

УДК 597.828

## ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*) ТРАНСФОРМИРОВАННОГО МЕСТООБИТАНИЯ (ХАНТЫ-МАНСКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ – ЮГРА)

© 2018 г. Д. В. Ибрагимова<sup>1, \*</sup>, С. М. Ляпков<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт естественных и технических наук бюджетного учреждения высшего образования ХМАО–Югры Сургутского государственного университета, Сургут 628412, Россия

<sup>2</sup> Биологический факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

\*e-mail: [dv\\_ibragimova@mail.ru](mailto:dv_ibragimova@mail.ru); \*\*e-mail: [lyapkov@mail.ru](mailto:lyapkov@mail.ru)

Анализировали различия демографических и морфологических характеристик половозрелых особей остромордой лягушки из нарушенного и естественного местообитаний, вблизи г. Сургута. Самки из нарушенного местообитания были достоверно мельче самцов, а также достоверно моложе и мельче самок из естественного местообитания. Направленность половых различий в обеих популяциях была такой же, как в большинстве других исследованных ранее популяциях вида. Выявленные низкие средние значения длины тела (но не возраста) в популяциях из местообитаний со сравнительно коротким периодом активности соответствуют общей закономерности изменения размеров взрослых остромордых лягушек в зависимости от длительности сезона активности в различных частях их обширного ареала. Половые различия по большинству исследованных признаков обусловлены лишь различиями в общих размерах; не зависят от общих размеров различия лишь по немногим признакам, которые, вероятно, обеспечивают самцам успех спаривания. Морфологической специфики, связанной с различными условиями существования двух расположенных близко друг от друга популяций, не выявлено. Относительная длина бедра и голени достоверно больше у самцов, чем у самок не только в двух сургутских, но и во всех ранее исследованных популяциях, что не связано с более крупными размерами самцов. У обоих полов при переходе от более южных популяций к более северным наблюдались закономерное увеличение относительной ширины головы и уменьшение относительной длины бедра и голени, также независимо от средних значений возраста и длины тела.

**Ключевые слова:** остромордая лягушка, *Rana arvalis*, длина тела, морфологические признаки, половые и межпопуляционные различия

DOI: 10.7868/S004451341802006X

Основной причиной географических различий размерно-возрастного состава половозрелых особей в популяциях амфибий являются неодинаковые темпы роста и полового созревания, что было показано, в частности, на примере остромордой лягушки (*Rana arvalis*) (Ляпков и др., 2008). Самки южных популяций этого вида достигают половой зрелости и начинают размножаться после второй зимовки, а большинство самок популяции центральной части ареала – на 1 или 2 года позднее (Ляпков и др., 2007а). В результате половозрелые самки южных популяций представлены в основном 2- и 3-летними особями и в среднем на 1.5 года моложе, чем в популяциях центральной части ареала. Однако более раннее созревание самок происходит за счет более сильного снижения темпов роста, приводящего к их сравнительно мелким размерам при первом размножении, поэтому в течение

первых 2 лет жизни самки южных популяций растут медленнее и оказываются в среднем более мелкими, чем самки популяции центральной части ареала. Эти размерные различия усиливаются также вследствие того, что у самок южных популяций частоты старших возрастов и, соответственно, – их средние возраста, ниже. С другой стороны, у самцов (как южных, так и более северных популяций) темпы роста до и после достижения половой зрелости не ограничены столь жестко как у самок, и их размеры в возрасте 2 и 3 лет превышают таковые у самок (Ляпков и др., 2007). Насколько отчетливо проявляются эти закономерности у вида в целом – до сих пор не вполне ясно, хотя обзор литературных данных позволяет объяснить сильные межпопуляционные различия в размерах и самцов, и самок на основе различий в длительности

сезона активности в пределах широкого ареала вида (Ляпков, 2013).

Половые различия по размерам взрослых особей у амфибий принято считать следствием не только полового, но и других форм отбора (Monnet, Cherry, 2002; Liao et al., 2015). Однако как причины, так и сам процесс формирования таких различий у бесхвостых амфибий недостаточно изучены. Согласно распространенному мнению (Monnet, Cherry, 2002), одной из причин полового диморфизма являются демографические различия: средний возраст самок обычно больше, чем у самцов, и поэтому самки крупнее. Однако эта гипотеза не принимает в расчет возможных половых различий темпов роста, хотя более высокие темпы роста особей одного из полов должны увеличивать их размеры в каждом из возрастов. Половые различия могут быть также следствием существенно более сильного влияния отбора на плодовитость у самок, что показано лишь в немногих исследованиях (Северцов, 2008, с. 37; Liao et al., 2015, 2016).

