

*Светлой памяти  
Константина Петровича Параскива  
посвящается*



*И. В. Купченко*

Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия  
Союз охраны птиц Казахстана

# Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах



Алматы  
2010

УДК 597.8/9 + 598.1 (574+575+571.1+470.58+470.345)  
ББК 28.693.34  
Г39

### **Г39 Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах.**

Сборник научных статей / Под ред. Т.Н. Дуйсебаевой. – Алматы: АСБК - СОПК, 2010. – 260 с. илл.

ISBN 978-601-278-294-3

Сборник научных работ по герпетологии посвящен памяти первого казахстанского герпетолога Константина Петровича Параскива. В нем дан подробный обзор развития герпетологических исследований в Казахстане и представлены статьи, обобщившие сведения о распространении и экологии и земноводных и пресмыкающихся на территории Казахстана и сопредельных стран СНГ. Особый интерес представляют региональные фаунистические сводки, сопровождающиеся точечными картами и кадастрами встреч видов, а также сообщения о новых находках амфибий и рептилий за пределами известных ареалов или находках, подтверждающих данные более чем полувекковой давности.

Сборник иллюстрирован цветными фотографиями амфибий, рептилий и мест их обитания. Адресован специалистам – зоологам, биогеографам, экологам, работникам системы охраны дикой природы, студентам и преподавателям учебных заведений, а также всем, кто неравнодушен к животным.

УДК 597.8/9 + 598.1 (574+575+571.1+470.58+470.345)  
ББК 28.693.34

**Главный редактор:** Т.Н. Дуйсебаева

**Составители:** Ю.А. Зима, М.А. Чирикова

**Редколлегия:**

Н.Б. Ананьева (Санкт-Петербург), З.К. Брушко (Алматы), И.Г. Данилов (Санкт-Петербург), Е.А. Дунаев (Москва),  
В.Г. Ищенко (Екатеринбург), В.Н. Куранова (Томск), С.Н. Литвинчук (Санкт-Петербург),  
К.Д. Мильто (Санкт-Петербург), В.Ф. Орлова (Москва), Е.С. Ройтберг (Росток),  
Б.С. Туниев (Сочи), Ю.А. Чикин (Ташкент)

**Рецензенты:**

доктор биологических наук В.Г. Ищенко,  
доктор биологических наук А.Ф. Ковшарь

© Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия (АСБК), 2010  
© Союз охраны птиц Казахстана (СОПК), 2010  
© А.П. Аладина, О.В. Белялов, Д.А. Бондаренко, С.В. Губин,  
И.Г. Данилов, Т.Н. Дуйсебаева, М.В. Пестов, Ф.Н. Саржанов,  
Б.С. Туниев, М.А. Чирикова, фотографии, 2010

ISBN 978-601-278-294-3

Спонсорскую поддержку оказал г-н Д.Ю. Гречаниченко

УДК 597.828

## Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала

Ляпков С. М.<sup>1</sup>, Корнилова М. Б.<sup>1</sup>, Марченковская А. А.<sup>2</sup>,  
Мисюра А. Н.<sup>2</sup>, Гассо В. Я.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>, Биологический факультет, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Воробьевы горы, 1/12, г. Москва, 119899, Россия; lyapkov@mail.ru

<sup>2</sup>, НИИ биологии, Днепропетровский национальный университет, ул. Науки, 13, г. Днепропетровск, 49050, Украина

<sup>3</sup>, Факультет биологии, экологии и медицины, Днепропетровский национальный университет, ул. Науки, 13, г. Днепропетровск, 49050, Украина

Выраженность и направленность половых различий по длине тела и возрастному составу были изучены у остромордой лягушки, *Rana arvalis* Nilsson, 1842 из 6 различных регионов на территории России, Беларуси и Украины. Показано, что ввиду более быстрого роста самцы всех популяций обычно крупнее самок как в возрасте 2–4-х лет, так и в среднем. Это различие, однако, было слабо выражено в северной популяции вида (Кировская область) и не было выявлено в самой южной популяции (Днепропетровская область). Степень выраженности полового диморфизма в размерах максимально различалась у особей из других южных популяций. У особей обоих полов средний возраст был ниже в южных популяциях. Самцы были в среднем старше самок в южных популяциях и моложе – в северных. Репродуктивная стратегия самок из южных популяций характеризовалась более быстрым увеличением плодовитости и вклада в репродукцию по мере увеличения длины тела. Отмеченная в целом более низкая межпопуляционная изменчивость длины тела самцов, по сравнению с самками, объясняется, прежде всего, более высокой изменчивостью у самок величины вклада в репродукцию и возраста наступления половозрелости.

Выраженность и направленность размерных половых различий экотермных животных зависят от особенностей географической изменчивости размеров тела самцов и самок, однако причины такой изменчивости до сих пор не выявлены (см. обзор Blanckenhorn et al., 2006). У бесхвостых амфибий длина тела подвержена географической изменчивости, обусловленной не только климатическими (в основном температурными – Терентьев, 1951) условиями, но и различиями в возрастном составе (см. обзор Morrison, Negro, 2003). Размерный половой диморфизм у бесхвостых амфибий обычно считают следствием не только полового, но и других форм отбора, в первую очередь – отбора на плодовитость самок (Shine, 1979), обуславливающих более крупные размеры последних. У подавляющего большинства видов бурых лягушек умеренной зоны Евразии самки крупнее самцов (Monnet, Chertu, 2002). К таким видам относится широко распространенная травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), отличающаяся сравнительно крупными размерами (см. обзор Ляпков и др., 2004), а также и более мелкие европейские и азиатские виды (см. обзор Lyapkov, 2008). У сравнительно не крупной североамериканской *R. sylvatica* (*Lithobates sylvaticus*) самки также крупнее самцов (Berven, 1982; Leclair et al., 2000). В отличие от перечисленных видов, у наиболее широко распространенной в Евразии остромордой лягушки (*R. arvalis* Nilsson, 1842), самцы обычно крупнее самок (Ищенко, 1978, см. также обзор Lyapkov, 2008). В популяциях умеренной зоны характер размерного полового диморфизма сохраняется по мере роста после достижения половой зрелости: в каждом данном возрасте у остромордой лягушки самцы обычно крупнее самок (Lyapkov, 2008).

Причиной половых различий по средней длине тела часто считают половые различия в выживаемости и, соответственно, в возрастном составе. Согласно такой точке зрения, самки многих видов крупнее потому, что их средний возраст больше, чем у самцов (Monnet, Chery, 2002). С другой стороны, известно, что самцы становятся крупнее самок благодаря более высоким темпам роста в период между завершением метаморфоза и первым размножением, причем у остромордой лягушки эти различия выявлены даже среди особей, относящихся к одной генерации (Ляпков и др., 2007, 2008). Как следствие половых различий в темпах постметаморфозного роста, 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-летнего периода исследований, несмотря на постепенное увеличение средних размеров самцов и самок, связанного со снижением численности популяции (Луарков, 2008а). Вместе с тем, направленность и степень выраженности половых размерных различий, может быть подвержена географической изменчивости также вследствие половых различий в реакции темпов роста и созревания особей на изменение длительности активного сезона.

