

(It) and the absolute body temperature optimum (AO). These indicators can unify thermobiological research and make the data obtained by different herpetologists comparable. The values of It and AO for 14 species of reptiles of the Volga Basin are shown. The regularities in It and AO are found: moderate positive corre-

lation between the AO and the outside temperature, the negative relation of AO and It, a strong negative correlation between it and the outside temperature.

Key words: thermoadaptation index; absolute optimum; reptiles; Volga Basin.

УДК 597.828

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА И ДЛИНЫ ТЕЛА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ ПОПУЛЯЦИИ БРЯНСКОГО ЛЕСА

© С.М. Ляпков, Р.В. Волонцевич

Ключевые слова: внутрипопуляционная изменчивость; половые различия; возрастной состав; длина тела; остромордая лягушка.

В результате многолетнего исследования длины тела и возрастного состава половозрелых особей остромордой лягушки популяции Брянского леса не было выявлено половых различий в величине изменчивости возраста. У обоих полов наблюдались как межгодовые, так и межгенерационные изменения длины тела. Длина тела в популяции Брянского леса изменяется согласно правилу Ренша: она более вариабельна у самок (характеризующихся в среднем меньшими размерами, чем самцы), и по мере увеличения среднегодовых значений половые различия ослабевают и становятся недостоверными.

ВВЕДЕНИЕ

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 особей более крупного пола. При этом приводят данные, согласно которым самки в среднем обычно крупнее самцов и старше них [12]. Однако предложенное объяснение не учитывает случаи несоответствия более крупных размеров данного пола большему возрасту, а также существование половых различий темпов роста.

Остромордая лягушка (*Rana arvalis*) – один из широкоареальных видов амфибий, у которого наиболее полно исследованы популяционная экология и особенности жизненного цикла. Но лишь сравнительно недавно было показано, что не только выраженность, но и направленность размерного полового диморфизма у этого вида подвержены географической изменчивости (обзор: см. [2, 11]). Вместе с тем результаты многолетнего исследования популяций центральной и северо-восточной частей ареала указывают на высокий уровень внутрипопуляционной изменчивости возрастного состава и размеров половозрелых особей этого вида [1, 4]. В связи с этим задачами данной работы было: а) выявление межгодовой изменчивости и половых различий в возрастном составе и б) выявление половых различий средневозрастных и средних размеров у по-

ловозрелых особей одной популяции остромордой лягушки в более южной части ее ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Половозрелых особей остромордой лягушки отлавливали во время размножения в нерестовых водоемах или вблизи них в Брянской области (охранная зона заповедника «Брянский лес», вблизи дер. Чухрай, 52°27' N; 33°53' E) в период с 2001 по 2012 гг. У всех отловленных особей измеряли длину тела, позднее определяли возраст методом скелетохронологии. Для этого из середины диафиза голени изготавливали поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха. Далее определяли число зимовок, подсчитывая количество линий склеивания в ростовых слоях, которые исследовали на срезах с помощью светового микроскопа. Для определения числа резорбированных линий склеивания диаметр костномозговой полости на срезах сопоставляли с минимальным и максимальным значениями наружного диаметра срезов голени особей, недавно завершивших первую зимовку. По данным возраста и года отлова определяли год рождения каждой особи. Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.). Более подробное описание применявшихся схем дисперсионного анализа дано в разделе «Результаты». Достоверность различий среднегодовых и среднегенерационных значений оценивали с помощью множественных сравнений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Половые различия в возрастном составе и длине тела. Относительно высокая доля особей размножается

Таблица 1

Возрастное распределение и средние значения длины тела (L , мм), соответствующие каждому из возрастов самок (♀) и самцов (♂)

Пол	♀			♂		
	n	%	L , мм	n	%	L , мм
2	64	34,4	45,71	50	24,3	49,88
3	86	46,2	52,06	109	52,9	55,33
4	30	16,1	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 возрасты	186		51,26	206		55,05

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия.

Таблица 2

Среднегодовые значения длины тела (L , мм) и возраста (Age) самок и самцов

Год	$L_{\text{♀}}$	$L_{\text{♂}}$	$Age_{\text{♀}}$	$Age_{\text{♂}}$
2001	46,88	50,33	2,68	2,83
2002	48,31	53,02	2,80	2,89
2003	48,60	52,50	2,40	3,00
2004	52,80	56,50		
2005	52,89	57,72	2,74	3,67
2006	45,40	55,93	2,20	3,14
2007	58,23	58,74	3,34	3,10
2009	50,20	52,62	2,80	2,67
2012	48,50	53,57	2,71	3,24
Все годы	51,55	55,29	2,88	3,04

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия.