Согласно литературным данным, у остромордой лягушки не только выраженность, но и направленность размерных половых различий подвержены географической изменчивости: в одних популяциях взрослые самцы крупнее самок, причем иногда даже при большем значении среднего возраста самок, тогда как в других – различий в длине тела не выявлено (обзор см. Ляпков и др., 2010; Ляпков, 2013). Изменчивость направленности и выраженности половых различий у остромордой лягушки может демонстрировать не только длина тела, но и морфологические признаки, при этом примеры внутривидовой (межпопуляционной) изменчивости морфологических признаков этого вида в литературе встречаются сравнительно редко и касаются обычно диагностики подвидов (Писанец, 2007). В то же время функциональная специализация самок как следствие отбора на увеличение плодовитости может вести к относительному укорочению их задних конечностей (Черданцев и др., 1997). Известно также, что на репродуктивный успех самцов влияют абсолютные и относительные величины размеров конечностей (Ляпков и др., 2007).

Изменчивость демографических характеристик и морфологических признаков амфибий, особенно широкоареальных видов, в том числе и бурых лягушек, исследована не только в естественной среде, но и в нарушенных местообитаниях, таких как города и территории промышленных предприятий. В ряде случаев показано, что популяции таких трансформированных местообитаний характеризуются своеобразием как демографических (более ранним наступлением половой зрелости, более высокой плодовитостью), так и морфологических (более крупными размерами, иным соотношением вариантов окраски, чем в естественных популяциях) особенностей

(Ибрагимова, Стариков, 2013; Vershinin, 2002; Vershinin et al., 2015).

Поэтому целью нашей работы было сравнение демографических и морфологических характеристик двух соседних популяций остромордой лягушки. Обе эти популяции обитают вблизи г. Сургут, в зоне климатического пессимума, характеризующегося краткостью теплого сезона (около 4 мес, по сравнению с 6 мес в Подмосковье). Одна из этих популяций испытывает сильную антропогенную нагрузку, вторая, служившая контролем, не испытывает такой нагрузки. Соответственно, задачами нашей работы были: 1) выявление размерных половых различий в популяциях остромордой лягушки из нарушенного и естественного местообитаний одного региона со сравнительно коротким периодом активности; 2) изучение динамики формирования этих различий по мере роста и взросления после достижения половой зрелости; 3) анализ связи половых и межпопуляционных различий по длине тела с половыми и межпопуляционными различиями по отдельным морфологическим признакам; 4) сравнение полученных данных с результатами аналогичных исследований в других частях ареала вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в местообитаниях двух популяций остромордой лягушки с различной антропогенной нагрузкой. Первая из них находилась в промышленной зоне города Сургут (далее для краткости – Сургут, 61°16'46" с.ш., 73°30'45" в.д.), вблизи плотины Сургутской ГРЭС-2 на осоково-хвощёвом лугу, в осиново-ивово-осоковом кустарнике и тростниково-осоковом ивняке, которые подвергались сильной антропогенной нагрузке. Это воздействие на исследованные биотопы и окружающую территорию сводилось к сильному загрязнению, в том числе и мелких водоемов (постоянный выброс продуктов сгорания попутного газа), а также влиянию находящихся поблизости свалки мусора, автодороги и собственно территории ГРЭС и водохранилища. Контрольный участок, антропогенная нагрузка на который практически отсутствовала, находился в 28 км северо-восточнее г. Сургут (далее для краткости – Контроль, 61°15'21" с.ш., 73°28'35" в.д.). Этот "контрольный" биотоп представлял собой верховое кустарничково-сфагновое болото и прилегающие открытые заболоченные участки, не имеющие древесной растительности. Отлов животных в местообитаниях обеих популяций осуществляли с помощью ловчих цилиндров, с мая по сентябрь 2011 г.

Возраст всех особей (52 самок и 38 самцов) определяли с помощью стандартной скелетохронологической методики. Для этого исследовали окрашенные поперечные срезы, изготовленные

из середины диафиза голени с помощью микротома с замораживающим столиком (Смирин, 1989). Для определения возраста и оценки возраста достижения половой зрелости были использованы также немногочисленные неполовозрелые особи. Основная проблема точного определения возраста состоит в оценке количества резорбированных линий склеивания, соответствующих первой и второй (реже) зимовкам (Смирин, Макаров, 1987; Hemelaar, 1985). Согласно проведенным измерениям, у особей исследованных нами популяций Сургута диаметр первой линии склеивания не превышал 0.87 мм, соответственно, при определении возраста мы принимали, что у особей с диаметром костномозговой полости более 0.87 мм произошла полная резорбция этой первой линии. Срезы диафизов всех особей были исследованы обоими авторами, и окончательное решение в случае несоответствия принималось при повторном совместном рассмотрении всех таких случаев.

