователей так же предпочитают применять аллометрическую модель для расчета длины тела (Смирин, 1983; Ляпков и др., 2009; Матковский, 2011).

Обратные расчисленные длины тела проводили по трем моделям: 1 – аллометрическое уравнение ($L = a * D^b$, где L – длина тела особи при закладке х-линии склеивания, D – диаметр, соответствующий х-линии склеивания (Смирин, 1983). Параметры a и b определяли из уравнения $L_x = a * D_x^b$ где L_x – длина тела особи при поимке D_x – внешний диаметр голени); 2 – аллометрическая модель с поправкой Райзера (Rayser, 1988) ($L_i = L * (L_x/L_x)$), где L_x – длина тела при

поймке); 3 – метод Даля ($L_i=L_c*D_i/D_c$ где L – длина тела, D – диаметр линии, i – длина тела или диаметр соответствующий в i -ом возрасте, c – длина тела в момент поймки или наружный диаметр кости (Marunouchi, 2000). Дополнительно для определения степени различия длин тел у особей обоих полов в работе использовали индекс оценки полового диморфизма SSD, который вычислялся путем отношения пола с большей длиной тела к – полу с меньшей длиной. Если при расчете длина тела самок больше, чем у самцов, то степень полового диморфизма определяли как положительную (Roitberg, Smirina, 2006).

6.5.1.1 Сравнение длины тела особей, переживших одну зимовку

При расчете длины тела особей после первой зимовки математическими моделями установлено, что минимальные рассчитанные длины тела у самок и самцов дает метод Даля – 20,58 мм и 20,16 мм соответственно. По аллометрической модели расчета с поправкой Райзера самки после первой зимовки имеют максимальные значения длины тела – 28,97 мм.

Рассмотрим каждую модель в отдельности. По аллометрической модели расчета длины тела без поправки Райзера среднее значение длины тела самок после первой зимовки равно 28,79 мм (min=22,54, max=33,23; n=30), а у самцов 31,19 мм (min=28,39, max=34,69; n=14). Установлено, что средние значения длины тела самцов и самок достоверно различаются (таблица 37). Количественная мера полового диморфизма $SSD=1,083$, при этом ее нельзя определить как положительную, т.к. среднее значение длины тела самок меньше таковой самцов.

Таблица 37 – Изменение расчётных и эмпирических значений длин тела (мм) с возрастом у особей популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* (окрестности г. Томска, 2009-2012 гг.)

Возраст	♀♀ Эмпири- ческое	♂♂ Эмпири- ческое	♀♀ Расчитаное	♂♂ Расчитаное	♀♀ С поправкой Райзера	♂♂ С поправкой Райзера	♀♀ Даль	♂♂ Даль
1			28,79	31,19	28,97	31,11	20,58	20,16

n			30	14	30	14	30	14
2			41,14	42,32	41,15	42,36	35,98	35,17
n			275	211	275	211	275	211
3	49,80	51,16	49,00	51,24	48,62	51,24	46,12	48,19
n	97	155	277	224	181	71	181	71
4	52,40	55,04	52,04	52,96	52,75	52,85	51,32	50,98
n	122	53	177	69	59	19	59	19
5	54,42	54,67	53,75	53,34	55,75	53,74	54,73	53,13
n	40	14	56	19	17	5	17	5
6	56,51	56,78	54,99	52,28	57,04	51,79	55,38	49,61
n	15	4	18	5	4	1	4	1
7	60,26		55,41	54,88	56,67	53,87	54,90	53,45
n	2		4	1	2	1	2	1
8		54,34	53,47	55,35	57,01		55,43	
n		1	2	1	2		2	
9	59,84							
n	2							

Примечания: «Эмпирическое» – измеренное значение длины тела при поимке; «Расчитанное» – вычисленная длина тела для каждого возраста с помощью аллометрической модели; «С поправкой» – значение длины тела для каждого возраста, рассчитанное по аллометрической модели с поправкой Райзера; «Даль» – значение длины тела для каждого возраста, вычисленное по формуле Даля; достоверность различий длины тела между самцами и самками $p < 0,05$ отмечены жирным шрифтом.

По аллометрической модели с поправкой Райзера рассчитанное среднее значение длины тела у самок 28,97 мм (min= 22,87, max=34,47; n=30), самцов – 31,11 мм (min=26,39, max=35,84; n=14). Полученные средние значения достоверно различаются между самцами и самками (таблица 37). Количественная мера полового диморфизма $SSD=1,073$. Полученное значение так же, как и в аллометрической модели без поправки Райзера, нельзя определить как положительное.

Среднее значение длины тела самок, рассчитанное по методу Даля, равно 20,58 мм (min=13,89, max=26,56; n=30), а у самцов 20,16 мм (min=15,36, max=26,93; n=14). Полученные значения длины тела достоверно не различимы между самцами и самками. Количественная мера полового диморфизма $SSD=1,020$. В данном случае SSD можно определить как положительную, поскольку среднее значение длины тела самок, используемое для расчетов, больше такового самцов.

По данным однофакторного дисперсионного анализа достоверно различаются средние значения длины тела самцов и самок, вычисленные с использованием аллометрической модели с поправкой Райзера и без таковой, от средних значений, полученных методом Даля (таблица 38).

Таблица 38 – Сравнение длины тела самцов и самок томской популяции *Rana arvalis*, полученные эмпирическим путем и рассчитанные математическими моделями

Возраст	1				2			
	1	2	3	4	1	2	3	4
1								
2			0,786	0,000			0,980	0,000
3		0,945		0,000		0,855		0,000
4		0,000	0,000			0,000	0,000	
Возраст	3				4			
	1	2	3	4	1	2	3	4
1		0,091	0,003	0,000		0,337	0,498	0,034
2	0,859		0,070	0,000	0,001		0,143	0,138
3	0,906	0,991		0,000	0,020	0,901		0,016
4	0,000	0,000	0,000		0,000	0,031	0,103	

Возраст	5				6			
Метод	1	2	3	4	1	2	3	4
1		0,311	0,152	0,739		0,211	0,787	0,561
2	0,148		0,025	0,270	0,212		0,286	0,836
3	0,490	0,757		0,352	0,041	0,131		0,499
4	0,255	0,871	0,708		0,009	0,026	0,417	
Возраст	7				8			
Метод	1	2	3	4	1	2	3	4
1		0,152	0,333	0,167				
2			0,685	0,869			0,020	0,086
3				0,623				0,135
4								

Примечание: 1 – измеренное значение длины тела при поимке; 2 – рассчитанное: вычисленная длина тела для каждого возраста с помощью аллометрической модели; 3 – значение длины тела для каждого возраста, рассчитанное по аллометрической модели с поправкой Райзера; 4 – значение длины тела для каждого возраста, вычисленное по формуле Даля; выше диагонали самки ниже самцы; достоверность различий длины тела между самцами и самками – $p < 0,05$ отмечены жирным шрифтом.

6.5.1.2 Сравнение длины тела особей, переживших две зимовки

Наибольшее среднее значение размеров тела самок 41,15 мм получено по аллометрической модели с учетом поправки Райзера, а наименьшее 35,98 мм вычислено по методу Даля. У самцов картина минимальных и максимальных средних значений размеров тела схожа с самками (таблица 37).

После второй зимовки среднее значение длины тела самок, рассчитанное по аллометрической модели без поправки Райзера, равно 41,14 мм (min=31,50, max=50,18; n=275), самцов 42,32 мм (min=34,21, max=52,42; n=211). Различия в длине тела самцов и самок достоверно различимы (таблица 37). Количественная мера полового диморфизма $SSD=1.028$.

Рассчитанное среднее значение длины тела самок по аллометрической модели с поправкой Райзера – 41,15 мм (min=28,56, max=56,83; n=275), самцов 42,36 мм (min=30,45, max=58,36; n=211). Полученные средние значения достоверно

различаются между самцами и самками (таблица 37). Количественная мера полового диморфизма $SSD=1,029$.

Среднее значение длины тела самок, рассчитанное по методу Даля, равно 35,97 мм ($\min=23,88$, $\max=51,20$; $n=275$), а у самцов – 35,15 мм ($\min=23,03$, $\max=52,86$; $n=211$). Полученные значения длины тела достоверно не различимы между самцами и самками (таблица 37). Количественная мера полового диморфизма $SSD=1,023$, SSD оценивается как положительная, поскольку среднее значение длины тела самок, используемое для расчетов больше, такового самцов.

По данным однофакторного дисперсионного анализа значимо отличаются средние значения длины тела самцов и самок, вычисленные по аллометрической модели с поправкой Райзера и без таковой, от средних значений, полученных методом Даля (таблица 38).

6.5.1.3 Сравнение длина тела особей, переживших три зимовки

Самые молодые самцы и самки, встречающиеся в период размножения в нерестовых водоемах, имеют возраст три года. Также в нерестовый период в местах размножения нами отмечены неполовозрелые трехлетние самки, что свидетельствует в пользу того, что часть самок впервые приступает к размножению в возрасте четырех лет. Средняя длина тела, встреченных самок в возрасте трех лет, равна 49,80 мм ($\min=34,80$, $\max=60,60$; $n=97$), а у самцов 51,16 мм ($\min=35,60$, $\max=59,12$; $n=155$). Количественная мера полового диморфизма $SSD=1,027$, ее нельзя определить как положительную. Между средними значениями длины тела самцов и самок различия значимы (таблица 37).

Среднее значение длины тела самок, рассчитанное по аллометрической модели без поправки Райзера, равно 49,00 мм ($\min=37,88$, $\max=56,65$; $n=277$), самцов – 51,24 мм ($\min=35,65$, $\max=57,84$; $n=224$). Средние значения длины тела самцов и самок достоверно различаются. Количественная мера полового диморфизма $SSD= 1,045$, что нельзя определить как положительную.

Рассчитанное значение длины тела по аллометрической модели с поправкой Райзера у самок равно 48,62 мм ($\min=36,90$, $\max=65,70$; $n=181$), а у самцов 51,24 мм ($\min=34,23$; $\max=62,74$; $n=71$). Средние рассчитанные значения длины тела

достоверно различаются между полами. Количественная мера полового диморфизма $SSD = 1,053$, и ее нельзя определить как положительную.

Средняя длина тела самок по методу Даля равна 46,12 мм ($\min = 31,48$, $\max = 64,4$; $n = 181$), у самцов – 48,19 мм ($\min = 23,62$, $\max = 60,6$; $n = 71$). Различия средних значений длины тела самцов и самок достоверны. Количественная мера полового диморфизма $SSD = 1,044$, её нельзя определить как положительная.