Поэтому целью нашей работы был анализ различий по возрастному составу и длине тела между южными и более северными популяциями восточноевропейской части ареала остромордой лягушки, а также различий между популяциями по степени выраженности возрастных и размерных различий между полами. Кроме того, следовало исследовать особенности внутри- и межпопуляционной изменчивости репродуктивных характеристик, поскольку взаимосвязь длины тела с этими особенностями также оказывает сильное влияние на внутривидовые и географические различия по размерам (Ляпков и др., 2010).

## Материалы и методы

Взрослых остромордых лягушек собирали во время размножения в нерестовых водоемах в 6 различных регионах на территории России, Беларуси и Украины: 1 – Россия, Кировская обл., 58°40' с.ш., 49°05' в.д. (далее для краткости – **Киров**); 2 – Россия, Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ, 55°44' с.ш., 36°51' в.д. (далее – **ЗБС**); 3 – Россия, Брянская обл., окрестности заповедника Брянский лес, 52°27' с.ш., 33°53' в.д. (далее – **Брянск**); 4 – Беларусь, Минская обл., Копыльский р-н, окрестности пос. Конюхи, 53°09' с.ш., 27°26' в.д. (далее – **Минск**); 5 – Украина, Киевская область, Чернобыльский р-н (исследовано 5 популяций остромордой лягушки, в работе представлены объединенные данные по этим популяциям, далее – **Чернобыль**); 6 – Украина, Днепропетровская обл., Днепровско-Орельский природный заповедник, 48°30' с.ш., 34°45' в.д. (далее – **Днепропетровск**). Последние четыре из шести названных популяций мы рассматриваем как относящиеся к южной части ареала вида (точнее, его европейской части). Для сравнения с ними мы использовали одну популяцию из центральной части ареала – ЗБС и одну более северную популяцию – Киров. Различие в длительности сезона активности (т.е. в периоде от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью) между местообитаниями двух наиболее удаленных популяций (Киров и Днепропетровск) составляет не менее двух месяцев.

У всех собранных особей измеряли длину тела ( $L$ ) и определяли возраст с помощью изготовления окрашенных срезов из середины диафиза бедра, голени или III фаланги IV пальца задней конечности (Смирина, 1972). У самок определяли число икринок в кладке (плодовитость самки,  $F$ ) и их диаметр ( $D$ ) с точностью до 0.05 мм. самок популяции Чернобыля число икринок в кладке вычисляли, исходя из общего объема кладки, и объема ее фрагмента, в котором подсчитывали все икринки (подробнее см. Черданцев и др., 1997), у самок всех остальных популяций – исходя из веса кладки и веса ее фрагмента (подробнее см. Луарков, 2008а). Величину относительной массы кладки ( $RCM$  – relative clutch mass) рассчитывали как отношение массы кладки к массе самки (до вскрытия и извлечения кладки). Поскольку мы не имели возможности взвешивать самок и кладки

популяции Чернобыля, для характеристики величины вклада репродукции (кроме  $RCM$ ) использовали также репродуктивное усилие ( $E$ ), которое рассчитывали по формуле  $E = F \cdot D^3/L^3$  (Черданцев и др., 1997). Эту величину, отражающую отношение суммарного объема яиц к объему тела самки, можно использовать для оценки вклада в репродукцию на том основании, что она имеет принципиально такой же характер связи с длиной тела, что и масса кладки, измеряемая с помощью взвешивания (Lyarkov, 2008a).

В популяции Днепропетровска большинство взрослых особей было собрано в течение летнего периода, после размножения. Плодовитость определяли в период размножения, но используя уже отложенные в водоемы кладки (также исходя из общего объема кладки, и объема ее фрагмента). По этой же причине данные по  $RCM$  и  $E$  для этой популяции отсутствуют.

Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.). Достоверность различий между популяциями и между полами по среднему возрасту и по средней длине тела оценивали с помощью 2-факторного дисперсионного анализа (факторы: популяция и пол, фиксированные эффекты) и последующих множественных сравнений. Вследствие внутривидовых половых различий в возрастном составе, достоверность различий по средней длине тела в пределах каждой популяции оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы: возраст и пол) и последующих множественных сравнений.

## Результаты

### 1. Межпопуляционные различия в возрастном составе и размерах половозрелых особей

Самое раннее достижение половой зрелости и размножение было отмечено после второй зимовки (табл. 1). Во всех южных популяциях наблюдалась существенно более высокая доля двухлетних особей, по сравнению с популяциями ЗБС и Кирова. В двух южных популяциях модальным возрастным классом оставались трехлетние особи, однако в двух других южных популяциях модальным классом были двухлетние особи (самцы и самки Минска и самки Днепропетровска). Максимальным средним возрастом (как самок, так и самцов) характеризовалась популяция ЗБС (табл. 1), в которой модальным возрастным классом были четырехлетние особи. В южных популяциях особи в возрасте 5 и более лет встречались намного реже, чем в популяциях ЗБС и Кирова. У самок популяции Днепропетровска средний возраст был больше, чем у особей других южных популяций (рис. 1, табл. 1), т.е. по мере увеличения длительности сезона активности направленного уменьшения среднепопуляционных значений возраста не выявлено, хотя возраст самок южных популяций был, в целом, ниже, чем у северных. Однако у самцов такой закономерности выявлено не было: максимальным средним возрастом характеризовалась популяция ЗБС, минимальным – Минска, в то время как три остальные южные популяции и популяция Кирова были сходны по этому признаку.

Во всех южных популяциях (рис. 1) самцы были старше самок (в популяции Чернобыля статистически достоверно), в то время как в популяциях ЗБС и Кирова – самки были достоверно старше. Это означает, что по направленности половых различий южные популяции значительно отличаются от более северных.

Для обоих полов размерные различия между исследованными популяциями не соответствовали выявленным возрастным различиям: особи одной южной популяции (Днепропетровск) были в среднем самыми мелкими (даже несмотря на отмеченный выше сравнительно высокий средний возраст), другой (Брянск) – самыми крупными (табл. 1, рис. 2). Это означает, что и у самцов, и у самок межпопуляционные различия в размерах обусловлены различиями не столько в возрастном составе, сколько в темпах роста.