Для оценки “морфооблика” исследованных популяций были измерены 12 признаков, общепринятых в морфометрии бурых лягушек (Терентьев, 1950; Ноздрачев, Поляков, 1994): *L* – длина тела; *L.c.* – длина головы; *Lt.c.* – ширина головы; *D.r.o.* – расстояние от кончика морды до переднего края глаза; *L.o.* – длина глазной щели; *Lt.p.* – наибольшая ширина верхнего века; *Sp.p.* – наименьшее расстояние между внутренними краями верхних век; *Sp.n.* – расстояние между ноздрями; *L.tym.* – наибольшая длина барабанной перепонки, *F* – длина бедра; *T* – длина голени; *D.p.* – длина первого пальца задней конечности, от дистального основания внутреннего пяточного бугра до конца пальца; *C.int.* – длина пяточного бугра. Были рассчитаны морфологические индексы: *L.c./Lt.c.*; *L.c./Lt.c.*; *L.o./L.tym.*; *L.c./D.r.o.*; *D.p.l./C.int.*; *T./C.int.*, а также относительные величины каждого из признаков, т.е. отношение данного признака к длине тела.

Статистическая обработка материала производилась с помощью пакета программ STATISTICA 10.0. На первом этапе выясняли, соответствует ли характер зависимости каждого из признаков от длины тела линейной ( $Y = a + b \times L$ , где *Y* – данный признак, *L* – длина тела) и аллометрической ( $Y = a \times L^b$ ) моделям. Величины доли изменчивости, объясняемой каждой из этих моделей, были сходными (см. Результаты). Поэтому в качестве показателя относительной величины каждого из морфологических признаков использовали линейный индекс, т.е. отношение величины данного признака к длине тела. Различия между средними значениями оценивали с помощью множественных сравнений в рамках дисперсионного анализа с фиксированными эффектами. Были применены трехфакторная (факторы: популяции, пол

и возраст) и двухфакторная (факторы: популяции и пол) схемы. Для сравнения данных по длине тела двух исследованных популяций с данными по популяциям других регионов (см. Обсуждение) использовали однофакторную схему (фактор: популяции), отдельно для самцов и самок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Межпопуляционные и половые различия по возрасту и длине тела

#### Половые различия по возрастному составу и длине тела в пределах каждой популяции

Возраст небольшого числа неполовозрелых особей обеих популяций (14 самок и 10 самцов) был сходным: 1 или 2 зимовки. В популяции Сургута минимальный выявленный нами возраст первого размножения составил 3 года и у самцов, и у самок (табл. 1). В возрасте 3 и 4 лет половых различий по длине тела не выявлено (табл. 1) в обеих популяциях. При объединении особей двух этих возрастов (табл. 2) достоверные половые различия также не выявлены, хотя самцы были несколько крупнее самок. В популяции Контроля достоверных половых различий не выявлено ни у 2-летних особей, ни у особей более старших возрастов. Таким образом, достоверно более крупные размеры самцов при объединении данных по всем возрастам и при отсутствии половых различий по среднему возрасту выявлены только в популяции Сургута (табл. 2). Максимальные значения возраста (5 лет) были выявлены в популяции Контроля.

#### Межпопуляционные различия по возрасту и длине тела

Сравнение самок двух исследованных популяций показало, что более крупными размерами в возрасте и 3 (достоверно), и 4 лет характеризовались особи популяции Контроля. Как уже отмечалось (табл. 1), 5-летние особи были выявлены только в популяции Контроля, и в итоге самки

**Таблица 1.** Средневозрастные значения длины тела (мм) половозрелых особей исследованных популяций

Популяция	Пол	Возраст	<i>n</i>	<i>L</i> .
Сургут	самки	3	11	35.05
		4	3	47.01
	самцы	3	7	37.79
		4	4	49.14
Контроль	самки	3	11	40.35
		4	8	46.89
		5	5	52.58
	самцы	3	7	42.52
		4	6	44.76
		5	4	50.54