По данным однофакторного дисперсионного анализа достоверно различаются значения длины тела, рассчитанные методом Даля от аллометрической модели с поправкой Райзера и без таковой, как у самцов, так и у самок. Так же выявлены достоверные отличия эмпирических значений длины тела самок от значений вычисленных с помощью аллометрической модели без поправки Райзера и формуле Даля. У самцов измеренные значения длины тела достоверно отличаются от вычисленных по формуле Даля (таблица 38).

Длина тела самцов и самок в возрасте трех лет, рассчитанная методом Даля, ниже эмпирических данных и тех, что получены с использованием остальных моделей расчета.

6.5.1.4 Сравнение длины тела особей, переживших четыре зимовки

В возрасте четырех лет часть самок приступает к размножению впервые. Средняя длина тела самок 52,40 мм ($\min = 43,22$, $\max = 68,00$; $n = 122$), самцов 55,04 мм ($\min = 45,50$, $\max = 66,70$; $n = 53$). Количественную меру полового диморфизма $SSD = 1,050$ нельзя определить как положительную. Выявлено достоверное различие между средними значениями длины тела самцов и самок (таблица 37).

Среднее значение длины тела самок рассчитанное по аллометрической модели без поправки Райзера, равно 52,04 мм ($\min = 44,4$, $\max = 59,52$; $n = 177$), самцов – 52,96 ($\min = 45,50$, $\max = 58,60$; $n = 69$). Средние рассчитанные значения длины тела достоверно различаются между полами. Количественную меру полового диморфизма $SSD = 1,017$ нельзя определить как положительную.

Рассчитанное среднее значение длины тела по аллометрической модели с поправкой Райзера у самок 52,75 мм ($\min = 43,79$, $\max = 60,96$; $n = 59$), а у самцов 52,85 мм ($\min = 44,68$, $\max = 57,23$; $n = 19$). Средние рассчитанные значения длины

тела значимо не различаются между полами. Количественную меру полового диморфизма $SSD = 1.001$ нельзя определить как положительную.

Средняя длина тела самок по методу Даля равна 51,32 мм ($\min = 40,08$, $\max = 59,88$; $n = 59$), у самцов – 50,98 мм ($\min = 37,50$, $\max = 56,54$; $n = 19$). Различия средних значений длины тела самцов и самок не достоверны. Количественную меру полового диморфизма $SSD = 1,006$ нельзя определить как положительную.

У самок в возрасте 4-х лет достоверные отличия установлены между эмпирическими значениями длины тела и аллометрической модели с поправкой Райзера от значений, полученных по формуле Даля. Измеренная длина тела самцов в того же возраста значимо отличается от всех рассчитанных значений.

Таким образом, в возрасте 4-х лет все самцы и самки становятся половозрелыми и приступают к размножению. По эмпирическим данным к 4-ому году жизни разница в длине тела самцов и самок становится ещё больше в сравнении с 3-х летним возрастом.

Самцы и самки в возрасте пяти и более лет встречаются редко. После пятой зимовки значимые отличия длины тела у самок установлены между аллометрической моделью расчета с поправкой Райзера и без таковой. У самцов различий в длине тела между моделями расчета не установлено (таблица 38).

В популяции *R. arvalis* Свердловской области первое размножение происходит обычно после третьей или четвертой зимовки, что сходно с нашими данными, однако встречаются особи, впервые приступающие к размножению в возрасте 5-ти лет. Максимальная продолжительность жизни самок 11 – 12 лет, самцов 8 лет (Ищенко, 1999). По нашим данным продолжительность жизни в популяции *R. arvalis* Томска меньше. Популяция, обитающая в северной части Тюменской области, характеризуется продолжительностью жизни до 6 лет. Половозрелость у самцов перед второй зимовкой, у самок – третьей. В популяции на полуострове Ямал самки становятся половозрелыми только после 5-ой зимовки. Анализ данных из Среднего и Южного Урала показывает, что максимальный возраст, отмеченный у самок и самцов, 5 лет. В Челябинской области самцы и самки становятся половозрелыми перед второй зимовкой (Ищенко, 1999). По данным

С.М. Ляпкина (2009) минимальный возраст половой зрелости, равный 2-м годам, в отмеченных популяциях Московской, Минской, Брянской и Кировской областей. Возраст наступления половой зрелости у остромордой лягушки отличается между популяциями из разных мест обитания. Таким образом, можно заключить, что половозрелость самцов и самок томской популяции определяются условиями, в которых происходит рост и развитие лягушек до первого размножения.

Длина тела прямо отражает условия, в которых растет особь. Ранее нами установлено, что возраст наступления половой зрелости изменчив между популяциями. Схожая картина наблюдается и по показателям длины тела. Самки приступившие к размножению имеют длину тела: Свердловская область – 37 – 52 мм, в Тюменской области самки 42 мм, самцы 46 мм, на полуострова Ямал соответственно 44,8 и 50 мм (Ищенко, 1999). В популяции Брянска длина тела впервые размножающихся самок в возрасте 2-х лет равна 49,5 мм самцов – 53 мм, Минской области самки – 48,04, самцы 49,40 мм, Московской – самцы – 51,32 мм, Кировской – самки – 48,28 и самцов 47,36 мм (Ляпков, 2009). Установлено, что длина тела в момент первого размножения изменчива между популяциями, обитающими на разных территориях.

Таким образом, у самцов исследованной популяции установлен более интенсивный рост длины тела до возраста трех лет по эмпирическим данным и всем моделям расчета в сравнении с самками (рисунок 20, 21). Самцы томской популяции после полового созревания характеризуются уменьшением интенсивности приростов за год жизни до возраста пяти лет по эмпирическим данным и всем моделям расчета. У самок прослеживается схожая с самцами картина роста до полового созревания, однако после первого размножения самки снижают интенсивность приростов более длительный период времени т.е. характеризуются более длительным ростом на протяжении жизни по эмпирическим данным (таблица 39) и всем моделям расчета (рисунок 20,21).

Таблица 39 – Изменение годовых приростов (мм) длины тела *Rana arvalis* за год

Популяция	Пол	V1-2	V2-3	V3-4	V4-5	V5-6	V6-7	V7-8	V8-9
Томск	♀♀	13,23	7,85	3,98	2,16	1,19	1,42	0,35	2,83
	n	30	275	177	54	16	4	2	2
Томск	♂♂	10,27	8,85	3,38	1,74	2,04	2,08	0,47	
	n	13	211	68	17	5	1	1	

Примечание: V – период роста между возрастами.

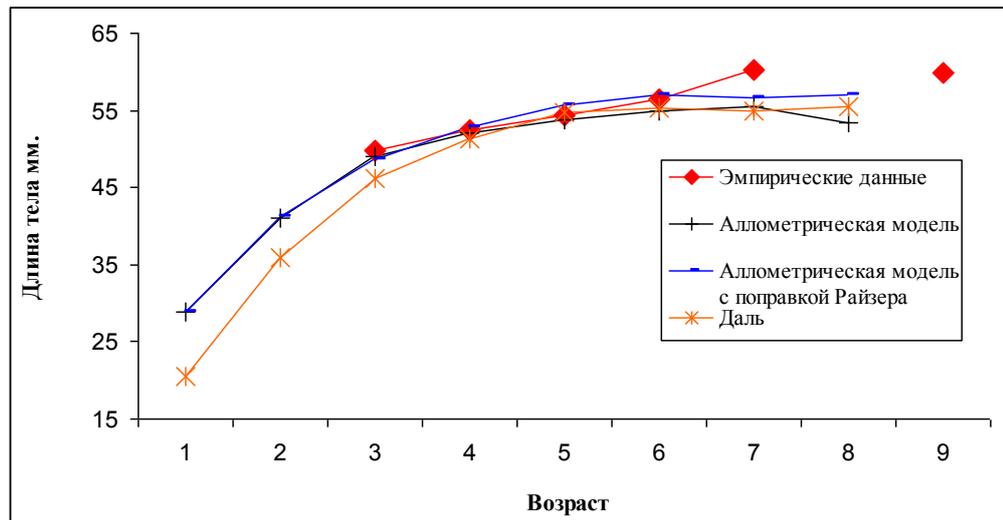


Рисунок 20 – Изменчивость с возрастом эмпирической и рассчитанной длины тела самок томской популяции остромордой лягушки, *Rana arvalis* (2009-2012 гг.)

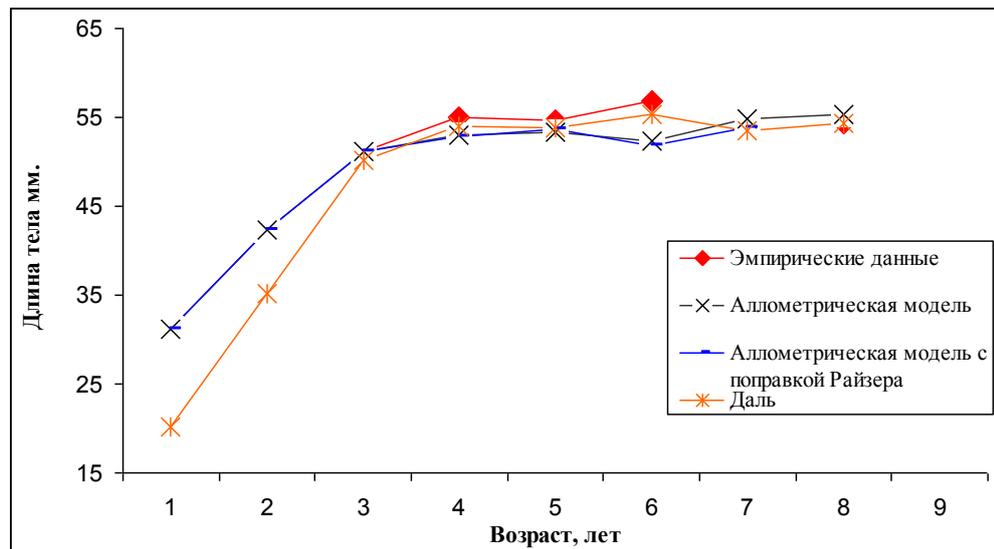


Рисунок 21 – Изменчивость с возрастом эмпирической и рассчитанной длины тела самцов томской популяции остромордой лягушки, *Rana arvalis* (2009-2012 гг.)

Глава 7. Внутри- и межпопуляционная изменчивость репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *R. arvalis*

По мере увеличения широты (или высоты) местообитаний в популяциях амфибий происходит увеличение средних размеров взрослых особей, среднего возраста первого размножения, а также размеров яиц и абсолютной плодовитости самок (Morrison, Negro, 2003). Вместе с тем, исследования последних 10 лет выявили многочисленные исключения, не подтверждающие выявленные ранее закономерности (Ляпков и др., 2008; Rasanen et al., 2008; Ляпков, 2012, 2013). Другое, еще более существенное несоответствие этим тенденциям состоит в том, что изменение среднепопуляционных размеров (Oromi et al., 2012) и возрастов (Zhang et al., 2012) взрослых амфибий происходит по-разному с увеличением высоты и широты местности.