**Таблица 1.** Географическая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки

Популяция	Возраст, годы	2	3	4	5	6	X	St.error	X <sub>adj</sub>
Киров	Признак								
	%♂(n=115)	13.9	53.9	27.8	4.3		<b>3.23</b>	0.069	
	%♀(n=79)	3.8	53.2	30.4	10.1	2.5	<b>3.54</b>	0.093	
	L♂, мм	47.36	<b>50.48</b>	53.60	58.66		51.39	0.385	
	L♀, мм	48.28	<b>48.43</b>	52.97	55.84	57.18	50.88	0.497	
	F	1062.9	846.9	1111.1	981.3		951.3	50.42	1035.0
	RCM	0.305	0.298	0.339	0.281		0.310	0.008	0.318
ЗБС	E	0.0366	0.0309	0.0366	0.0293		0.0326	0.0016	0.0334
	%♂(n=382)	1.6	38.7	42.6	13.5	2.3	<b>3.81</b>	0.045	
	%♀(n=382)	0.3	33.8	45.3	15.7	3.1	<b>3.94</b>	0.048	
	L♂, мм	50.43	<b>54.35</b>	<b>57.91</b>	59.34	59.35	<b>56.54</b>	0.174	
	L♀, мм	47.00	<b>52.30</b>	<b>56.04</b>	59.28	60.10	<b>55.49</b>	0.198	
	F		1064.6	1190.5	1240.3	1399.8	1175.9	16.59	964.6
	RCM		0.323	0.334	0.336	0.351	0.332	0.003	0.324
Брянск	E		0.0331	0.0352	0.0345	0.0367	0.0344	0.0005	0.0323
	%♂(n=86)	15.1	58.1	19.8	4.7	1.2	3.22	0.109	
	%♀(n=66)	24.4	42.4	25.8	7.6		3.17	0.096	
	L♂, мм	<b>53.00</b>	<b>57.92</b>	62.41	66.25	60.00	<b>58.52</b>	0.096	
	L♀, мм	<b>49.56</b>	<b>56.04</b>	62.41	64.40		<b>56.74</b>	0.109	
	F	1082.4	1688.8	2153.5	1967.3		1691.8	34.25	1401.4
	RCM	0.322	0.375	0.399	0.403		0.371	0.005	0.359
Минск	E	0.0290	0.0381	0.0411	0.0387		0.0368	0.0011	0.0339
	%♂(n=21)	45.5	42.4	12.1			2.74	0.176	
	%♀(n=35)	57.1	23.8	19.0			2.62	0.136	
	L♂, мм	49.4	55.1	57.5			<b>53.11</b>	1.182	
	L♀, мм	48.0	53.2	50.8			<b>49.79</b>	0.805	
	F	763.1	945.1	654.9			799.6	63.35	941.2
	RCM	0.320	0.355	0.278			0.324	0.010	0.336
Чернобыль	E	0.0268	0.0284	0.0143			0.0266	0.002	0.0281
	%♂(n=380)	14.7	50.5	22.4	10.8	1.6	<b>3.34</b>	0.038	
	%♀(n=379)	29.8	54.1	13.2	2.6	0.3	<b>2.89</b>	0.047	
	L♂, мм	<b>46.04</b>	<b>50.30</b>	56.73	59.46	60.33	<b>52.32</b>	0.265	
	L♀, мм	<b>42.44</b>	<b>48.30</b>	56.25	59.00	64.00	<b>47.89</b>	0.306	
	F	617.0	959.8	1460.5	1849.4	1839.2	944.2	14.36	1220.5
	RCM								
Днепро-петровский	E	0.0276	0.0333	0.0366	0.0379	0.0360	0.0321	0.0004	0.0348
	%♂(n=24)	25.0	25.0	29.2	20.8		3.46	0.225	
	%♀(n=28)	35.7	21.4	25.0	10.7	7.1	3.32	0.242	
	L♂, мм	<b>34.67</b>	43.00	47.00	56.80		44.96	1.646	
	L♀, мм	<b>37.60</b>	42.33	48.71	56.00	63.50	45.21	1.556	
	F						1041.8	72.30	

**Примечание.** % ♂ (♀) – доля (%) самцов (самок) данного возраста, L ♂ (♀) – средняя длина тела (% самцов (самок); F – плодовитость (число яиц в кладке); RCM – относительная масса кладки, E – репродуктивное усилие. n – объем выборки, X – среднее для популяции значение, St. error – его стандартная ошибка, X<sub>adj</sub> – скорректированное по длине тела среднее значение. Жирным шрифтом отмечены средние значения, достоверно различающиеся между полами.



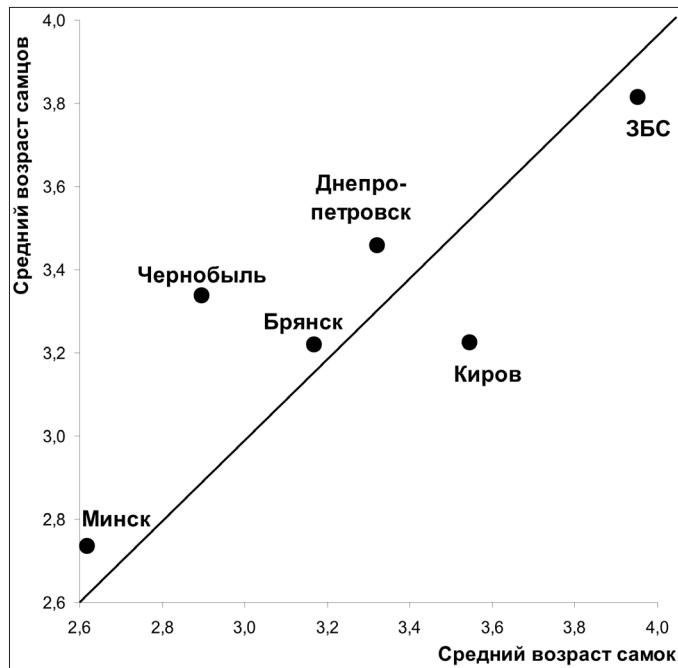
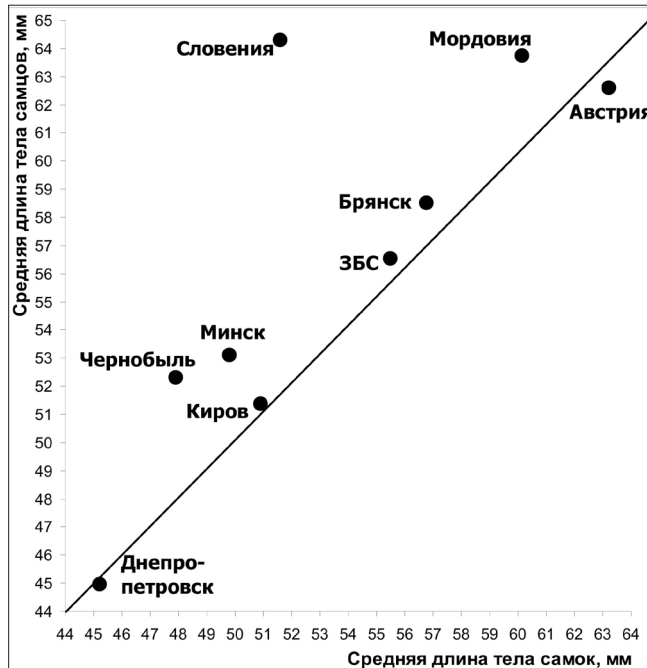


Рис. 1. Соотношение средних возрастов самок (ось Y) и самцов (ось X) исследованных популяций остромордой лягушки.