**Таблица 2.** Средние значения возраста, длины тела (мм), абсолютных (мм) и относительных значений морфометрических признаков половозрелых самок и самцов исследованных популяций

Признак (или индекс)	Самки		Самцы	
	Сургут	Контроль	Сургут	Контроль
	<i>n</i> = 14	<i>n</i> = 24	<i>n</i> = 11	<i>n</i> = 17
Возраст	<b>3.21</b>	<b>3.75</b>	3.36	3.82
<i>L.</i>	37.62	<b>45.08</b>	<u>41.92</u>	45.19
<i>L.c.</i>	<b>11.72</b>	<b>15.10</b>	<i>12.86</i>	<i>15.36</i>
<i>L.t.c.</i>	<b>12.84</b>	<b>15.77</b>	<u>14.76</u>	16.06
<i>D.r.o.</i>	<b>5.11</b>	<b>6.67</b>	<i>5.42</i>	<i>6.67</i>
<i>L.o.</i>	3.99	<b>4.90</b>	<i>3.92</i>	<i>4.95</i>
<i>L.t.p.</i>	<b>2.37</b>	<b>2.91</b>	<i>2.45</i>	<i>2.78</i>
<i>Sp.p.</i>	2.83	3.11	2.95	3.14
<i>Sp.n.</i>	<b>3.16</b>	<b>3.51</b>	<i>3.21</i>	<i>3.65</i>
<i>L.tym.</i>	1.90	<b>2.72</b>	<u>2.29</u>	<i>2.64</i>
<i>F.</i>	<b>16.75</b>	<b>20.17</b>	<u>19.16</u>	20.76
<i>T.</i>	<b>15.81</b>	<b>20.33</b>	<u>19.07</u>	21.00
<i>D.p.</i>	<b>3.74</b>	<b>4.37</b>	4.18	4.61
<i>C.int.</i>	1.81	<b>2.41</b>	<u>2.20</u>	2.44
<i>L.c./L.t.c.</i>	0.923	0.961	<i>0.875</i>	<i>0.959</i>
<i>L.c./L.o.</i>	<b>2.984</b>	<b>3.092</b>	3.294	3.123
<i>L.o./L.tym.</i>	<b>2.153</b>	<b>1.827</b>	<u>1.804</u>	1.874
<i>L.c./D.r.o.</i>	2.348	2.271	2.401	2.310
<i>D.p./C.int.</i>	2.110	1.865	1.960	1.840
<i>T./C.int.</i>	8.873	8.654	8.705	8.708
<i>L.c./L.</i>	<b>0.314</b>	<b>0.336</b>	<i>0.308</i>	<i>0.340</i>
<i>L.t.c./L.</i>	0.341	0.350	0.353	0.356
<i>D.r.o./L.</i>	<b>0.136</b>	<b>0.149</b>	<i>0.130</i>	<i>0.148</i>
<i>L.o./L.</i>	<u>0.107</u>	0.109	<u>0.094</u>	<i>0.110</i>
<i>L.t.p./L.</i>	0.063	0.065	0.059	0.062
<i>Sp.p./L.</i>	0.075	0.070	0.071	0.070
<i>Sp.n./L.</i>	<b>0.085</b>	<b>0.078</b>	0.078	0.081
<i>L.tym./L.</i>	<b>0.050</b>	<b>0.061</b>	0.055	0.058
<i>F./L.</i>	0.446	0.448	0.457	0.460
<i>T./L.</i>	<b>0.420</b>	<b>0.453</b>	<u>0.454</u>	0.464
<i>D.p./L.</i>	0.100	0.097	0.101	0.102
<i>C.int./L.</i>	<b>0.048</b>	<b>0.054</b>	0.053	0.054

Примечание. Достоверные различия между двумя популяциями отмечены жирным шрифтом или курсивом, между полами – подчеркиванием. *n* – объем выборки.

этой популяции были достоверно крупнее самок популяции Сургута. Среди самцов в возрасте 3 лет достоверно более крупными были особи также

популяции Контроля, но в возрасте 4 лет – популяции Сургута. В итоге различие между самцами двух популяций было недостоверным (при сохранении такой же направленности, как у самок). Эти межпопуляционные различия соответствовали различиям по возрасту: у обоих полов средний возраст был выше у особей популяции Контроля, чем Сургута (у самок – достоверно).