У остромордой лягушки выявлена положительная корреляция плодовитости и размеров яиц с длиной тела, а также статистически значимая положительная аллометрия характера зависимости плодовитости от длины тела, причем как в центре европейской части России (Ляпков и др., 2006; Ляпков, 2008), так и в более южных (Ляпков и др., 2008) и в северо-восточных частях ареала (Ляпков и др., 2010; Волонцевич и др., 2011). Поэтому средняя плодовитость самок более северных популяций, характеризующихся сравнительно мелкими средними размерами (Ляпков, 2013), должна быть меньше в сравнении с более южными популяциями. Вместе с тем, различия между популяциями по относительным (т.е. не зависящим от размеров самок) величинам плодовитости и другим репродуктивным характеристикам остаются не исследованными. Кроме того, репродуктивные характеристики могут изменяться и внутри популяции, что обусловлено изменчивостью размеров и возрастов, а также неодинаковыми климатическими условиями в различные годы (Cummins, 1986; Lardner, Loman, 2003; Ляпков и др., 2006; Волонцевич и др., 2011).

Кроме неоднозначности взаимосвязи размеров самок с плодовитостью и размерами яиц, необходимость исследования ряда репродуктивных характеристик объясняется тем, что репродуктивные стратегии представляют собой компромисс

между преимуществами более раннего и более позднего достижения половой зрелости, а также между сравнительно высокой плодовитостью самки и сравнительно крупными размерами каждого ее потомка (Liao, Lu, 2011). Литературные данные по взаимосвязям репродуктивных характеристик остромордой лягушки подтверждают наличие таких компромиссов у этого вида (Rasanen et al., 2008; Волонцевич и др., 2011; Liao, Lu, 2011).

7.1 Внутрипопуляционные особенности изменчивости репродуктивных характеристик самок

7.1.1 «Брянская» популяция

Плодовитость самок брянской популяции остромордой лягушки варьирует в диапазоне от 194 до 2 996 яиц. Диаметр яйца – от 1,22 до 1,81 мм, значения менее 1,4 мм выявлены только у 2-летних самок. Репродуктивное усилие от 0,0051 до 0,0841, относительная масса кладки от 0,075 до 0,473.

С возрастом наблюдалось статистически значимое увеличение плодовитости и диаметра яйца, в интервале от 2 до 4 лет (таблица 40). Показатели вклада относительной массы кладки и репродуктивного усилия выявили такое же увеличение в возрасте от 2-х до 4-х лет. Согласно результатам дисперсионного анализа (таблица 41), влияние обоих факторов на каждую из репродуктивных характеристик (кроме фактора «годы» на диаметр яйца и фактора «возраст» на репродуктивное усилие) статистически значимо. Согласно результатам ковариационного анализа (таблица 41) влияние фактора «год» на все характеристики значимо, а фактора «возраст» – значимо только для диаметра яйца. При этом длина тела (коварианса) оказывала значимое влияние на все характеристики, кроме репродуктивного усилия. Это означает, что только влияние возрастных различий на диаметр яйца не может быть сведено к различиям в длине тела (Ляпков, Волонцевич, 2015).

Таблица 40 – Возрастной состав (%), средние значения (x) и изменчивость (коэффициент вариации CV, %) возраста, длины тела и репродуктивных характеристик самок различных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Возраст	%	Длина тела, мм			Плодовитость (F)		Диаметр яйца (D), мм		Репродуктивное усилие (E)		Относительная массам кладки (RC)	
			n	x	CV	x	CV	x	CV	x	CV	x	CV
Томск	3	35,0	97	49,80	8,05	1124	27,85	1,69	6,06	0,043	29,02	0,284	32,46
	4	44,0	122	52,34	6,89	1145	28,43	1,73	5,30	0,042	30,10	0,289	30,58
	5	14,1	39	54,45	6,62	1252	18,51	1,77	4,66	0,042	22,23	0,268	31,45
	6	5,4	15	56,51	5,27	1329	31,24	1,76	3,26	0,039	30,37	0,295	33,91
	7	0,7	2	60,26	10,26	2096	8,83	1,83	12,40	0,058	2,37	0,384	10,46
	9	0,7	2	59,84	3,05	1565	0,00	1,80	7,26	0,046	0,00	0,179	0,00
	Все	3,96	277	52,09	8,22	1173	28,08	1,73	5,67	0,042	28,60	0,285	31,41

Киров*	2	9,0	9	48,32	6,83	1063		1,66		0,037		0,305	
	3	53,0	53	49,21	7,75	847	39,03	1,62	5,45	0,031	32,88	0,298	20,20
	4	28,0	28	53,54	6,94	1111	32,04	1,71	5,53	0,037	27,37	0,339	7,55
	5	8,0	8	55,84	4,11	981	10,77	1,71	2,07	0,030	19,94	0,281	21,01
	6	2,0	2	57,18	0,63								
	все	3,41	112	51,24	8,55	960	34,27	1,67	5,82	0,033	29,75	0,312	19,64
Брянск	2	34,4	64	45,71	10,26	826	45,20	1,51	4,28	0,029	39,20	0,284	21,21
	3	46,2	86	52,06	8,39	1131	45,93	1,60	4,76	0,031	29,82	0,314	21,60
	4	16,1	30	58,47	9,76	1734	42,22	1,66	5,31	0,038	29,04	0,371	17,67
	5	3,2	6	62,83	8,74	1744	38,12	1,74	2,96	0,035	26,87	0,374	19,96
	все	2,88	232	51,55	12,28	1215	47,98	1,57	6,18	0,032	31,25	0,316	21,20

Примечание: в ячейках с заголовком "все" (в столбце "%") приведены средние значения возраста; * – по данным С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015)

Таблица 41 – Статистическая значимость влияния (р) межгодовых (фактор "год") и возрастных (фактор "возраст") различий на длину тела самок (L), плодовитость (F), диаметр яйца (D), репродуктивное усилие (E) и относительную массу кладки (RC)

Популяция	Схема анализа	ANOVA					ANCOVA			
	Признак Фактор	L	F	D	E	RC	F	D	E	RC
Томск	Год (1)	-	-	**	-	-	-	*	-	-
	Возраст (2)	**	-	**	-	-	-	*	-	-
	1×2	*	-	-	-	-	-	-	-	-
	L						**	**	-	-
Киров*	Год (1)	-	-	**	*	-	-	**	**	-
	Возраст (2)	**	-	*	-	-	-	-	-	-
	1×2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	L						**	-	-	-
Брянск	Год (1)	**	**	-	**	**	**	**	**	**
	Возраст (2)	**	**	**	-	**	-	*	-	-
	1×2	-	-	**	*	-	*	**	*	-
	L						**	**	-	**

Примечание: ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; - – $p > 0,05$, отсутствие обозначений – нет данных для сравнения. По результатам дисперсионного анализа (ANOVA) и ковариационного анализа (ANCOVA), коварианса – длина тела (L); * – по данным С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

Возрастание плодовитости по мере увеличения длины тела происходит быстрее (таблица 42), увеличения диаметра яйца. Скорректированные по длине тела средние значения плодовитости значимо увеличиваются в возрасте от 2-х до

4 лет (таблица 43). Статистически значимое увеличение размеров яйца по мере взросления выявлено у самок в возрасте от 2 до 3 лет. Возрастание относительной массы кладки и репродуктивного усилия по мере роста длины тела происходит медленнее в сравнении с увеличением плодовитости и диаметра яйца (таблица 42), однако наклон линии регрессии значимо отличается от нулевого. По мере взросления не происходит роста скорректированных по длине тела средних значений относительной массы кладки и репродуктивного усилия (таблица 43).

Таблица 42 – Параметры линейной регрессии ($Y=a+bL$) каждой из репродуктивных характеристик (Y) по длине тела (L) остромордой лягушки *Rana arvalis*

Характеристика	F		D		E		RC	
	a	b	a	b	a	b	a	b
Томск	-997.9	41.48	1.242	0.0093	0.0503	-0.00015	0.1997	0.00163
Киров*	-1935.6	56.40	1.143	0.0104	-0.0011	0.00066	0.0887	0.00436
Брянск	-2784.8	77.33	1.164	0.0079	-0.0034	0.00069	-0.0384	0.00686

Примечание: F – плодовитость (количество яиц в кладке), D – диаметр яйца, E – репродуктивное усилие, RC – относительная масса кладки, жирным шрифтом выделены значения b, статистически значимо отличающиеся от 0. * – по данным С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

Таблица 43 – Средние значения репродуктивных характеристик самок, скорректированные по длине тела, различных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Возраст	Плодовитость (F)			Диаметр яйца (D), мм			Репродуктивное усилие (E)			Относительная массам кладки (RC)		
		х	-95%	+95%	х	-95%	+95%	х	-95%	+95%	х	-95%	+95%
Томск	3	1357	1295	1419	1,72	1,70	1,74	0,045	0,043	0,047	0,301	0,285	0,317
	4	1257	1206	1309	1,74	1,72	1,75	0,042	0,041	0,044	0,298	0,285	0,311
	5	1196	1102	1290	1,77	1,74	1,79	0,042	0,039	0,045	0,266	0,243	0,290
	все	1107	1071	1142	1,72	1,71	1,73	0,042	0,041	0,043	0,285	0,276	0,293
Киров*	3	1174	1044	1304	1,66	1,62	1,69	0,033	0,029	0,037	0,323	0,290	0,355
	4	1162	991	1334	1,72	1,67	1,77	0,037	0,031	0,043	0,345	0,303	0,387
	5	928	671	1186	1,70	1,63	1,78	0,029	0,021	0,038	0,279	0,206	0,352
	все	951	868	1033	1,68	1,65	1,70	0,033	0,030	0,036	0,316	0,297	0,336

Брянск	3	1254	1198	1310	1,61	1,59	1,63	0,032	0,030	0,034	0,324	0,310	0,338
	4	1467	1370	1564	1,63	1,60	1,66	0,036	0,033	0,040	0,355	0,331	0,379
	5	1226	1014	1439	1,68	1,61	1,74	0,032	0,025	0,039	0,340	0,287	0,393
	все	1184	1149	1219	1,57	1,56	1,58	0,032	0,031	0,033	0,318	0,310	0,327

*Примечание:** - по данные С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

7.1.2 «Томская» популяция

Плодовитость у самок томской популяции остромордой лягушки варьирует в диапазоне от 272 до 2 292 яиц, диаметр яйца от 1,43 до 1,99 мм, репродуктивное усилие от 0,0109 до 0,0873, относительная масса кладки от 0,088 до 0,429. С возрастом наблюдалось увеличение диаметра яйца значимое в интервале от 3 до 4 лет (таблица 40). Однако плодовитость и показатели относительной массы кладки и репродуктивное усилие с возрастом не увеличивались. Согласно результатам дисперсионного анализа (таблица 41) влияние факторов «годы» и «возраст» статистически значимо только на диаметр яйца. Согласно результатам ковариационного анализа влияние обоих этих факторов на размеры яйца оставалось статистически значимым, а на плодовитость, относительную массу саамки и репродуктивное усилие незначимым. При этом длина тела оказывала статистически значимое влияние только на плодовитость и диаметр яйца. Это означает, что влияние возрастных различий на каждую из репродуктивных характеристик, кроме размеров яйца, сводится к различиям в длине тела.