## 2. Межпопуляционные и половые различия по возрастнo-специфичной длине тела

Выявленные существенные межпопуляционные различия в возрастном составе указывают на необходимость сравнительного анализа длины тела особей одного пола в пределах каждого из возрастов. У особей из популяции Брянска (табл. 1) в каждом данном возрасте, начиная с 3-х лет, средняя длина тела и самцов и самок этой популяции достоверно превышала соответствующее значение особей из всех других популяций (в том числе и из популяции ЗБС – самой близкой к ней по размерам). От особей популяций Брянска и ЗБС несколько отставали в размерах особи популяции Минска. Вместе с тем темпы роста особей до 5 лет из двух других южных популяций (Чернобыль и Днепропетровск) были существенно (и статистически достоверно) ниже, чем у особей из популяции ЗБС. Лишь в возрасте 6 лет самки этих двух южных популяций становятся крупнее (но не достоверно), чем самки популяции ЗБС. Следует также отметить, что темпы роста и самцов, и самок этих двух южных популяций до 4-х лет были в целом сходными с таковыми особей северной популяции (Киров).

В популяции Кирова средняя длина тела самцов была достоверно больше, чем у самок, только в возрасте 3-х лет (табл. 1). В популяции ЗБС средняя длина тела самцов была достоверно больше, чем у самок в возрасте 3- и 4-х лет, однако длина тела особей более старших возрастов не различалась между полами. Аналогичное преимущество самцов популяции Брянска, в сравнении с самками, было выявлено в возрасте 2-х и 3-х лет, популяции Минска – в возрасте 3-х лет. Самцы популяции Чернобыля также были достоверно крупнее самок в возрасте 2- и 3-х лет, однако в возрасте 4-6 лет средняя длина тела достоверно не различалась между полами. В популяции Днепропетровска половые различия были недостоверны во всех возрастах (кроме 2-х лет).



**Рис. 2.** Соотношение средних значений длины тела самок (X) и самцов (Y) исследованных популяций остромордой лягушки. Точки на графике **Словения, Мордовия и Австрия** соответствуют максимальным популяционным средним значениям (соответственно, у самцов и самок), согласно литературным данным (подробнее см. текст).

### 3. Межпопуляционная изменчивость выраженности размерных половых различий

Как было отмечено выше, половые различия в популяциях Брянска, Минска, Чернобыля и ЗБС наблюдались в соответствующих модальных возрастных классах, т.е. у большей части особей. В итоге, половые различия по средней длине тела в этих четырех популяциях были хорошо выраженными и достоверными (табл. 1, рис. 2). Более крупные размеры и меньший средний возраст самцов популяции ЗБС указывают на то, что единственной причиной формирования половых различий по размерам в этой популяции являются более высокие темпы роста самцов. Причиной половых различий в популяции Чернобыля могут быть не только более высокие темпы роста самцов, но и их больший средний возраст. Вместе с тем, достоверные половые различия отсутствовали как в северной (Киров), так и в одной из южных популяций (Днепропетровск), вследствие самых низких темпов роста самцов (и абсолютных, и в сравнении с самками). Эти различия позволяют предположить, что размерный половой диморфизм характерен для большей территории европейской части ареала вида (центр и юг), но и не выражен вблизи его южной границы, а также в северо-восточной части.

### 4. Межпопуляционные различия по репродуктивным характеристикам самок

Средние для популяций значения плодовитости (табл. 1) не демонстрировали направленной динамики по мере увеличения длительности сезона активности, однако их изменения более соответствовали среднепопуляционным значениям длины тела: средняя плодовитость была максимальной у самок популяции Брянска и минимальной – у сравнительно мелких самок популяции Минска. Вместе с тем,

у еще более мелких самок южных популяций (Чернобыля и Днепропетровска) средние значения плодовитости были выше, чем у самок популяции Минска. В итоге, скорректированные по длине тела средние значения плодовитости были максимальными у сильно различающимися по размерам самок из двух южных популяций – Брянска и Чернобыля (табл. 2). Общей особенностью этих популяций является быстрое увеличение плодовитости по мере увеличения как длины тела, так и возраста (табл. 1). В остальных популяциях увеличение плодовитости по мере увеличения длины тела происходит несколько медленнее, а по мере увеличения возраста – существенно медленнее (ЗБС) или вообще не наблюдается (Минск и Киров: табл. 1). Таким образом, межпопуляционные различия по плодовитости определяются не только географическим положением или среднепопуляционными значениями размеров самок.

Средние для популяций значения  $RCM$  (табл. 1) также изменялись ненаправленно по мере изменения длительности сезона активности. Эти значения были максимальными у популяций Брянска и ЗБС, причем, судя по максимальному среднему значению  $E$  у популяции Чернобыля (табл. 1), вклад самок этой популяции в репродукцию должен быть так же велик, как у самок Брянска. Как и в случае плодовитости, по мере увеличения как длины тела, так и возраста, относительная масса кладки и репродуктивное усилие увеличивались у самок популяций Брянска и Чернобыля быстрее, чем у других популяций. Максимальным скорректированным по длине тела средним значением  $RCM$  характеризовались самки Брянска, а максимальным средним значением  $E$  – самки Чернобыля.

*5. Ассортативность спаривания по размерам и возрасту самцов и самок, корреляция размеров самцов с плодовитостью самок и связь размеров самцов с успехом спаривания*

Корреляция возраста самцов и самок в амплексусе (табл. 4) была слабой (достоверной только у популяций ЗБС и Чернобыля). Однако корреляция длины тела самцов и самок в амплексусе (табл. 4) была довольно сильной не только во всех южных, но и в северной популяции, и несколько слабее – только в популяции ЗБС. Это различие корреляций возраста самцов и самок и их длины тела указывает на то, что ассортативность обусловлена

**Таблица 2.** Достоверность ( $p$ ) влияния факторов «популяция» и «возраст» на длину тела ( $L$ ) и репродуктивные характеристики ( $F$ ,  $E$  и  $RCM$ ) по результатам дисперсионного (ANOVA) и ковариационного (ANCOVA) анализа

Признак	Фактор	ANOVA, самки	ANOVA, самцы
L	возраст (1)	0.0000	0.0000
	популяция (2)	0.0000	0.0000
	1×2	0.0000	0.0000
		ANOVA	ANCOVA
F	возраст (1)	0.0000	0.0329
	популяция (2)	0.0000	0.0000
	1×2	0.0000	0.0039
E	возраст (1)	0.0190	0.1442
	популяция (2)	0.0111	0.1976
	1×2	0.8365	0.8583
RCM	возраст (1)	0.0031	0.0706
	популяция (2)	0.0000	0.0000
	1×2	0.1891	0.2991

**Примечание:** условные обозначения репродуктивных характеристик см. в тексте. В случае ANCOVA влияние длины тела на все характеристики достоверно, и  $p$  не приводится.