#### *Межпопуляционная изменчивость выраженности размерных половых различий*

В обоих исследованных популяциях были выявлены слабые половые различия по среднему возрасту: при сходном возрастном составе самцы были ненамного (и недостоверно) старше самок (табл. 1 и 2). Средняя длина тела самцов также была больше, чем у самок, в популяции Сургута – достоверно, в популяции Контроля – недостоверно (табл. 2). Как уже отмечалось, более мелкие средние размеры самок Сургута (по сравнению с Контролем) объясняются отсутствием в этой популяции половозрелых особей старше 4 лет и сравнительно мелкими размерами 3-летних самок. Это означает, что у половозрелых особей обеих исследованных популяций по мере взросления половые различия (более крупные самцы) не усиливаются, а наоборот, ослабевают.

#### **Межпопуляционные и половые различия по морфометрическим признакам**

##### *Зависимость морфологических признаков от длины тела*

Характер зависимости каждого без исключения признака от длины тела одинаково хорошо описывается как линейной, так и аллометрической моделью (табл. 3). Поэтому мы использовали линейные индексы, т.е. отношение данного признака к длине тела, в качестве характеристики относительной величины каждого признака. По величине коэффициента детерминации ( $R^2$ ) все признаки можно условно разделить на 3 группы. К первой относятся признаки с максимальным значением  $R^2$  (от 0.917 до 0.970 – в табл. 3 выделены светло-серой заливкой), причем в эту группу входят только длина больших отделов конечностей (бедро и голени) и размеры головы (длина и ширина). Ко второй группе – те, у которых  $R^2$  несколько меньше (от 0.886 до 0.710 – в табл. 3 выделены темно-серой заливкой), в нее входят как отделы конечностей, так и промеры отдельных структур головы. К третьей группе относится всего один признак (*Sp.p.*), низкое значение  $R^2$  (от 0.430 до 0.452) для которого может быть обусловлено спецификой его измерения (некоторой неопределенностью расположения точек, между которыми производится измерение). Поэтому можно предположить, что сила связи

**Таблица 3.** Коэффициенты детерминации, соответствующие линейной и аллометрической моделям зависимости данного морфологического признака от длины тела

Признак, мм	Линейная модель		Аллометрическая модель	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
<i>L.c.</i>	0.917	0.920	0.918	0.920
<i>Lt.c.</i>	0.967	0.954	0.967	0.955
<i>D.r.o.</i>	0.885	0.822	0.886	0.821
<i>L.o.</i>	0.874	0.758	0.878	0.760
<i>Lt.p.</i>	0.801	0.725	0.803	0.728
<i>Sp.p.</i>	0.433	0.452	0.430	0.449
<i>Sp.n.</i>	0.731	0.710	0.735	0.721
<i>L.tym.</i>	0.831	0.787	0.834	0.787
<i>F.</i>	0.949	0.939	0.949	0.938
<i>T.</i>	0.935	0.970	0.934	0.968
<i>D.p.</i>	0.793	0.814	0.796	0.812
<i>C.int.</i>	0.751	0.801	0.748	0.795

Примечания. Уравнения моделей приведены в разделе “Материал и методика”. Объемы выборок: самки  $n = 52$ , самцы  $n = 38$ . Серой заливкой разной насыщенности отмечены признаки с различной силой влияния на них длины тела (раздел “Результаты”).

признака с длиной тела зависит от абсолютных размеров данного признака. Следует также отметить, что различие по  $R^2$  между полами было очень слабым у всех без исключения признаков (табл. 3).

#### **Половые различия по морфологическим признакам**

Половые различия по данному морфологическому признаку могут быть обусловлены лишь различиями в общих размерах (при условии его достаточно сильной корреляции с длиной тела, что было показано выше), но могут выявляться и вне зависимости от размеров. Большинство исследованных нами признаков относится к первой группе: для их абсолютных значений половые различия существуют (табл. 2, верхняя часть), для индексов – отсутствуют (табл. 2, нижняя часть). Поскольку были выявлены достоверные половые различия по длине тела только в популяции Сургута, различия между полами по ряду морфологических признаков (*Lt.c.*, *L.tym.*, *F.*, *T.*, *C.int.*) выявлены тоже только для этой популяции. Недостоверные различия, имеющие такую же направленность (т.е. большие значения у самцов, для признака *T./L.* эти различия достоверны) демонстрировали индексы тех же признаков, причем эта тенденция проявлялась только в популяции Сургута. Единственный признак, по относительной величине которого были выявлены достоверные половые различия и который был достоверно больше у самок (а не у самцов), – это *L.o./L.*, причем по его абсолютной величине

половых различий не выявлено. Из индексов, не включающих в себя длину тела, различие между полами было выявлено также для *L.o.* (*L.o./L.tym.*, у самок достоверно больше, чем у самцов, в популяции Сургута).