впервые уже после второй зимовки (табл. 1), причем доля двухлетних самок достоверно выше ($p = 0,0295$), чем самцов. В возрасте трех лет (а также во всех более старших возрастах) эти различия становятся недостоверными ($p = 0,1671$). В итоге, средний возраст всех размножающихся самцов достоверно больше, чем у самок (табл. 2). 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 (табл. 1). В результате таких возрастных различий, средняя длина тела всех размножающихся самцов достоверно больше, чем у самок. Согласно результатам 2-факторного дисперсионного анализа (с фиксированными эффектами обоих факторов), влияние возраста и пола на длину тела оказывается достоверным (в обоих случаях $p < 0,01$). Влияние взаимодействия этих факторов недостоверно, что указывает на сходный характер зависимости средних значений длины тела от возраста у самок и самцов.

В пределах каждого года сбора самцы были крупнее самок, и эти различия были обычно достоверными (табл. 2). Согласно объединенным по всем годам дан-

ными, включающим особей, у которых не был определен возраст (табл. 2), самцы также были достоверно крупнее самок. Среднегодовые значения возраста были также выше у самцов (за исключением 2007 и 2009 гг. – см. табл. 2), однако достоверные различия наблюдались сравнительно редко.

Межгодовые различия оказывали достоверное 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 (соответственно, 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 (у самцов: от 50,3 до 58,7 мм – см. табл. 2). В целом, изменчивость длины тела самок также выше: $CV = 12,28$ % (у самцов: 9,74 %), различия между дисперсиями достоверные ($F = 1,38$; $p = 0,0058$). Изменчивость возраста несколько выше у самцов, но различия недостоверны ($F = 1,10$; $p = 0,254$).

Следует отметить, что и минимальная (42 мм), и максимальная (75 мм) длина тела самцов 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 [5]. Во всех других исследованных нами южных популяциях вида (Днепропетровская, Киевская и Минская области) двухлетние самки также встречаются чаще, чем двухлетние самцы, и средний возраст самцов также выше, чем у самок [3, 5]. Основное отличие популяции Брянского леса от других южных популяций состоит в максимальной величине годовых приростов по достижении половой зрелости. В результате этих различий средняя длина тела половозрелых особей также была достоверно больше, чем в других южных популяциях [3]. Рекордно раннее достижение половой зрелости у самцов остромордой лягушки (уже после первой зимовки) было выявлено в популяциях центральной части Польши и южной Швеции [6, 10]. 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 [7]. 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 [7].

С другой стороны, во всех более северных из исследованных нами популяций остромордой лягушки [3] доля двухлетних самок также существенно ниже, чем у самцов, и, соответственно, средний возраст самок достоверно выше, чем у самцов. Таким образом, в пределах популяции Брянского леса половых различий в величине изменчивости возраста не наблюдается, однако при межпопуляционных сравнениях с использованием всех исследованных нами популяций изменчивость возраста самок оказывается существенно больше, чем у самцов (хотя различия и недостоверны из-за малого объема выборки: $F = 2,08$; $p = 0,11$). Такие межпопуляционные различия связаны с тем, что у самцов среднепопуляционные значения возраста остаются сходными (от 3,41 до 3,46 лет) в широком диапазоне изменений соответствующих значений у самок (от 2,89

Таблица 3

Межгенерационная и возрастная изменчивость длины тела (L) самок и самцов

Возраст Генерация (год рождения)	2		3		4	
	L _♀	L _♂	L _♀	L _♂	L _♀	L _♂
1997					53,67	52,50
1998			49,00	51,13	53,33	55,88
1999	42,91	47,50	50,17	54,76		
2000	42,90	47,87	51,50	52,50		
2001					60,00	62,25
2002			54,50	56,29		
2003	48,63	51,00			62,93	62,46
2004	43,50	48,67	56,65	58,19		
2005	50,50	53,60			52,80	59,33
2006			51,83	52,50		
2007	47,67	50,70				
2008					54,00	54,25
2009			49,50	53,50		
2010	45,67	49,67				

Примечание: жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия.

до 4,00 лет) [2]. При этом в соответствии с правилом Ренша (обзор: см. [9]), наблюдается снижение половых различий по мере увеличения среднепопуляционных значений возраста вплоть до изменения их направленности: самки более северных популяций достоверно старше самцов [2].

Вместе с тем в пределах популяции Брянского леса длина тела изменяется согласно правилу Ренша: она более изменчива у самок, и по мере увеличения среднегодовых значений половых различия ослабевают (см. средние значения 2007 г. в табл. 2). При межпопуляционных сравнениях с использованием всех исследованных нами популяций, а также литературных данных наблюдается обратная ситуация: длина тела самцов более изменчива, чем у самок [2].

Межгенерационная изменчивость длины тела. Наряду с межгодовыми у обоих полов наблюдались сильные межгенерационные изменения длины тела (табл. 3).

Достоверность влияния межгенерационных различий на длину тела оценивали совместно с влиянием пола, в пределах каждой из наиболее многочисленных возрастных групп, т. е. с помощью 2-факторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами обоих факторов. У двух- и трехлетних особей влияние обоих факторов было достоверным ($p < 0,01$), у четырехлетних – достоверным было только влияние «генерации». Во всех этих случаях взаимодействие «генерация × пол» было недостоверным, что указывает на одинаковый характер изменений длины тела самок и самцов, принадлежащих к разным генерациям. Достоверности различий между среднегенерационными значениями длины тела приведены в табл. 4–6.