Таблица 3. Литературные данные по плодовитости остромордой лягушки

Популяция (регион)	Средняя плодовитость	Средняя длина тела самок, мм	Источник
Алтайский заповедник, Таштумес (1660 м над ур.м.)	1144	48.4	Яковлев, 1979
Северное Предуралье, окр. Сыктывкара	829	54.9	Ануфриев, Бобрецов, 1996
Алтайский заповедник, Кобухта (500 м над ур.м.)	1190	60.3	Яковлев, 1979
Карелия, заповедник “Кивач”	1037		Кутенков, 1982
Карелия, заповедник “Кивач”	955		Кутенков, 1984
Карелия, о-в Кижы	688		Фомичев, 2004
Свердловская обл., Талица	923	50.92	Ishchenko, 2003
Мордовия	2076	60.13	Ручин и др., 2008
Центральная Швеция	1096		Sagvik, Uller, 2008
Бассейн Южного Буга	730	52	Гончаренко, 2002
Бассейн Южного Буга	2600	73	Гончаренко, 2002
Днепропетровская обл., Присамарье	590		Бобылев, 1980
Польша, Познань	1197	50	Berger, Rybacki, 1993
Нидерланды, провинция Лимбург	1000	47.9	Van Gelder, Oomen, 1970

Примечание. Популяции приведены в последовательности, соответствующей увеличению длительности сезона активности.

собственно размерами, а не возрастом. Корреляция длины тела самцов с плодовитостью самок, с которыми они спаривались, была такой же сильной, как и корреляция с длиной тела самок в амplexусе в случае популяции Брянска, и несколько слабее – во всех остальных популяциях (табл. 4). Отметим, что эти различия не связаны с более крупными размерами и самцов и самок южных популяций (см. рис. 2), поскольку высокие корреляции выявлены как в южных, так и в северной популяциях (Киров). Следовательно, в отличие от популяции ЗБС, как во всех южных, так и в северной популяциях выявлено более сильное действие отбора в пользу крупных самцов, оставляющих более многочисленное потомство благодаря большей плодовитости самок, с которыми они спариваются.

Еще один способ увеличения успеха размножения самцов состоит в повышении вероятности спаривания и числа спариваний, т.е. числа оплодотворенных кладок. Наши данные, полученные при долговременном изучении популяции ЗБС (табл. 5), показали, что самцы в амplexусе были достоверно крупнее одиночных только в один из годов наблюдений, в то время как в остальные годы такие различия отсутствовали. Вместе с тем, в северной популяции (Киров) эти различия были достоверными чаще (в четырех из 7 лет исследований). В южных популяциях подобные различия не наблюдались: в популяции Минска средняя длина тела самцов этих двух групп была сходной, а в популяции Брянска одиночные самцы были достоверно крупнее, что, вероятно, связано с рекордно крупными размерами самцов этой популяции (см. рис. 2). Как было показано нами ранее для травяной лягушки (Ляпков и др., 2004), более слабые размерные различия между этими двумя группами самцов указывают на более сильный контроль размеров самцов половым отбором, определяющим успешность спаривания. Следовательно, такой контроль должен быть сравнительно слабым только в северной популяции.

**Таблица 4.** Показатели репродуктивной приспособленности самцов остромордой лягушки

Популяция	Корреляция возраста самца с возрастом самки	Корреляция длины тела самца	
		с длиной тела самки	с плодовитостью самки
Киров	0.198	<b>0.667</b>	<b>0.534</b>
ЗБС	<b>0.107</b>	<b>0.299</b>	<b>0.174</b>
Брянск	0.102	<b>0.433</b>	<b>0.447</b>
Минск	0.402	<b>0.627</b>	0.342
Чернобыль	<b>0.318</b>	<b>0.536</b>	<b>0.454</b>

*Примечание.* Жирным шрифтом отмечены достоверные коэффициенты корреляции.

## Обсуждение

### *1. Обзор исследований выраженности возрастных и размерных различий между полами в европейской части ареала вида*

Данные по возрастному составу половозрелых остромордых лягушек Европы в литературе немногочисленны (см. обзор Glandt, 2006), однако все они указывают на преобладание 2- и 3-х летних особей не только в южных, но и в более северных популяциях и, соответственно – на сравнительно низкую выживаемость после первого и второго размножения и самцов, и самок. Данные по средним возрастам также немногочисленны и неоднозначны: в районе Стокгольма (Швеция, Hedengren, 1987) половозрелые самцы были достоверно старше самок (соответственно 3.5 и 2.8 года), однако в другой популяции, немного южнее Стокгольма (Berglind, 1994), достоверных различий не было выявлено (2.23 и 2.14 года). В южной и центральной Швеции (Söderman, 2006) самки были моложе самцов в более южных популяциях и, наоборот, старше – в более северных популяциях, что совпадает с нашими данными по географической изменчивости половых различий в возрастном составе.

Согласно литературным данным, минимальные средние размеры половозрелых особей были выявлены в южных популяциях (обзор см. Glandt, 2006). Максимальная средняя длина тела также была отмечена для популяций в южной части ареала вида (рис. 2): 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) были выявлены также в популяции Мордовии (Ручин и др., 2008 – см. рис. 2), у которой длительность сезона активности сходна с таковой популяции ЗБС. Половой размерный диморфизм не был выявлен только в некоторых южных (или юго-западных) популяциях: в Германии (в р-не Мюнстера, Hartung, 1991), в южной Польше, в Венгрии и Румынии (Babik, Rafinski, 2000), в Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980) и в 2 популяциях юга и центра Украины (Таращук, 1984). Во всех этих случаях возраст особей не определяли, при этом и самцы, и самки характеризовались сравнительно мелкими размерами (как уже отмечалось, кроме популяций Австрии и Словении), что позволяет сделать предположение о преобладании в этих популяциях молодых особей и, соответственно – об их сравнительно низкой выживаемости, медленном росте и раннем достижении половой зрелости. В большинстве исследованных популяций Украины (в том числе и вблизи южной границы вида) размерный половой диморфизм был выявлен (Таращук, 1984; Строилов, 2008). В популяциях Северного Предуралья (Ануфриев, Бобрецов, 1996) и северной части центра Швеции вблизи г. Умеа (Elmberg, 2008) с менее длительным сезоном активности, чем у исследованной нами популяции Кирова, половой диморфизм также не был выявлен. При этом шведская популяция характеризовалась довольно крупными размерами взрослых особей (самки: 56.9 мм, самцы: 54.5 мм).