#### **Межпопуляционные различия по морфологическим признакам**

Как и в случае различий между полами, различия по большинству признаков между популяциями были обусловлены достоверно меньшей длиной тела самок популяции Сургута, по сравнению с Контролем (табл. 2). Для некоторых из этих признаков (*L.c.*, *D.r.o.*, *L.o.*, *Lt.p.*, *Sp.n.*, *L.tym.*) были выявлены достоверные межпопуляционные различия и среди самцов (поскольку, как уже отмечалось, самцы Сургута также были мельче, чем в Контроле).

По относительным величинам четырех признаков (*Sp.n./L.*, *L.tym./L.*, *T./L.* и *C.int./L.*) различия между популяциями были выявлены только среди самок, по относительным величинам двух других признаков (*L.c./L.* и *D.r.o./L.*) – и среди самок, и среди самцов. По некоторым индексам, не включающим в себя длину тела (*L.c./Lt.c.*, *L.c./L.o.* и *L.o./L.tym.*), также были выявлены достоверные различия между популяциями.

Таким образом, и половые, и межпопуляционные различия по большинству морфологических признаков обусловлены различиями в длине тела. Специфики “морфооблика”, связанной

с различными условиями существования двух расположенных близко одна от другой популяций, не выявлено.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Межпопуляционные и половые различия по возрасту и длине тела: сравнение полученных результатов с данными по географически удаленным популяциям вида

Сравнительно мелкие средние размеры половозрелых особей популяций Сургута и Контроля в целом соответствуют ранее выявленной более общей картине географической изменчивости: близкие к минимальному средние значения длины тела половозрелых особей выявлены у популяций, местообитания которых характеризуются сравнительно коротким сезоном активности, вследствие низких ежегодных приростов (Ляпков, 2013). Наши результаты по другим, географически удаленным популяциям этого вида с обширным ареалом также подтверждают выявленную закономерность: наиболее высокие ежегодные приросты наблюдаются в южной части ареала вида (Киевской обл. – Ляпков и др., 2010 и Брянской обл. – Ляпков, Волонцевич, 2013), поэтому при сходном возрастном составе особи этих южных популяций имеют большие средние размеры, а особи из более северных популяций (Матковский и др., 2011) – существенно более мелкие размеры. Несколько неожиданным результатом были сравнительно невысокие средние значения возраста половозрелых особей, поскольку для половозрелых особей популяций с коротким сезоном активности характерны высокие средние значения возраста (Ляпков, 2013). Несколько более крупные размеры половозрелых особей других исследованных популяций ХМАО–Югры объясняются лишь более быстрым ростом “загородных” популяций из менее нарушенных местообитаний, поскольку данные о среднем возрасте половозрелых особей были сходными (самки: 3.73 года, самцы: 3.36 – Матковский и др., 2011, табл. 2). Выявленные нами в популяциях Сургута и Контроля относительно слабые (и не всегда достоверные) половые различия по длине тела также соответствуют выявленной для вида общей тенденции (Ляпков, 2013) и связаны со сравнительно сильным ограничением приростов особей обоих полов в популяциях из местообитаний со сравнительно коротким периодом активности.

Вместе с тем наши данные по нескольким географически удаленным популяциям и обзор литературных данных по длине тела и возрастному составу многих популяций из различных частей ареала вида (Луарков, 2008; Ляпков и др., 2008) позволили прийти к заключению, что наиболее

общей закономерностью является более быстрый рост самцов, вследствие чего самцы обычно достоверно крупнее самок. Результаты исследования двух сургутских популяций соответствуют этой закономерности (самцы в каждом возрасте крупнее). Кроме того, достоверные половые различия, выявленные в популяции Сургута, не связаны со средним возрастом, по которому достоверных половых различий в обеих этих популяциях не выявлено. Отметим также, что выявленная у остромордой лягушки закономерность представляет собой редкий случай направленности размерных половых различий: у большинства видов бесхвостых амфибий самки крупнее самцов (обзор см. Shine, 1979; Kupfer, 2007). Причины такого своеобразия вида неясны: например, у травяной лягушки, близкого к остромордой лягушке широкоареального вида умеренной зоны со сходной экологией, в большинстве популяций выявлены сравнительно крупные размеры самок (Ляпков, 2012).