Рост плодовитости по мере увеличения длины тела самок происходит медленнее, чем в брянской популяции, а диаметр яйца, наоборот, несколько быстрее. По мере увеличения длины тела не происходит роста относительной массы кладки и репродуктивного усилия: соответствующие коэффициенты *b* линейной регрессии не отличаются от нуля (таблица 42). Скорректированные по длине тела средние значения диаметра яйца увеличиваются в возрасте от 3 до 4 лет, а скорректированные по длине тела средние значения плодовитости, относительной массы кладки и репродуктивного усилия не изменяются с возрастом (таблица 43).

7.1.3 «Кировская» популяция

Плодовитость варьирует в диапазоне от 166 до 1 781 яиц, диаметр яйца – от 1,44 до 1,91 мм, репродуктивное усилие – от 0,0067 до 0,0549, относительная масса кладки варьирует от 0,119 до 0,412.

С возрастом наблюдалось увеличение диаметра яйца (статистически значимое – только в интервале от 3 до 5 лет). Плодовитость и показатели вклада в

репродукцию, то есть относительная масса кладки и репродуктивное усилие, с возрастом не увеличивались (таблица 40). Согласно результатам дисперсионного анализа (таблица 41), значимо влияние фактора «годы» на диаметр яйца и репродуктивное усилие и фактора «возраст» на диаметр яйца. Согласно результатам ковариационного анализа, влияние фактора «годы» на диаметр яйца и репродуктивное усилие оставалось значимым, а фактора «возраст» на все характеристики незначимо. При этом длина тела (коварианса) оказывала статистически значимое влияние только на плодовитость. Это означает, что влияние возрастных различий на репродуктивные характеристики сводится к различиям в длине тела, однако связь каждой из них (кроме плодовитости) с длиной тела остается слабой.

Увеличение плодовитости по мере увеличения длины тела происходит не так быстро, как в популяции Брянска (коэффициент b линейной регрессии – в таблице 40), увеличение диаметра яйца – несколько быстрее. Скорректированные по длине тела средние значения диаметра яйца увеличиваются в возрасте от 3 до 4 лет. Скорректированные по длине тела средние значения плодовитости, относительной массы кладки и репродуктивного усилия с возрастом не изменяются (таблица 43). По мере увеличения длины тела не происходит увеличение относительной массы кладки и репродуктивного усилия: соответствующие коэффициенты b линейной регрессии не отличаются от нуля (таблица 42) (Ляпков, Волонцевич, 2015).

7.2 Межпопуляционные сравнение репродуктивных характеристик

7.2.1 Сравнения по характеру изменения плодовитости, диаметра яйца и относительной массы кладки в зависимости от возраста и длины тела

7.2.1.1 Плодовитость

Для оценки межпопуляционных различий применяли схему двухфакторного дисперсионного анализа, с факторами «возраст» (градации: 3, 4 и 5 лет) и «популяция». Влияние обоих факторов, а также их взаимодействия статистически значимы (таблица 44). Последнее объясняется тем, что в каждой из популяций направление изменений средневозрастных значений плодовитости неодинаково

(таблица 40): в томской популяции плодовитость не увеличивалась по мере взросления до 6 лет, в брянской популяции увеличивалась, но только до возраста 4 лет. Средние значения плодовитости обеих популяций не различались между собой. Ковариационный анализ выявил статистически значимое влияние длины тела в качестве ковариансы (таблица 44). Скорректированное по длине тела среднее значение плодовитости брянской популяции *R. arvalis* больше, чем томской но, которые, в свою очередь, превосходили Кировскую популяцию. Таким образом, направленность межпопуляционных различий по скорректированным средним значениям плодовитости не совпадала с результатами сравнений средних значений. Возрастная динамика скорректированных по длине тела средних значений плодовитости сильно различалась между популяциями: в интервале от 3 до 5 лет эти значения уменьшались у самок популяций Томска, но оставались без изменений в популяции Брянска (таблица 45).

Таблица 44 – Влияние межпопуляционных и возрастных различий на репродуктивные характеристики остромордой лягушки *Rana arvalis*

Признак	Фактор	ANOVA			ANCOVA		
		d.f.	F-test	p	d.f.	F-test	p
L	Популяция (1)	5	31,1	0,000			
	Возраст (2)	2	181,8	0,000			
	1 × 2	10	15,2	0,000			
F	L (коварианса)	1			1	1054,2	0,000
	Популяция (1)	4	60,4	0,000	4	74,7	0,000
	Возраст (2)	2	45,7	0,000	2	1,6	0,203
	1 × 2	8	17,7	0,000	8	5,1	0,000
D	L (коварианса)	1			1	191,9	0,000
	Популяция (1)	4	26,7	0,000	4	40,9	0,000
	Возраст (2)	2	36,3	0,000	2	5,5	0,004
	1 × 2	8	2,3	0,019	8	3,20	0,001
E	L (коварианса)	1			1	46,1	0,000
	Популяция (1)	4	58,2	0,000	4	63,0	0,000
	Возраст (2)	2	5,6	0,004	2	1,8	0,165
	1 × 2	8	2,4	0,015	8	1,3	0,223
RC	L (коварианса)	1			1	30,3	0,000
	Популяция (1)	3	23,4	0,000	3	11,1	0,000
	Возраст (2)	2	5,7	0,003	2	2,8	0,062
	1 × 2	6	2,6	0,017	6	1,3	0,241

Примечание: L – длина тела особи, F – плодовитость (количество яиц в кладке), D – диаметр яйца, E – репродуктивное усилие, RC – относительная масса кладки, по результатам дисперсионного (ANOVA) и ковариационного (ANCOVA) анализов. F-test – F-критерий.

7.2.1.2 Диаметр яйца

Статистически значимое увеличение средневозрастных значений наблюдалось во всех популяциях, различия между популяциями также статистически значимы (таблица 40, 44). Максимальным средним значениям диаметра яйца характеризуется популяция Томска (таблица 40), что соответствует минимальной длительности сезона активности вида в данной части ареала. Средние значения диаметра яйца кировской популяции больше, чем у брянской популяции. Наклон линии регрессии диаметра яйца по длине тела в кировской томской популяциях, несколько больше, чем в южной популяции (таблица 42), однако корреляция диаметра яйца с длиной тела несколько выше в популяции Брянска (таблица 45).

Межпопуляционные различия по скорректированным по длине тела среднепопуляционным значениям диаметра яйца имеют такую же направленность и могут быть выражены еще сильнее. Отличия популяций Томска от популяции Кирова статистически значимы, отличия каждой из этих популяций от популяции Брянска – также (таблица 43). У трехлетних самок томской и кировской популяций, которые размножаются в этом возрасте впервые, относительные размеры яиц превышают таковые самок более южной популяции, многие из которых размножаются в этом возрасте во второй раз. У самок популяций Брянска первое размножение происходит в возрасте 2-х лет, при этом средние размеры яиц существенно мельче, чем у самок более старших возрастов (таблица 40).

Таблица 45 – Корреляции репродуктивных характеристик с возрастом и с длиной тела самок в пределах каждой из исследованных популяций

Репродуктивные характеристики Популяция	Возраст				Длина тела, мм			
	F	D	E	RC	F	D	E	RC
Томск	0.252	0.266	-0.012	-0.007	0.516	0.364	-0.0518	0.075
Киров*	0.213	0.419	0.040	0.091	0.771	0.486	0.287	0.275
Брянск	0.504	0.627	0.272	0.415	0.841	0.560	0.429	0.652

Примечание: F – плодовитость (количество яиц в кладке), D – диаметр яйца, E – репродуктивное усилие, RC – относительная масса кладки, жирным шрифтом выделены значения коэффициента корреляции Пирсона, статистически значимо отличающиеся от 0; * – по данные С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

7.2.1.3 Репродуктивное усилие и относительная масса кладки

На репродуктивное усилие статистически значимое влияние оказывали не только межпопуляционные, но и возрастные различия (таблица 40, 44), однако изменения средневозрастных значений не проявляли определенной направленности. С возрастом не наблюдалось также однотипных изменений репродуктивного усилия в различных популяциях, что соответствует статистически значимому влиянию взаимодействия факторов «популяция × возраст». Однако при учете влияния длины тела сохранялось значимым только влияние межпопуляционных различий, а влияния возрастных различий и взаимодействия двух факторов становились незначимыми (таблица 44). Максимальное среднепопуляционное значение репродуктивного усилия, превышавшее средние значения всех других популяций отмечено, у самок Томска (таблица 40, 46).

Таблица 46 – Сравнения средних значений репродуктивных характеристик самок всех возрастов различных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis*

Популяция	Томск	Киров	Брянск
2 года			
Томск			
Киров*			-
Брянск		-	
3 года			
Томск		**	**
Киров*	-		-
Брянск	**	-	
4 года			
Томск		-	-
Киров*	*		-
Брянск	**	-	
5 лет			
Томск		**	-
Киров*	-		-
Брянск	**	*	
Все возраста вместе			
Томск		**	**
Киров*	*		-
Брянск	**	-	

Примечание: выше диагонали – репродуктивное усилие, ниже – относительная масса кладки. * – $p < 0,01$; ** – $p < 0,05$; – $p > 0,05$, отсутствие обозначений – нет данных для сравнения; Киров* – данные С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

У самок популяций Брянска коэффициент наклона линии регрессии репродуктивного усилия по длине тела статистически значимо отличался от нуля и превышал значения такового самок Кирова и Томска. Корреляция репродуктивного усилия с длиной тела у самок популяций Брянска также статистически значима (таблица 45). При учете влияния длины тела межпопуляционные различия (максимум – в популяции Томска) в целом сохранялись. Выраженной возрастной динамики скорректированных средних в пределах каждой из популяций также не наблюдалось, различий между 3- и 4-летними самками не выявлено (таблица 43). Межпопуляционные и возрастные различия по относительной массе кладки, в целом, сходны с таковыми по репродуктивному усилию (таблица 40, 43). Согласно результатам ковариационного анализа статистически значимое влияние оказывают только межпопуляционные различия, но не возрастные изменения и не взаимодействие этих двух факторов (таблица 44). Популяция Томска характеризовалась минимальным скорректированным по длине тела средним значением относительной массы кладки и статистически значимо отличалась от каждой из остальных популяций (таблица 46). Отсутствие влияния возрастных различий проявлялось в том, что средние значения относительной массы кладки не изменялись в интервале между 3 и 4 годами (таблица 43).