**Таблица 5.** Сравнение размеров самцов в амplexусе и одиночных самцов, отловленных в нерестовых водоемах

Популяция	Год	Статус самцов	Средняя длина тела, мм
Киров	1998	1	<b>53,79</b>
		2	<b>48,25</b>
	1999	1	<b>55,04</b>
		2	<b>49,10</b>
	2000	1	47,29
		2	51,16
	2001	1	50,33
		2	47,46
	2002	1	<b>54,25</b>
		2	<b>48,86</b>
	2004	1	53,50
		2	54,36
	2006	1	<b>57,50</b>
		2	<b>53,44</b>
ЗБС	1992	1	<b>56,81</b>
		2	<b>55,21</b>
	1993	1	55,12
		2	53,75
	1994	1	56,28
		2	56,46
	1995	1	57,42
		2	56,95
	2003	1	56,10
		2	55,45
	2004	1	54,98
		2	55,09
	2005	1	56,82
		2	56,52
Брянск	2007	1	<b>57,56</b>
		2	<b>60,52</b>
Минск	2006	1	54,56
		2	53,67
	2007	1	53,00
		2	51,67

Примечание. Статус самцов: 1 – в амplexусных парах, 2 – одиночные, также в нерестовом водоеме. Жирным шрифтом отмечены достоверные различия между самцами со статусом 1 и 2.

## *2. Межпопуляционные различия по репродуктивным характеристикам и их влияние на межпопуляционные различия по размерам самок*

Имеющиеся в литературе немногочисленные данные (табл. 3) указывают на отсутствие общей тенденции изменения среднепопуляционных значений плодовитости остромордой лягушки в направлении с юга на север. Результаты более локальных исследований, например, изучение 19 шведских популяций остромордой лягушки, местообитания которых расположены в диапазоне от 55°30'N до 63°43'N (Rasanen et al., 2008), также не позволяют выявить направленные изменения. В этой работе абсолютные значения среднепопуляционной плодовитости не приводятся, но насколько можно судить по рисунку 3А (с. 2558), они изменяются от приблизительно 500 до 1500 яиц.

Аналогичные выявленным нами различия в соотношении темпов роста и созревания были описаны при сравнении равнинной и горной популяций *R. sylvatica* (Berven, 1982). Большинство самок равнинной популяции впервые размножились после 2-й зимовки, а большинство самок горных популяций – после 3-й зимовки. Скорость увеличения плодовитости и объема кладки по мере роста в обеих популяциях были одинаковы, однако скорректированные по длине тела средние значения этих репродуктивных характеристик были больше у самок равнинной популяции.

Выявленный нами уровень дивергенции между южными и более северными популяциями остромордой лягушки оказывается еще более высоким, чем у *R. sylvatica* (Berven, 1982). Исследованные нами популяции различались между собой не только по скорректированным средним значениям  $F$ ,  $RCM$ , и  $E$ , но и по характеру зависимости каждого из этих признаков от длины тела и от возраста (табл. 1). Эти различия указывают на существенно более высокий вклад самок популяций Брянска, Минска и Чернобыля в относительную массу кладки (или репродуктивное усилие), несмотря на сильные различия в размерах самок этих популяций и соответственно – в их средней плодовитости.

Значения относительной массы кладки у остромордой лягушки в литературе встречаются крайне редко. Среднее значение  $RCM$  Талицкой популяции (Зауралье, Свердловская обл.) составляет 32.3 % (при плодовитости 923 яиц и средней длине тела самок 50.92 мм: Ishchenko, 2003) и сходно с соответствующим значением популяции Кирова.

### *3. Возможные причины изменчивости выраженности возрастных и размерных различий между полами и между популяциями*

Данные долговременного исследования популяции ЗБС (Луарков, 2008а) 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 нами 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. Считается, что выживаемость самцов в период размножения должна быть ниже вследствие их большей заметности и более длительного пребывания в нерестовых водоемах (см. Ляпков и др., 2007). Однако выявленные нами половые различия в возрастном составе южных популяций противоречат предположению о лучшей выживаемости самок в период размножения. Ответом на такую низкую выживаемость должно быть более раннее достижение половой зрелости большинством самок, что и наблюдается у всех южных популяций. Выявленные нами в южных популяциях половые различия в возрастном составе указывают на более раннее (чем у самцов) вовлечение части самок в размножение.

У самок остромордой лягушки процесс формирования зрелых яиц (кладки) может конкурировать с процессом роста (Черданцев и др., 1997). Максимальные средние значения плодовитости и относительной массы кладки в каждом из возрастов были выявлены в популяции Брянска, и несколько меньшие значения этих характеристик – в популяциях ЗБС, и Чернобыля. Учитывая выявленные межпопуляционные различия в возрастном составе, можно предположить, что особенности репродукции самок зависят не только от длительности сезона активности данной популяции. У самок двух южных популяций наблюдаются сходные средние значения относительной массы кладки, что, однако, достигается разными способами: у популяции Брянска – за счет повышения плодовитости (т.е. массы кладки), а у популяции Минска (и отчасти Чернобыля) – за счет ограничения размеров (массы) тела самок вследствие более медленного роста. Эти различия могут быть связаны с низкой выживаемостью, что подтверждается минимальным средним возрастом самок популяции Минска и близким к минимальному – самок Чернобыля (рис. 1). Самый медленный рост наблюдался у самок популяции Днепропетровска, поэтому можно предположить, что их репродуктивное усилие должно быть больше, чем у других южных популяций.

Ранее при исследовании темпов роста и репродуктивных характеристик нескольких популяций Чернобыльского района нами было показано, что темпы роста особей обоих полов в возрасте 2- и 3-х лет невысокие, сравнительно с популяциями Брянска и даже ЗБС (Ляпков и др., 2008). Поэтому наиболее вероятной причиной сравнительно низких темпов роста при сохранении высокого уровня вклада в репродукцию у самок популяций Минска и Днепропетровска также может быть низкая влажность их местообитаний, ограничивающая суточную активность (прежде всего – добывание пищи) в течение теплого времени года.