### Межпопуляционная изменчивость выраженности половых различий и различий по морфологическим признакам

Выявленные сильные различия в размерах между географически удаленными популяциями делают корректным сравнение только относительных величин каждого из признаков. Из признаков головы, для *Sp.n./L.* имеются данные по наибольшему числу популяций (Московской, Брянской, Киевской областей и пригорода Томска – Ляпков и др., 2010; Ляпков и др., 2012): в большинстве популяций половые различия были недостоверными, а общая тенденция заключалась в несколько более высоких значениях этого индекса у самцов. Однако у самок популяции Сургута среднее значение этого индекса было выше, чем у самцов. В целом и у самцов, и у самок прослеживается тенденция к увеличению этого индекса по мере увеличения среднепопуляционных значений *L.* Вместе с тем у наиболее мелких самок Сургута значение этого индекса было больше, чем у несколько более крупных самок популяции Томска, что указывает на его нелинейное изменение по мере увеличения длины тела. Имеются также сравнительные данные по изменчивости трех других признаков головы (*L.c./L.*, *Lt.c./L.* и *D.r.o./L.*) для популяций Московской и Брянской обл. и пригорода Томска. Для индекса *D.r.o./L.* общей закономерностью является отсутствие достоверных половых различий, вместе с тем во всех популяциях, кроме Сургута, наблюдается несколько большее значение *D.r.o./L.* у самцов. По индексу *Lt.c./L.* половые различия отсутствуют во всех исследованных популяциях. Общей тенденцией, включающей в себя и результаты по популяциям Сургута

и Контроля, является увеличение этого индекса от более южных популяций к более северным, независимо от средних значений возраста и длины тела. По индексу  $L.c./L.$  достоверные половые различия выявлены в южных популяциях (у самцов  $L.c./L.$  больше) и отсутствуют в северных популяциях. Однако среди особей одного пола в популяциях Сургута и Контроля значения этого индекса существенно больше, чем в других северных популяциях, и сравнимы с таковыми более южных популяций.

По относительной длине бедра и голени сравнительные данные имеются по наибольшему числу популяций. Половые различия по обоим этим индексам достоверны во всех популяциях (кроме Контроля, где тенденция та же), что означает преимущество по этим признакам, не связанное с их более крупными размерами. Очевидно, что эти различия связаны с более высокой активностью самцов в период размножения (подробнее см. Ляпков и др., 2007а, 2010). Межпопуляционные различия по обоим этим индексам также обнаруживают закономерность: их средние значения существенно выше в двух исследованных нами южных популяциях вида (Брянской и Киевской областей – Ляпков и др., 2007а; 2012), а также в ряде других южных популяций (Тарашук, 1984; Писанец, 2007; Babik, Rafinsky, 2000), по сравнению с более северными популяциями (Яковлев, 1986; Ляпков и др., 2007а). Различия по этим признакам не зависят от среднепопуляционных значений длины тела, что предположительно связано с отсутствием лимитирования роста конечностей в условиях более продолжительного сезона активности в более южной части ареала вида (Ляпков и др., 2010).

В целом результаты нашего исследования направлены на выявление и выраженности половых различий по морфологическим признакам и межпопуляционной изменчивости этих признаков соответствуют ранее выявленной более общей картине их географической изменчивости, а большинство исключений связано с необычно малыми средними размерами половозрелых особей, особенно самок популяции Сургута.

## ВЫВОДЫ

1. Самки из нарушенного городского местообитания Сургута были достоверно мельче самцов той же популяции, а также достоверно мельче и мельче самок из естественного местообитания пригорода Сургута. Других различий между двумя исследованными популяциями Сургута не выявлено.

2. В популяции нарушенного местообитания самки были достоверно мельче самцов вследствие

более медленного роста. Эта направленность половых различий была сходной с таковой, выявленной в большинстве других исследованных ранее популяциях вида.

3. Обе сургутские популяции характеризовались низкими средними значениями возраста взрослых особей и слабыми половыми различиями по этой характеристике, что не соответствовало общей закономерности изменения возраста в зависимости от длительности сезона активности в различных частях обширного ареала вида.

4. Относительная длина бедра и голени достоверно больше у самцов, чем у самок, в двух сургутских, а также и во всех ранее исследованных популяциях, что не связано с более крупными размерами самцов.