Согласно полученным результатам и литературным данным (Ляпков и др., 2010), плодовитость самок остромордой лягушки по мере сокращения длительности сезона активности изменяется не направленно, достигая высоких среднепопуляционных значений как в южной, так и в северной части ареала. Согласно Бервену (Berven, 1982), созревание в раннем возрасте в южных популяциях (даже в ущерб увеличению плодовитости при первом размножении) объясняется высокой постметаморфозной смертностью, в том числе и после достижения половой зрелости, что делает невыгодным отсрочку первого размножения. Наши данные по возрастному составу самок остромордой лягушки указывают на высокую смертность по достижении половой зрелости, поэтому

предположение Бервена подходит для объяснения межпопуляционных различий в размерах и плодовитости остромордой лягушки.

Изменение среднепопуляционных значений размеров яиц имеет четко выраженную направленность: они увеличиваются по мере сокращения длительности сезона активности. На основе полученных результатов исследования размеров яиц эта тенденция не соответствует ненаправленному изменению среднепопуляционных значений размеров самок, но полностью совпадает с увеличением средних возрастов (Ляпков, Волонцевич, 2015).

Согласно предположению Бервена (Berven, 1982), первопричиной увеличения диаметра яйца в горных популяциях *R. sylvatica* является сильное воздействие отбора на размеры яиц при сравнительно высокой выживаемости по завершении метаморфоза. Поскольку увеличение плодовитости связано с более крупными размерами самок, в горных популяциях должна происходить отсрочка первого размножения на один год, в результате чего самки не только производят крупные яйца, но и сильно повышают плодовитость. Вместе с тем по мере приближения к северной границе ареала *R. sylvatica* наблюдается значительное уменьшение средних размеров половозрелых особей, несмотря на увеличение их среднего возраста. С этим связано уменьшение не только плодовитости, но и средних размеров яиц у самок северных популяций *R. sylvatica*, что совпадает с выявленным нами у остромордой лягушки снижением плодовитости, но не соответствует увеличению размеров яиц в северных популяциях, причем не только абсолютных значений, но и нормированных по длине тела. Снижение плодовитости может быть обусловлено также средовыми ограничениями (коротким сезоном активности) на величину ежегодных приростов длины тела, что подтверждается выявленным статистически значимым влиянием межгодовых различий на репродуктивные характеристики.

Величина репродуктивного усилия максимальна у самок южных популяций *R. arvalis* и уменьшается по мере сокращения сезона активности (Ляпков и др., 2010). Аналогичные результаты получены для *R. sylvatica* (Berven, 1982):

нормированный по длине тела объем кладки выше у самок равнинной популяции по сравнению с горной, несмотря на их сравнительно мелкие размеры.

Исследования, выполненные другими авторами на остромордой лягушке и других видах бесхвостых амфибий, в большинстве случаев выявляют положительную корреляцию репродуктивных характеристик с возрастом и длиной тела (таблица 45, 47). При наличии сопоставимых данных (Gibbons, McCarthy, 1986; Ischenko, 2005; Rasanen et al., 2008) подтверждается выявленная нами для остромордой лягушки тенденция более сильной зависимости всех характеристик, (кроме размеров яиц), от длины тела, чем от возраста. Вместе с тем, в большинстве публикаций рассмотрены взаимосвязи репродуктивных характеристик с размерами самок (но не с их возрастом), причем у большинства исследованных видов корреляция с плодовитостью сильнее, чем с размерами яиц (таблица 47).

Таблица 47 – Корреляции возраста и длины тела самок с репродуктивными характеристиками (по С.М. Ляпкову и Р.В. Волонцевичу, 2015 с сокращениями)

Вид	Популяция	Корреляция (R_s) возраста				Корреляция (R_s) длины тела				Корреляция(R_s) F и D	Источник
		F	D	E	RC	F	D	E	RC		
<i>Rana arvalis</i>	Талица, Свердловская обл., Россия	-0,221	0,336	-0,196	-0,163			- 0,234	-0,033		Ishchenko V.G., 2003
<i>R. arvalis</i>	Швеция, кислые водоемы	++	+			++	++			--	Rasanen K. et al., 2008
<i>R.arvalis</i>	Швеция, нейтральные водоемы	0	++			++	0			0	Rasanen K. et al., 2008
<i>R. temporaria</i>	Московская обл., Россия	0,280	0,380	-0,04	0,175	0,496	0,439	0,058	0,233	-0,058*	Ляпков С.М. и др.. 2002
<i>R.temporaria</i>	Ирландия	0,093	0,488		0,330	0,717	0,291		0,418	0,096*	Gibbons M.M et al., 1986

<i>R. temporaria</i>	Страна Басков, юго-запад Франции					0,580			0,390		Vignes J.C., 2010
<i>R. kukunoris</i>	Китай, Гималаи, 3450 над у.м.					0,730			0,240	0,420	Lu X. et al., 2008
<i>R. kukunoris</i>	Китай, Гималаи, 11 популяций от 2000 до 3450 над у.м.									0	Chen W et al., 2013
<i>R. kunyuensis</i>	юж. Китай, гора Kunyu					0,784					Chen W. et al., 2012

Примечание: приведены коэффициенты корреляции (жирным шрифтом отмечены статистически значимые значения), если в публикации они не приводятся – статистическая значимость и сила корреляции: «+++» - сильная положительная корреляция, «++» - слабая положительная корреляция, «--» - сильная отрицательная корреляция, «0» - отсутствие статистической значимости корреляции. «*» - статистически значимая отрицательная частная корреляция при исключении влияния длины тела.

7.3 Популяционные особенности взаимосвязей репродуктивных характеристик *R. arvalis*

7.3.1 Межпопуляционное сравнение по силе взаимосвязи плодовитости, диаметру яйца с относительной массой кладки и репродуктивным усилием

Выявлено более быстрое увеличение плодовитости и относительной массы кладки по мере увеличения размеров самок популяций Брянска. В сравнении с остальными популяциями это указывает на то, что в этой южной популяции вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален (Ляпков, Волонцевич, 2015). Подтверждением этому служит максимально высокая корреляция плодовитости с относительной массой кладки у самок брянской популяции (таблица 48).

Таблица 48 – Корреляции между репродуктивными характеристиками самок разных популяций *Rana arvalis*

Популяция	Репродуктивная характеристика	<i>F</i>	<i>D</i>	<i>RC</i>
Томск	<i>F</i>		0,144*	0,472**
	<i>D</i>	-0,083		0,124
	<i>RC</i>	0,509**	0,101	
Киров*	<i>F</i>		0,328*	0,554**
	<i>D</i>	0,006		0,191
	<i>RC</i>	0,509**	0,067	
Брянск	<i>F</i>		0,284**	0,784**
	<i>D</i>	-0,288**		0,369**
	<i>RC</i>	0,592**	0,064	

Примечание: *F* – плодовитость (количество яиц в кладке), *D* – диаметр яйца, *RC* – относительная масса кладки, коэффициент корреляции Пирсона (выше диагонали) и частная корреляция с учетом длины тела (ниже диагонали) * – $p < 0,01$; ** – $p < 0,05$; - – $p > 0,05$; Киров* – данные С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

Эта корреляция ненамного ниже и также статистически значима у самок остальных популяций. Кроме того, эта корреляция остается высокой и статистически значимой при исключении влияния длины тела, т.е. при вычислении частной корреляции между плодовитостью и относительной массой кладки (таблица 48).

Корреляции диаметра яйца и относительной массы кладки существенно ниже, чем корреляция плодовитости и относительной массы кладки у самок всех популяций, хотя статистически значимые значения выявлены в популяциях Кирова и Томска. Во всех популяциях эта корреляция становится ниже и статистически незначимой при исключении влияния длины тела, т.е. при вычислении частной корреляции между плодовитостью и относительной массой кладки (таблица 48).

Это указывает на существенное значение размеров самок при формировании вклада диаметра яйца в репродуктивное усилие. Таким образом, во всех исследованных популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие не связан непосредственно с размерами самок и больше вклада диаметра яйца. Вместе с тем наиболее слабое ограничение репродуктивного усилия (т.е. увеличение как плодовитости, так и диаметра яйца) длительностью сезона активности выявлено в брянской популяции. Высокая положительная корреляция длины тела с плодовитостью и диаметром яйца у самок этой популяции может быть следствием наличия в составе выборки двухлетних самок, характеризующихся очень низкими значениями плодовитости и диаметра яйца, а также длиной тела, близкой к минимальной (таблица 40).

7.3.2 Межпопуляционное сравнение по знаку и величине корреляции плодовитости и диаметра яйца

Общепринято считать, что величина и знак корреляции между плодовитостью и диаметром яйца отражают репродуктивную стратегию популяций с различной длительностью сезона активности. У самок брянской популяции эта корреляция положительная и сравнительно невысокая, но статистически значимая, томской

популяции – существенно ниже, хотя тоже значимая, у самок кировской популяции величина корреляции имеет максимальное значение (таблица 48).

При исключении влияния длины тела, то есть при вычислении частной корреляции между плодовитостью и диаметром яйца, во всех популяциях наблюдалось изменение величины и направленности этой взаимосвязи, кроме кировской популяции. При этом у самок брянской популяций эта частная корреляция слабая отрицательная и статистически значимая, а кировской популяции не отличается от нуля. Таким образом, в случае отсутствия ограничений длительностью сезона активности увеличение вклада в репродуктивное усилие возможно благодаря одновременному повышению плодовитости и увеличению размеров яиц. При наличии такого ограничения увеличение репродуктивного усилия, прежде всего за счет увеличения размеров яиц, у большинства самок делает невозможным одновременное его увеличение за счет плодовитости.

7.3.3 Межпопуляционное сравнение по силе различий совокупности репродуктивных характеристик впервые размножающихся самок с самками более старших возрастов

Выявленные в каждой из популяций сильные отличия впервые размножающихся самок младшего возраста от более старших возрастов по значениям плодовитости и диаметра яйца позволяют поставить задачу количественной оценки величины этих различий по совокупности всех исследуемых репродуктивных характеристик. С помощью дискриминантного анализа сравнивали каждую из возрастных групп самок (за исключением особей старше 5 лет, встречающихся сравнительно редко) в пределах каждой из популяций (таблица 49).