Следует отметить, что причины низких темпов роста самцов трех южных популяций, с учетом выявленной положительной ассортативности по размерам при спаривании, остаются не вполне ясными. Можно лишь предполагать, что самцы этих популяций, так же, как и самки, вынуждены перераспределять больше ресурсов (в сравнении с популяцией Брянска) при созревании в раннем возрасте и поэтому их рост также ограничен. Вероятно, что для первого размножения самцам требуется не меньше ресурсов, чем самкам: эти ресурсы затрачиваются не только на формирование семенников, но и на запасание резервных веществ, необходимых для чрезвычайно энергоемкого поведения во время размножения (вокализация, поиск и конкуренция за самку – Lengagne et al., 2007). Такое объяснение позволяет снять возможное противоречие между требованием увеличения размеров самцов, обусловленным отбором на плодовитость (напомним, что для большинства популяций была выявлена положительная корреляция их размеров не только с размерами, но и с плодовитостью самок) и воспроизводимостью межпопуляционных различий по размерам не только у самок, но и у самцов. Кроме того, мы не исключаем и другой причины, по которой самцы «вынуждены» подстраивать свои размеры под размеры самок: их размеры не должны различаться слишком сильно для осуществления успешного оплодотворения кладки. Такому ограничению соответствует выявленная нами для большинства популяций положительная ассортативность спаривания по размерам и отсутствие размерных различий между спарившимися и одиночными самцами. Кроме того, показано, что доля оплодотворенных яиц в кладке не зависит от размеров самцов или от соотношения размеров самцов и самок в амplexусе (Sagvik, Uller, 2008), однако собранные в природе половозрелые самцы и самки, использованные в этих опытах, чаще имели сходные, чем сильно различающиеся размеры тела.

Таким образом, можно предположить, что наблюдаемая более высокая межпопуляционная изменчивость длины тела самок объясняется более сильными (в сравнении с самцами) межпопуляционными различиями их репродуктивных стратегий. Вместе с тем, самки остромордой лягушки, подобно самкам других видов бурых лягушек, не могут сильно увеличивать размеры тела в ответ на действие отбора на увеличение плодовитости (что показано нами для травяной лягушки – Ляпков и др., 2002), поскольку для них существует ограничение в размерах. Ранее мы предположили (Ляпков и др., 2007), что такое ограничение связано с наземной зимовкой, описанной для большинства исследованных популяций вида, и отсутствие этого ограничения связано со случаями водных зимовок (см. Ляпков, 1997). Естественно, такое ограничение касается и самцов, однако в большинстве популяций они несколько крупнее самок благодаря эффектам полового отбора, проявляющимся в большинстве популяций вида. Эта предложенная гипотеза объясняет как редкий случай пполого диморфизма, при котором самцы крупнее самок (см. Введение), так и более низкую (чем у самок) межпопуляционную изменчивость длины тела самцов остромордой лягушки.



## Выводы

1. У остромордой лягушки в европейской части ареала половой диморфизм по длине тела четко выражен на большей территории, за исключением популяций, обитающих вблизи южной границы ареала и некоторых северных популяций.

2. Онтогенетический механизм формирования этих половых различий – более быстрый рост самцов и, соответственно, их более крупные размеры в модальном и близких к нему возрастных классах.

3. Степень выраженности размерного полового диморфизма изменчива как в южных, так и в северных популяциях, причем отсутствие достоверных различий по длине тела связано как со сравнительно мелкими, так и крупными среднепопуляционными размерами.

4. Самцы и самки впервые размножаются после второй зимовки, причем доля наиболее молодых половозрелых особей увеличивается в направлении с севера на юг и максимальна в самой южной из исследованных популяций Днепропетровской области Украины. У особей обоих полов выживаемость до первого и каждого последующего размножения в южных популяциях сравнительно ниже, а средний возраст меньше, чем в центральных и северных популяциях.

5. В южных популяциях доля сравнительно молодых размножающихся особей выше у самцов, чем у самок, а в центральной и северной популяции, наоборот, ниже. В результате в южных популяциях самцы в среднем старше самок, а в более северных популяциях – моложе. Эти различия обусловлены половыми различиями в выживаемости, однако причины более высокой выживаемости самцов в южных популяциях точно не установлены.

6. Сравнительно медленный рост у самок южных популяций в возрасте 2-х и 3-х лет связан с их более высоким вкладом в репродукцию. У самок старше 3-х лет вклад в репродукцию остается высоким (в сравнении с более северными популяциями), однако это не препятствует их более быстрому росту.

7. Репродуктивная стратегия самок южных популяций характеризуется в целом более быстрым увеличением плодовитости и вклада в репродукцию по мере увеличения длины тела.

8. Самцы некоторых из исследованных популяций (не только южных, но и более северных) более сходны по средним размерам, чем самки тех же популяций. В итоге, межпопуляционная изменчивость длины тела самцов в целом ниже, чем у самок, что объясняется, прежде всего, более высокой изменчивостью у самок величины вклада в репродукцию, а также – более сильными различиями по средним возрастам самок.

9. Более мелкие размеры самцов южных популяций (в сравнении с более северными) в возрасте 2-х и 3-х лет могут быть обусловлены их большим вкладом в репродукцию, а также возможными неблагоприятными условиями местообитаний (низкая влажность), действующими и на самок тех же популяций.

10. Более крупные размеры самцов всех исследованных популяций обуславливают большее количество оставляемых потомков, но обычно не влияют на успех спаривания.

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 06-04-81027 и 10-04-90042. Авторы благодарны за помощь в сборе материала в Кировской области Ю.А. Кабардиной, в Чернобыльском р-не Киевской области – В.Г. Черданцеву и Е.М. Черданцевой, в Минской области – Е.В. Корзуну и Р.В. Новицкому, а также Э.М. Смириной за многочисленные консультации по вопросам определения возраста.