Кроме того, было оценено одновременное влияние факторов «генерация» (3 градации) и «возраст» (2 градации: 2 и 3 года) в пределах каждого из полов. У самок было достоверным влияние обоих факторов и их

Таблица 4

Сравнения средних значений длины тела двухлетних особей различных генераций в пределах одного пола

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

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

Таблица 5

Сравнения средних значений длины тела трехлетних особей различных генераций в пределах одного пола

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

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

Таблица 6

Сравнения средних значений длины тела четырехлетних особей различных генераций в пределах одного пола

Генерация	1997	1998	2001	2003	2005	2008
1997		–	*	**	–	–
1998	–		*	**	–	–
2001	**	*		–	*	–
2003	**	**	–		**	**
2005	–	–	–	–		–
2008	–	–	**	**	–	

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

взаимодействия (во всех случаях $p < 0,01$). У самцов влияние фактора «генерация» и взаимодействие «генерация × возраст» были недостоверными. Такое различие между полами объясняется менее межгенерационными различиями размеров у самцов вследствие их

меньшей чувствительности к изменениям по годам количества ресурсов, необходимых для достижения половой зрелости. В свою очередь, достоверные межгенерационные различия, выявленные вместе с половыми различиями для двух-, трех- и четырехлетних особей (табл. 3), 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. Аналогичные межпопуляционные различия в размерах взрослых *R. sylvatica* объясняются межгодовыми различиями температурного режима и количества осадков в течение сезона активности [8].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах популяции Брянского леса половых различий в величине изменчивости возраста не наблюдается, однако при межпопуляционных сравнениях с использованием всех исследованных нами популяций возраст самок оказывается существенно больше, чем у самцов. Вследствие этого происходит снижение половых различий по мере увеличения среднепопуляционных значений возраста вплоть до изменения их направленности: в южных популяциях средний возраст самцов достоверно выше, чем у самок, в северных – наоборот, ниже.

У обоих полов наблюдались как межгодовые, так и межгенерационные изменения длины тела, связанные с межгодовыми различиями в условиях роста и доступности ресурсов. Длина тела в популяции Брянского леса изменяется согласно правилу Ренша: она более вариабельна у самок, и по мере увеличения среднегодовых значений половые различия ослабевают, т. е. самки «догоняют» по размерам самцов. При межпопуляционных сравнениях наблюдается обратная ситуация: длина тела самцов более изменчива, чем у самок, которые отстают по средним размерам от самцов в большинстве популяций со сравнительно крупными размерами взрослых особей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Волонцевич Р.В., Ляпков С.М., Куранова В.Н. Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Праці Україн. герпетол. тов-ва. 2011. № 3. С. 13-27.
2. Ляпков С.М. Формирование и причины географической изменчивости и половых различий по длине тела и возрастному составу и выраженности половых различий у остромордой лягушки // Праці Україн. герпетол. тов-ва. 2013. № 4.
3. Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А., Мисюра А.Н., Гаско В.Я. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 150-165.
4. Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 4. С. 475-491.
5. Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 4. С. 337-358.
6. Berger L., Rybacki M. Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland // Alytes. 1993. V. 11. № 1. P. 17-24.
7. 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. V. 36. № 5. P. 962-983.
8. Berven K.A. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: evidence from a 21-year population study // Copeia. 2009. № 2. P. 328-338.
9. Blanckenhorn W.U., Stillwell R.C., Young K.A., Fox C.W., Ashton K.G. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // Evolution. 2006. V. 60. № 10. P. 2004-2011.
10. Loman J., Lardner B. Does landscape and habitat limit the frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment // Appl. Herpetol. 2009. V. 6. P. 227-236.
11. 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. 2008. Suppl. 13. P. 113-120.
12. Monnet J.-M., Cherry M.I. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. R. Soc. Lond. 2002. Ser. B. V. 269. P. 2301-2307.

БЛАГОДАРНОСТИ: Работа выполнена при частичной поддержке гранта Министерства образования и науки РФ (соглашение № 8818 от 14.11.2012 г.).

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Lyapkov S.M., Volontsevich R.V. INTRA-POPULATION VARIATION AND SEXUAL DIFFERENCES IN AGE DISTRIBUTION AND BODY LENGTH OF *RANA ARVALIS* FROM "BRYANSKY LES" POPULATION

The long-term study of body length and age distribution in *Rana arvalis* from Bryansky forest population did not reveal any differences in age variation. Both inter-annual and inter-generation changes in body length were revealed in both sexes. In this population, the body length varied according to Rensch' rule and demonstrated the higher variation in females having the lower body size than males. As the average annual values in body length increased, sexual differences became weak and non-significant.

Key words: intra-population variation; sexual differences; age distribution; body length; moor frog.