Таблица 49 – Количественная оценка различий между самками разных возрастов в пределах одной популяции *Rana arvalis*, по совокупности плодовитости, диаметра яйца и репродуктивного усилия

Популяция \ Сравнимые возраста	Сравнимые возраста				
	2- и 3- летние	2- и 4- летние	3- и 4- летние	3- и 5- летние	4- и 5- летние
Томск			0,43	2,16	0,69
Киров*			2,46	5,09	1,26
Брянск	2,51	9,94	2,68		

Примечание: в ячейках таблицы – расстояния по Махаланобису, статистически значимые различия ($p < 0,05$) выделены жирным шрифтом; * – данные С.М. Ляпкина и Р.В. Волонцевича (2015).

В популяции Брянска различия между 2-х и 3-х летними самками существенно слабее, чем между 2-х и 4-х летними, в то время как различия между 3-х и 4-х летними – такие же. Поскольку 3-х летние самки представлены размножающимися впервые и размножающимися во второй раз, наиболее сильные различия, связанные со своеобразием впервые размножающихся самок, следует ожидать между 2- и 4-летними, что и наблюдалось в действительности. Аналогичные возрастные различия выявлены и в популяциях Кирова и Томска, но поскольку возраст первого размножения составлял не 2, а 3 года, как у популяции Брянска, то наиболее сильные различия выявлены между 3-х и 5-ти летними самками (таблица 49).

Выявленная нами сильная положительная корреляция между размерами яиц и плодовитостью самок брянской популяции соответствует высоким значениям относительной массы кладки. Результаты лабораторного содержания самок *R. temporaria* из популяции юга Швеции (Lardner, Loman, 2003) подтверждают, что при достаточном количестве пищи происходит не только их рост, но и

одновременное увеличение размеров яиц и плодовитости. Однако в двух других популяциях травяной лягушки (Gibbons, McCarthy, 1986; Ляпков и др., 2002) выявлена статистически значимая отрицательная частная корреляция между размерами яиц и плодовитостью при исключении влияния длины тела.

Необходимость формировать более крупные яйца в популяциях *R. arvalis* из местообитаний с кислой водой в нерестовых водоемах ведет к отрицательной корреляции размеров и числа яиц в кладках самок таких популяций. У популяций из местообитаний со сходной длительностью сезона активности, но с водоемами, имеющими рН, близкую к нейтральной, корреляция между этими характеристиками не отличалась от нулевой (Rasanen et al., 2008). Исследования, выполненные на других видах бесхвостых амфибий (таблица 47), почти во всех случаях выявляют статистически значимую отрицательную корреляцию между размерами яиц и плодовитостью (исключение – высокогорная популяция бурой лягушки *R. kukunoris* (Lu et al., 2008)). Вероятно, это связано со сравнительно мелкими размерами взрослых особей исследованных видов (таблица 47).

На основании выявленных различий в величине коэффициентов корреляции репродуктивного усилия с плодовитостью и размерами яиц можно заключить, что в южных популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален, причем увеличение вклада в репродуктивное усилие происходит благодаря одновременному увеличению плодовитости и размеров яиц. Во всех исследованных нами популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие намного больше вклада размеров яиц. Исключение – сильное снижение не только размеров яиц, но и плодовитости, выявленное только у самых молодых впервые размножающихся самок, сходные результаты получены и на *R. sylvatica* (Berven, 1982).

Формирование альтернативных репродуктивных стратегий (мелкие яйца при высокой плодовитости или крупные яйца при сравнительно низкой плодовитости) в южной и северной популяциях может быть также связано с тем, что при длительном сезоне активности выгоднее мелкие размеры яиц, а при более коротком – крупные размеры яиц (Berven, 1982; Ляпков и др., 2009). Особо

следует отметить, что такое объяснение не является альтернативным по отношению к выявленному нами онтогенетическому механизму (сильная взаимосвязь длины тела с плодовитостью и возраста с размерами яиц) формирования этих репродуктивных характеристик (Ляпков, Волонцевич, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного изучения и сравнительного анализа внутри – и межпопуляционной изменчивости морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик географически удаленных популяций остромордой лягушки *R. arvalis* установлен ряд особенностей.

Выявлена внутривнутрипопуляционная изменчивость по морфометрическим признакам отделов передних, задних конечностей и головы остромордой лягушки. У самцов и самок с возрастом, начиная от момента первого размножения (брянская и томская популяции), выявлена динамика сокращения количества достоверно различающихся морфометрических признаков. Межпопуляционная изменчивость морфометрических признаков самцов и самок проявляется в значимых различиях отделов передних, задних конечностей и головы.

Между длиной тела и диаметром кости голени установлена значимая корреляционная связь: во всех исследованных популяциях вида большей шириной кости от момента первого размножения и на протяжении жизни обладают самцы, которые растут быстрее самок. Используемые математические модели вычисления длины тела *R. arvalis* по годовым линиям на поперечных срезах кости голени позволили оценить динамику сезонного прироста особей в постметаморфический период. По эмпирическим данным и математическим моделям расчета длины тела установлена сходная изменчивость роста у самцов и самок. Тренды внутривнутрипопуляционной изменчивости темпов роста особей трех исследованных популяций в ходе постметаморфического периода имеют сходную направленность. Наибольшие приросты у самцов и самок отмечены от 1-ой до завершения 3-й зимовки. Выявлено замедление роста животных после момента наступления половой зрелости.

Межпопуляционная изменчивость возрастной структуры остромордой лягушки зависит от продолжительности активного периода: с его увеличением в течение года в пределах ареала вида возраст наступления половой зрелости сокращается (брянская – 2, а томская и кемеровская популяции – 3–4 года).

Увеличение продолжительности жизни отмечено в направлении от брянской к кемеровской популяции. Половые различия возрастной структуры репродуктивной части популяции заключаются в более ранней половой зрелости самцов по сравнению с самками. С увеличением длительности сезона активности увеличивается средний размер самок при первом размножении в возрасте трех лет.

Направленность изменений средневозрастных значений плодовитости различна: в томской популяции плодовитость не увеличивается по мере взросления до возраста 6 лет, в брянской – увеличивается, но только до возраста 4 лет. Средние значения плодовитости исследованных популяций не различались между собой. Наблюдается статистически значимое увеличение средневозрастных значений диаметра яйца, а также выраженные межпопуляционные различия по данному показателю. Аналогичные значимые межпопуляционные различия выявлены для репродуктивного усилия, однако изменение средневозрастных значений не показало направленной изменчивости.

По итогам написания диссертационной работы можно сделать следующие

ВЫВОДЫ:

1. Половой диморфизм по большинству морфометрических признаков и их индексов у *R. arvalis* в юго-западной части ареала (брянская популяция) проявляется в возрасте двух, а юго-восточной части (томская популяция) – не менее трех лет, нивелируясь к 5 годам в обеих популяциях.
2. Анализ эмпирических данных по темпу роста кости голени и расчета длины тела с использованием математических моделей, показал наличие сходных тенденций роста: до наступления половой зрелости у самцов по сравнению с самками наблюдается более высокий темп линейного роста. По сравнению с самками диаметр голени самцов достоверно больше, причем в брянской популяции вида различия сохраняются до 4 лет, а в томской – до 6 лет.

3. Большинство самок томской популяции вида впервые размножаются в возрасте 4 лет, брянской популяции – в 3 года, что сочетается с меньшим периодом сезонной активности животных в юго-восточной части ареала.
4. Достоверный половой диморфизм по длине тела характерен для половозрелых особей брянской и томской популяций в возрасте 3 и 4 лет и отсутствует у особей более старших возрастов. Минимальные размеры длины тела зарегистрированы для объединенной выборки половозрелых особей брянской популяции, где у самцов и самок отмечен минимальный возраст наступления половой зрелости (2 – 3 года) среди изученных популяций вида.
5. Плодовитость и диаметра яйца в брянской популяции и диаметр яйца в томской популяции вида достоверно возрастают с увеличением размеров тела и возраста самок. В юго-западной популяции вида, по сравнению с юго-восточной, достоверно меньше возраст наступления половой зрелости, а средние размеры тела, плодовитость и относительная масса кладки самок увеличиваются, но при этом размеры яиц уменьшаются. Вклад плодовитости в репродуктивное усилие больше вклада размеров яиц в обеих популяциях.

Список литературы

1. Банников А.Г. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А.Г Банников . [и др.] – М.: Просвещение, 1977. – 415 с.
2. Боркин Л.Я. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма, окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала / Л.Я. Боркин, Н.Д. Тихенко // Экология и систематика амфибий. – Л.: 1979. – С. 18–55
3. Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: автореф. дис. ...д-ра биол. наук / В.Л. Вершинин. – Екатеринбург, 1997. – 24 с.
4. Волонцевич Р.В. Географическая и внутрипопуляционная изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки (*Rana arvalis*) / Р.В. Волонцевич, С.М. Ляпков, В.Н. Куранова // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2011. – № 3. – С. 13–27.
5. Гаранин В.И. Программа изучения амфибий и рептилий в заповедниках / В.И.Гаранин, И.С. Даревский // Амфибии и рептилии заповедных территорий. – М.: 1987. – С. 5–8.
6. Гаранин В.И. Методы изучения амфибий в заповедниках / В.И. Гаранин, И.М. Панченко // Амфибии и рептилии заповедных территорий – М.: 1987. – С. 8 – 24.
7. Гаранин В.И. Фенология, сезонная и суточная активность / Гаранин В.И., Ушаков В.А, Щербак Н.Н. // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся – Киев, 1989. – С. 117–120.
8. Гатиятуллина Э.З. Рост и развитие личинок остромордой лягушки в условиях техногенного ландшафта // Вопросы герпетологии. Седьмая

- Всесоюзная герпетологическая конференция: Автореф. докл. Киев, 26-29 сентября 1989 г. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 57-58.
9. Глотов Н.В. Биометрия: Учеб. Пособие / Н.В. Глотов [и др.]; под ред. М.М. Тихомировой – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. – 264 с.
 10. Даревский И.С. Методы изучения рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. – М., 1987. – С. 25–32.
 11. Дунаев Е.А. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель / Е.А Дунаев, В.Ф. Орлова – М.: Фитон+, 2012 . – 320 с.
 12. Западная Сибирь / Под ред. Г.Д. Рихтера – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 489 с.
 13. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / Н.Б. Ананьева [и др.] – М.: АБФ, 1998. – 576 с.
 14. Ибрагимова Д.В. Особенности распространения и динамики численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в городе Сургуте / Д.В. Ибрагимова, В.П. Стариков // Вестн. КрасГАУ. – 2012. – Вып. 5. – С. 211–216.
 15. Ибрагимова Д.В. Биотопическое распространение и численность амфибий г. Сургута / Д.В. Ибрагимова, В.П. Стариков // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: Мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. Нижний Тагил, 1 - 5 марта 2010 г. – Нижний Тагил, 2010. – Ч.1. – С. 250–255
 16. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР / В.Г. Ищенко. – М.: Наука, 1978. – 148 с.
 17. Ищенко В.Г. Экологические механизмы обеспечения стабильности популяции амфибий // Экология. – 1989. – №2. – С. 12–19.