## Литература

- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В.** Фауна европейского северо-востока России. Амфибии и рептилии. Т. IV. Спб.: Наука, 1996. 130 с.
- Бобылев Ю.П.** Репродуктивные особенности фоновых видов бесхвостых амфибий биогеоценозов степной зоны юго-востока УССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск: ДГУ, 1980. 27 с.
- Гончаренко Г. Є.** Земноводні Побужжя. Монографія. Київ: Наук. Світ. 2002. 219 с.
- Ищенко В.Г.** Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 1978. 148 с.
- Кутенков А.П.** Экологические особенности размножения и развития редкого и массового вида лягушек Карелии//Повышение репродуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1982. С. 41 – 42.
- Кутенков А.П.,** Размножение и некоторые черты экологии остромордой лягушки в средней Карелии//Вид и его продуктивность в ареале. Ч. V. Вопросы герпетологии. Свердловск: Полиграфист, 1984. С. 25.
- Ляпков С.М.** Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки//Зоол. ж., 1997. Т. 76, № 3. С. 356 – 363.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С.** Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.)//Зоол. ж., 2002. Т. 8, № 10. С. 1251 – 1259.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С.** Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики//Зоол. ж., 2004. Т. 83, Вып. 11. С. 1375 – 1386.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М.** Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. ж., 2007. Т. 86, Вып 4. С. 475 – 491.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М.** Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*)//Журн. общ. биол., 2008. Т. 69, № 1. С. 25 – 43.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М.** Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий// Журн. общ. биол., 2010. Т. 71, № 2. (в печати).
- Ручин А. Б., Лукьянов С. В., Рыжов М. К., Чихляев И. В.** Биология остромордой лягушки *Rana arvalis* в Мордовии. Сообщение 2. Размножение, активность и питание//Биол. науки Казахстана, 2008. № 2. С. 24 – 33.
- Смирин Э.М.** Годовые слои в костях травяной лягушки//Зоол. ж., 1972. Т. 51. Вып. 10. С. 1529 – 1534.
- Строилов М.В.** Изменчивость остромордых лягушек (*Rana arvalis*) из Харьковской области по относительным размерам ног и головы//Вопросы герпетологии. Пушино – Москва: ЗИН РАН. 2008. С. 384 – 389.
- Таращук С.В.** Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины// Вестн. зоол., 1984. № 5. С. 80 – 82.
- Терентьев П.В.** Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных//Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1951. Т. 56, № 2. С. 14 – 23.
- Фомичев С.Н.** Экология островных популяций бурых лягушек Карелии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 24 с.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М.** Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis*//Зоол. ж., 1997. Т. 76, вып. 2. С. 187 – 198.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И.** Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наукова Думка, 1980. 268 с.
- Яковлев В.А.** О размножении и развитии остромордой лягушки, *Rana arvalis* в Алтайском заповеднике//Экология и систематика амфибий и рептилий. Труды ЗИН АН СССР. Т. 89. Л., 1979. С. 109 – 117.
- Babik W., Rafinsky J.** Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe//J. Zool. Syst. Evol. Research, 2000. Vol. 38. P. 239 – 247.
- Berger L., Rybacki M.** Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland//Alytes, 1993. Vol. 11, No 1. P. 17 – 24.

- Berglund S.-A.** Sexual strategies and size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis* Nilsson). Honour's thesis. Zoological Institute, University of Gxteborg, 1994. 22 p.
- 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, No 5. P. 962 – 983.
- 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. Vol. 60, No 10. P. 2004 – 2011.
- Elmberg J.** Ecology and natural history of the moor frog (*Rana arvalis*) in boreal Sweden//Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl., 2008. Vol. 13. P. 179 – 194.
- Glandt D.** Der Moorfrosch. Bielefeld: Laurenti, 2006. 160 S.
- Hartung H.J.** Untersuchungen zur terrestrischen Biologie von Population des Moorfrosches (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) unter besonderer Berücksichtigung der Jahresmobilität. Dissertation. Hamburg, 1991. 139+11 S.
- 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.
- Ishchenko V.G.** The measurement of reproductive effort in amphibians//Russian Journal of Herpetology, 2003. Vol. 10, № 3. P. 207 – 212.
- Leclair R.Jr., Leclair M.H., Dubois J., Daoust J.-L.** Age and size of Wood Frogs, *Rana sylvatica*, from Kuujuarapik, Northern Quebec//Canadian Field-Naturalist, 2000. Vol. 114, No 3. P. 381 – 387.
- Lengagne T., Arthaud F., Cormier M., Joly P.** Cost of sexually embracing a large female offset by the number of eggs fertilized for small male *Bufo bufo* L.//Biol. J. Linn. Soc., 2007. Vol. 92. P. 755 – 762.
- 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.
- Lyapkov S.M.** A long-term study on population ecology of the moorfrog in Moscow province, Russia//Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl., 2008a. Vol. 13. P. 211 – 230.
- Monnet J.-M., Cherry M.I.** Sexual size dimorphism in anurans//Proc. R. Soc. Lond. Ser. B, 2002. Vol. 269. P. 2301 – 2307.
- Morrison C., Hero J.-M.** Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review//Journal of Animal Ecology, 2003. Vol. 72. P. 270 – 279.
- Pintar M.** Zur Bionomie von Anuren aus Lebensraeumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau)//Folia Zoologica, 1984. Vol. 33. P. 263 – 276.
- Poboljšaj K., Cipot M., Lešnik A.** Distribution and status of the moorfrog in Slovenia // Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl., 2008. Vol. 13. P. 317 – 328.
- Rasanen K., Soderman F., Laurila A., Merila J.** Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*//Ecology, 2008. Vol. 89, No 9. P. 2553 – 2562.
- Sagvik J., Uller T.** The role of male and female body size for amplexus and fertilization success in the moor frog (*Rana arvalis*): a laboratory test//Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl., 2008. Vol. 13. P. 151 – 158.
- Shine R.** Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia//Copeia, 1979. No 2. P. 297 – 306.
- Söderman F.** Comparative population ecology in moor frogs with particular reference to acidity// Digital comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of Science and Technology. Uppsala University, 2006. 30 p.
- van Gelder J.J., Oomen H.C.J.** Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. I. *Rana arvalis* Nilsson: reproduction, growth, migration and population fluctuations//Neth. J. Zool., 1970. Vol. 20. No 2. P. 238 – 252.

**Peculiarities of age composition, size sexual differences  
and reproductive characteristics in *Rana arvalis* populations  
from southern part of the range**

Lyapkov S. M.<sup>1</sup>, Kornilova M. B.<sup>1</sup>, Marchenkovskaya A. A.<sup>2</sup>, Missura A. N.<sup>2</sup>, Gasso V. Y.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>, Faculty of Biology, Moscow Lomonosov State University, Vorobiovi Gory, 1/12,  
Moscow, 119899, Russia; lyapkov@mail.ru

<sup>2</sup>, Institute of Biology, Dnipropetrovsk National University, Naukova Vul., 13,  
Dnipropetrovsk, 49050, Ukraine

<sup>3</sup>, Department of Zoology and Ecology, Dnipropetrovsk National University, Naukova Vul., 13,  
Dnipropetrovsk, 49050, Ukraine

The direction and extent of sexual differences in body length and age composition were studied in six geographically remote populations of *Rana arvalis*. Due to higher growth rate, the males of a given population were usually larger than females at the ages of two, three and four years as well as on average. This difference was slightly expressed in the northern population (Kirov province) and was not revealed in the most southern population of Dnepropetrovsk province. The degree of expression of sexual size dimorphism differed maximally among other southern populations. In the specimens of both sexes, the mean age was lower in southern populations than in northern ones. At the same time, the males were in average older than the females in southern populations but younger – in the northern ones. Fecundity and relative clutch mass in the females from southern populations as well as the rate of increase of these reproductive characteristics with body length growth were in general higher than in the northern populations. The among-population variation in age and body length was higher in females than in males due to higher variation in female reproductive investment and age at first reproduction.