18. Ищенко В. Г. Популяционная экология амфибий // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. – М.: Наука 1991. – С. 77–92.
19. Ищенко В. Г. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий // Экология популяций. — М.: Наука, 1991а. – С. 114–128.
20. Ищенко В. Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. ...д-ра. биол. наук / В.Г. Ищенко. – СПб., 1999. – 64 с.
21. Ищенко В.Г. Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы // Вопросы герпетологии Материалы Третьего съезда Герпетологического общества А.М. Никольского. Пушино-на-Оке, 9-13 октября 2006 г. – СПб.: Зоол. ин-т РАН 2008. – С. 151–169.
22. Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки // В.Г. Ищенко, А.В. Леденцов / Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных– Свердловск: УНЦ АН СССР. 1987. – С. 40–51.
23. Кабардина Ю.А. Формирование полового диморфизма в процессе постметаморфозного роста и адаптивное значение диморфных морфометрических признаков у травяной лягушки / Ю.А. Кабардина, С.М. Ляпков // Труды Звенигородской Биологической Станции. – М., 2001. – Т.3. – С. 184–201.
24. Кабардина Ю.А. Формирование межвидовых различий по морфометрическим признакам травяной, *Rana temporaria*, и остромордой, *R. arvalis*, лягушек // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81. – №2. – С. 221–233.

25. Кабардина Ю.А. Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек (*Rana temporaria* L., *Rana arvalis* Nilss.): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.А.Кабардина. – М.; 2004. – 24 с.
26. Камкина И.Н. Популяции земноводных в городе Нижнем Тагиле// Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – Пущино – Москва: МГУ, 2001. – С. 115–117
27. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих / Г.А. Клевезаль. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 283 с.
28. Клейненберг С.Е., Смирин Э.М. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. – 1969. – Т.48. – № 7. – С. 1090–1094.
29. Климат Томска /Л. И. Трифонова [и др.]; под ред. С. Д. Кошинского. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 175 с.
30. Косова Л.В. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси / Л.В. Косова [и др.] Зоол. ж. – 1992 – Т. 71. Вып. 4. – С. 34–44.
31. Косова Л.В. Анализ морфометрической и фенетической структуры популяций амфибий рода *Rana* в Беларуси: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.В. Косова. – Минск, 1996. – 20 с.
32. Коцержинская И.Н. Амфибии и рептилии заповедника «Брянский лес» // Фауна позвоночных животных заповедника «Брянский лес» (миноги, рыбы, амфибии, рептилии). – Брянск, 2008. – С. 39–49.
33. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР / С.Л. Кузьмин – М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. – 298 с.

34. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР / С.Л. Кузьмин – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
35. Кузьменко Т.В. Сравнительная характеристика видового состава, роста и развития личинок амфибий некоторых водоемов в районе заповедника «Брянский лес» / Т.В. Кузьменко, С.Н. Лысенков, М.Д. Чистополова // Сборник студенческих самостоятельных работ, выполненных на летней практике по зоологии позвоночных, на Звенигородской биологической станции в 2003 г.– М., 2005. – Вып. 3 – С. 117–130.
36. Куранова В.Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.Н. Куранова – Томск, 1998. – 24 с.
37. Куранова В.Н. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пущино – Москва: МГУ, 2001. – С.147–149.
38. Лада Г.А. Методы исследования земноводных: научно – методическое пособие / Г.А. Лада, А.С. Соколов – Тамбов, 1999. – 75 с.
39. Лада Г.А. Бесхвостые земноводные (Anura) Русской равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны: дис. ... д-ра биол. наук / Г.А. Лада. – Казань, 2012. – 201 с.
40. Леденцов А.В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.В. Леденцов – Свердловск, 1990. – 18 с.
41. Леденцов А. В. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в различных частях ареала / А.В. Леденцов, В.Г. Ищенко // Вид

- и его продуктивность в ареале. Вопросы герпетологии. – Свердловск: 1984. – Ч. 5. – С. 26–27.
42. Ляпков С.М. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. 1997. – Т.76. – №3. – С. 356–363.
43. Ляпков С.М. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) / С. М. Ляпков, М.Б. Корнилова, А.С. Северцов // Зоол. журн. 2002. – Т. 81. – № 10. – С. 1251–1259.
44. Ляпков С.М. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 1. Динамика репродуктивного усилия и его компонент / С.М. Ляпков, В.Г. Черданцев, Е.М. Черданцева // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80. – № 4 – С. 438–446.
45. Ляпков С.М. Долговременное стационарное изучение демографических и репродуктивных характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Труды Звенигородской биологической станции. М., 2005. – Т. 4. – С. 170–187.
46. Ляпков С.М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией / С.М. Ляпков, В.Г. Черданцев, Е.М. Черданцева // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, Вып. 9. – С. 1128–1142.
47. Ляпков С.М. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза / С.М. Ляпков, В.Г. Черданцев, Е.М. Черданцева // Зоол. журн. – 2007а. – Т. 86, Вып. 4. – С. 475–491.
48. Ляпков С.М. Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у

- Rana temporaria* и *R. arvalis* / С.М. Ляпков, М.Б. Корнилова // Научный вестник Ужгородского национального университета. Серия Біологія – 2007. – Вып. 21. – С. 63–70.
49. Ляпков С.М. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) / С.М. Ляпков, В.Г. Черданцев, Е.М. Черданцева // Журн. общ. биол. – 2008. – №1. – С. 25–43.
50. Ляпков С.М. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек / С.М. Ляпков [и др.] // Современная герпетология. – 2009. – Т. 9, Вып. 3/4. – С. 103–121.
51. Ляпков С.М. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала / С.М. Ляпков [и др.] // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах – Алматы : АСБК–СОПК, 2010. – С. 150–165.
52. Ляпков С.М. Географическая изменчивость и структура внутривидовой изменчивости характеристик жизненного цикла и морфологических признаков завершивших метаморфоз травяных лягушек (*Amphibia; Anura*) / С.М. Ляпков [и др.] // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2011. – №3. – С. 84–98.
53. Ляпков С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. – 2012. – №2 (2). – С. 21–43.
54. Ляпков С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирования и закономерности проявления // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2013. – № 4. – С. 64–86.

55. Ляпков С.М. Внутрипопуляционная изменчивость и половые различия возрастного состава и длины тела остромордой лягушки популяции брянского леса / С.М. Ляпков, Р.В. Волонцевич // Вестник Тамбовского университета. Естественные науки. – 2013 – Т. 18, Вып. 6-1. – С. 3038–3041
56. Ляпков С.М. Формирование географической изменчивости размеров и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 / С.М. Ляпков, Р.В. Волонцевич // Вестник Томского гос. у-та. Биология. – 2015. – №1 (29). – С. 113–154.
57. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майер – М.: Мир, 1968. – 597 с.
58. Матковский А.В. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии / А.В. Матковский, С.М. Ляпков, В.П. Стариков // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, Вып. 3/4 . – С. 155–168
59. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
60. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум – М.: Мир, 1975. – 740 с.
61. Орлова В.Ф. Природа России: Жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся / В.Ф. Орлова, Д.В. Семенов – М.: АСТ, 1999. – 480 с.
62. Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии / М.М. Пикулик – Мн.: Наука и техника, 1985. – 191 с.
63. Равкин Ю.С. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие, и земноводные) / Ю.С. Равкин, И.В. Лукьянов – Новосибирск: Наука, 1976. – 183 с.

64. Равкин Ю.С. Численность, распространение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях / Ю.С. Равкин [и др.] // Амфибии и рептилии в Западной Сибири –Новосибирск, 2003. – С. 5–21.
65. Равкин Ю.С. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) / Ю.С. Равкин [и др.] // Сибирский экологический журнал, 2005. – №3. – С. 427–433.
66. Равкин Ю.С. Северо-восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас) // Ю.С. Равкин [и др.] – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – 154 с.
67. Реброва О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA / О.Ю. Реброва – М.: Изд-во Медиа Сфера, 2002. – 305 с.
68. Ручин А.Б. Биология остромордой лягушки *Rana arvalis* в Мордовии. Сообщение 2. Размножение активность и питание // А.Б. Ручин [и др.] // Биологические науки Казахстана. – 2008. – №2. – С. 24–33.
69. Скалон Н.В. Земноводные и пресмыкающиеся Кемеровской области: учебно - методическое пособие и справочник определитель для преподавателей, учащихся и студентов / Н.В. Скалон. – Кемерово: Скиф, 2005. – 128 с.
70. Смирин Э.М. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. – 1972. – Т. 51. – №10. – С. 1529–1534.
71. Смирин Э.М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. – 1974. – Т. 53, Вып.1. – С. 111–120.

72. Смирин Э.М. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. – 1983. – Т. 62, Вып. 3. – С. 437–444.
73. Смирин Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. – Киев, 1989. – С. 144–153.
74. Стариков В.П., Особенности экологии амфибий северной тайги Западной Сибири (природный парк Сибирские Увалы) / В.П. Стариков, А.В. Матковский // Эколого-географические исследования восточной части Сибирских Увалов. Сб. науч. ст. / Отв. Ред. С.Е. Коркина. – Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. Гуманит. Ун-та, 2009. – Вып. 4 – С. 115–131.
75. Строилов М.В. Изменчивость остромордых лягушек (*Rana arvalis*) из Харьковской области по относительным размерам ног и головы // Вопросы герпетологии. – Пушино-на-Оке – Москва: Зоол. ин-т РАН 2008. – С. 384–389.
76. Тарашук С.В. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоол. – 1984. – № 5. – С. 80–82.
77. Тарашук С.В. Схема морфометрической обработки представителей семейства Настоящие лягушки (*Ranidae*) // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. – Киев, 1989. – С. 72–73.
78. Терентьев П.В. Лягушка / П.В. Терентьев. – М.: Сов. Наука, 1950. – 345 с.
79. Фауна позвоночных животных заповедника «Брянский лес» (миноги, рыбы, амфибии, рептилии). – Брянск, 2008. – 50 с.
80. Хандогий А.В. Состояние численности модельных видов земноводных оцененное по числу кладок икры в водоемах Минска / А.В.

- Хандогий, О.И. Миксюк // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского.– Пущино – Москва: МГУ, 2001. – С. 315–317.
81. Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. / А.А. Халафян 3-е изд. – М.: ООО «Бином – пресс», 2007. – 512 с.
82. Черданцев В.Г. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки *Rana arvalis* / В.Г. Черданцев, С.М. Ляпков, Е.М. Черданцева // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76, Вып. 2. – С.187–198.
83. Чернышова О.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Новосибирской и Томской областей / Чернышова О.Н. [и др.] – Новосибирск, 2002. – 51 с.
84. Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы) // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, Вып. 10. – С. 10–13.
85. Шварц С.С. Пути приспособлен наземных позвоночных к условиям существования в субарктике. Т. 3. Земноводные / С.С. Шварц, В.Г. Ищенко //Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. – 1971ЭРиЖ УФАН СССР. – 1971. Вып. 79. – 58 с.
86. Шилов И.А. Экология / И.А. Шилов – М.: Высшая школа, 1997. – 512 с.
87. Щепина Н.А. Земноводные Бурятии / Н.А. Щепина [и др.] – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2010. – 148 с.
88. Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат / Н.Н Щербак, М.И Щербань. – Киев: Наукова думка, 1980. – 268 с.
89. Щупак Е.Л. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. – Свердловск, 1985. – С. 22–35.

90. Щупак Е.Л. Внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки / Е.Л. Щупак, Э.З. Гитиятуллина // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. – Свердловск, 1987. – С. 50–58.
91. Эпова Л.А. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) / Л.А. Эпова, В.Н. Куранова, С.Г. Бабина // Вестник Томского государственного университета. Серия Биология. – 2013. – №4 (24). – С. 77–97.
92. Augert D., Joly P. Plasticity of age at maturity between two neighboring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian Journal of Zoology. – 1993. – Vol. 71. – P. 26–33.
93. Berger L., Rybacki M., Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland // Alytes. – 1993. – Vol. 11. – N. 1. – P. 17–24.
94. Cvetkovic D Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* / Cvetkovic D, Tomasevic, N.G., Ficetola F., Crnobrnja-Isailovic J, Miaud C. // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2008 – Vol.46. – P. 171–180.
95. Berven K.A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // Evolution. – 1982. – Vol. 36. – № 5. – P. 962–983.
96. Cano J.M Population differentiation in G matrix structure due to natural selection in *Rana temporaria* // Cano J.M., Laurila A., Palo J., Merilä J. // Evolution. – 2004. – 58. – N 9. – P. 2013–2020.

97. Castanet I., Smirina E. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // *Amphibia Reptilia*. 1990. – Vol. 6. – P. 117–132.
98. Chen W., Wu Q.W., Su Z.X., Lu X. Age, body size and clutch size of *Rana kunyuensis*, a subtropical frog native to China // *Herp. J.* 2012. – Vol.22. – P. 203–206. Chen W. Maternal investment increases with altitude in a frog on the Tibetan Plateau // Chen W., Tang Z.H., Fan X.G., Wang Y., Pike D.A. // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2013. – Vol. 26. – №12. – P. 2710 – 2715.
99. Cummins C.P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* // *Journal of Animal Ecology*. – 1986. – Vol.55. – № 2. – P. 303–316.
100. Gibbons M.M., McCarthy. Age determination of frogs and toads (Amphibia, Anura) from Northwestern Europe // *Zool. Scripta*. – 1983. – Vol. 12. – P. 145–151.
101. Gibbons M.M., McCarthy T.K. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age // *Journal of Zoology*. – 1986. – Vol. 209. – № 4. – P. 579–593.
102. Glandt D. *Der Moorfrosch*.- Bielefeld, Laurenti. – 2006. – 160 p.
103. Hamer A.S., Mahony M. J. Life history of an endangered amphibian challenges the declining species paradigm / *Australian Journal of Zoology* – 2007. – Vol. 55 P. 79–88.
104. Hartung H.J. Untersuchungen zur terrestrischen Biologie von Population des Moorfrosches (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) unter besonderer Berücksichtigung der Jahresmobilität. Dissertation. – Hamburg, 1991. – 139 p.
105. Hedengren I. Selection of body size, arm length and colour in male and female moor frogs (*Rana arvalis*). Master Sc. Thesis. – University Stockholm, 1987. – 31 p.

106. Hemelaar A. S. M. Demographic study on *Bufo bufo* L. (Anura, Amphibia) from different climates, by means of skeletochronology. PhD thesis. – University of Nijmegen. – 1986
107. Hemelaar A. S. M. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its application to populations from different latitudes and altitudes // *Amphibia Reptilia*. – 1985. – Vol.6. – P. 323–341
108. Ishchenko V.G. The measurement of reproductive effort in amphibians // *Russian J. Herpetology*. – 2003. – Vol.10. – № 3. – P. 207–212.
109. Ishchenko V.G. Growth of brown frogs of fauna of Russia: some problems of study of growth in amphibians // Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.), *Herpetologia Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol.*, August 16, 2003, St. Petersburg. // *Russ. J. Herpetol.* 2005. – Supplemen. 12. – P. 15–57.
110. Kauri H. Die Rassenbildung bei europäischen *Rana*-Arten und die Gültigkeit der Klimaregeln // *Ann. Soc. Tart. ad res nat. invest. const. Lund. Ser. nova 2*. – 1959. – P. 1–172.
111. Lardner B., Loman J. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // *Oecologia*. – 2003. – Vol.137. – № 4. – P. 541–546.
112. Laurila A. Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations// Laurila A., Karttunen S., Merilä J.// *Evolution*. – 2002. – Vol. 56. – P. 617–627.
113. Leclair, R. Jr, Laurin, G. Growth and body size in populations of mink frogs *Rana septentrionalis* from two latitudes. – *Ecography*. – 1996. – Vol. 19. P. 296–304.

114. Licht L.E. Comparative life history features of the western spotted frog, *Rana pretiosa*, from low- and high-elevation populations // Can. J. Zool. – 1975. – Vol. 53. – P. 1254–1257.
115. Loman J. Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilsson and *R. temporaria* L. in South Sweden // Ekologia Polska. – 1978. – Vol. 26. – N 2. – P.287–296.
116. Lu X. Reproductive ecology of *Rana kukunoris* Nikolskii, 1918, a high-altitude frog native to the Tibetan Plateau// Lu X., Zeng X., Du B., Nie C. // Herpetozoa. – 2008. – Vol. 21. – № 1/2. – P. 67–77.
117. Lyapkov S.M. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl., 2008. – Vol. 13. – P. 113–120.
118. Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. Validity of Back-calculation Methods of Body Size from I Phalangeal Bones: An Assesment Using Data for *Rana japonica* Current Herpetology 19(2) 2000 p. 81–89
119. Monnet J.-M., Cherry M.I. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. R. Soc. Lond. Ser. – 2002. – Vol. 269. – P. 2301–2307.
120. Morrison C., Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review // Journal of Animal Ecology. – 2003. – 72. – P. 270–279.
121. Oromi N. Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in natterjack toads (*Bufo calamita*) // Oromi N., Sanuy D., Sinsch U. // Zoology. – 2012. – Vol.115. – № 1. – P. 30–37.
122. Pintar M. Zur Bionomie von Anuren aus Lebensraeumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau) // Folia Zoologica. – 1984. – Vol. 33. – P. 263–276.
123. Pobjljšaj K. Distribution and status of the moorfrog in Slovenia // Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842 // Pobjljšaj K., Cipot M., Lešnik A.

Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. / Zeitschrift für Feldherpetologie
Suppl. – 2008. – Vol. 13. – P. 317–328.

124. Rasanen K. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*// Rasanen K., Soderman F., Laurila A., Merila J. // Ecology. – 2008. – Vol. 89. – № 9. – P. 2553–2562.
125. Reist J.D. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // Can. J. Zool. – 1985. – V.63. – P. 1429–1439.
126. Roitberg E.S., Smirina E. M. Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): between-year and interlocality variation // Mainland and Insular Lacertid Lizards: A Mediterranean Perspective. – 2006. – P. 175–188.
127. Ryser J. Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grassfrosch – Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz // Zool. Anzeiger. – 1986. – Bd. 217. – P. 234–251.
128. Ryser J. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // J. Zool. – 1988. – 216. – P. 673–685.
129. Ryser J. Comparative life histories of a low- and high-elevation population of the common frog *Rana temporaria* // Amphibia-Reptilia. – 1996. – Vol. 17. P. 183–195.
130. Tsiora A., Kyriakopoulou-Sklavounou P. A. Skeletochronological study of age and growth in relation to adult size in the water frog *Rana epeirotica* // Zoology – 2002. – P. 55–60.
131. Vignes J.C. Caracteristiques biologiques de la reproduction de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*) dans une population a l'extreme sud-ouest de la France // Munibe. -2010. – № 58. – P. 131–148.

132. Zhang L., Lu X. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2012. – Vol. 106. – № 3. – P. 623–632.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Протокол изготовления временных препаратов поперечных срезов кости голени остромордой лягушки *R. arvalis* для определения возраста (по методике Э.М. Смириной, 1972)

1. Декальцинация

- Соляная кислота 5%: 20-60 мин.

Очищенные от мягких тканей кости погружали в раствор соляной кислоты. Декальцинацию считали законченной, когда кость становилась эластичной на изгиб

2. Промывка

- Проточная вода: 6-12 часов

После завершения декальцинации производили промывку кости от остатков кислоты.

3. Резка кости

- Микротом санный МС-2
- Охладитель лабораторный ОЛ – 30 ИМП
- Толщина срезов 25 мк.
- Дистиллированная вода

Срезы снимались с ножа тонкой волосяной кисточкой и погружались в каплю дистиллированной воды на предметном стекле.

4. Окраска полученных срезов

- Кислый гематоксилин Эрлиха

С предметного стекла убирали дистиллированную воду и наносили гематоксилин Эрлиха. Продолжительность окрашивания зависит от качества краски, что определялось опытным путем и размером исследуемых срезов.

5. Промывка

- Дистиллированная вода

Фильтровальной бумагой убирали краску и наносили каплю дистиллированной воды. Операцию повторяли до тех пор, пока вода не становилась прозрачной.

6. Проводка через глицерин

- Раствор глицерина 30%: 5-8 часов
- Глицерин 98%

В методических руководствах рекомендуют использовать растворы глицерина трех возрастающих концентраций (25, 50 и 75 %); растворы наносят на три предметных стекла (Смирина, 1989; Лада, Соколов, 1999).

После нарезки, окраски и промывки на срезы наносили 30% глицерин так, чтобы срезы были погружены в него полностью, выдерживали 5 – 8 часов, после чего погружали в 100% глицерин, расправляли свернувшиеся срезы накрывали покровным стеклом. Срезы считались готовыми для подсчета линий склеивания.