5. При переходе от более южных популяций к более северным у половозрелых особей обоих полов наблюдали закономерное увеличение относительной ширины головы и уменьшение относительной длины бедра и голени, независимо от средних значений возраста и длины тела.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (16-04-01771) и в рамках госзадания (Ч. 2 № ЦИТИС АААА-А16-116021660031-5).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ибрагимова Д.В., Стариков В.П., 2013. Амфибии в экосистемах города Сургута: проблема оптимизации городской среды. Сургут: Изд-во ООО "Библиографика". 166 с.
- Ляпков С.М., 2012. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. № 2. С. 21–44.
- Ляпков С.М., 2013. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирование и закономерности проявления // Праці Українського герпетологічного товариства. № 4. С. 64–86.
- Ляпков С.М., Волонцевич Р.В., 2013. Внутривидовая изменчивость и половые различия возрастного состава и длины тела остромордой лягушки популяции Брянского леса // Вестник Тамбовского университета. Серия: естественные и технические науки. Т. 18. № 6. С. 3038–3041.
- Ляпков С.М., Волонцевич Р.В., Куранова В.Н., 2012. Половые различия и географическая изменчивость морфологических признаков остромордой лягушки. Вопросы герпетологии. Материалы 5-го Съезда

- Герпетологического общества им. А.М. Никольского. С. 172–177.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоологический журнал. Т. 86. № 4. С. 475–491.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007а. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоологический журнал. Т. 86. № 10. С. 1237–11249.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журнал общей биологии. Т. 69. № 1. С. 25–43.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2010. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журнал общей биологии. Т. 71. № 4. С. 337–358.
- Матковский А.В., Ляпков С.М., Стариков В.П., 2011. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии // Современная герпетология. Т. 11. № 3/4. С. 143–156.
- Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Л., 1994. Анатомия лягушки. М.: Высшая школа. 320 с.
- Писанец Е.М., 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоол. музей ННПМ НАН Украины. 312 с.
- Северцов А.С., 2008. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 176 с.
- Смирин Э.М., 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: АН УССР. С. 144–153.
- Смирин Э.М., Макаров А.Н., 1987. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоологический журнал. Т. 66. Вып. 4. С. 599–603.
- Таращук С.В., 1984. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестник зоологии. № 5. С. 80–82.
- Терентьев П.В., 1950. Лягушка. М.: Советская наука. 346 с.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 2. С. 187–198.
- Яковлев В.А., 1986. К морфологии остромордой лягушки у верхней и нижней границ вертикального распространения в Алтайском заповеднике // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М.: Наука. С. 81–87.
- Babik W., Rafinsky J., 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 38. P. 239–247.
- Hemelaar A.S.M., 1985. 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. V. 6. P. 323–341.
- Kupfer A., 2007. Sexual size dimorphism in amphibians: an overview // Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. Fairbairn D., Blanckenhorn W., Szekely T. (eds). Cary, NC, USA: Oxford University Press. P. 50–59.
- Liao W.B., Liu W.C., Merilä J., 2015. Andrew meets Rensch: Sexual size dimorphism and the inverse of Rensch's rule in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*) // Oecologia. V. 177. P. 389–399.
- Liao W.B., Zhong J.M., Cheng C., Jin L., Wu Z.J., 2017. No evidence of phenotypic selection on large females leading to female-biased sexual size dimorphism in the frog *Polypedates megacephalus* // Salamandra. V. 53. № 1. P. 231–236.
- Ляпков С.М., 2008. Географическая изменчивость полового диморфизма у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в Восточной Европе // Zeitschrift für Feldherpetologie. Suppl. V. 13. P. 113–120.
- Monnet J.-M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. V. 269. P. 2301–2307.
- Shine R., 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia // Copeia. № 2. P. 297–306.
- Vershinin V.L., 2002. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // Advances in amphibian research in the former Soviet Union Pensoft Publishers, Moscow-Sophia. V. 7. P. 1–161.
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L., Zmeeva D.V., Kinev A.V., 2015. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // Scientific data. V. 2. № 150018. P. 1–16.

## DEMOGRAPHIC AND MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF THE MOOR FROG (*RANA ARVALIS*) FROM A TRANSFORMED HABITAT IN THE KHANTY-MANSY AUTONOMOUS REGION – YUGRA

D. V. Ibragimova<sup>a, \*</sup>, S. M. Lyapkov<sup>b, \*\*</sup>

<sup>a</sup> Institute of Natural and Technical Sciences, Khanty-Mansy Autonomous Region – Yugra,  
Surgut State University, Surgut 628412, Russia

<sup>b</sup> Biological Faculty, Lomonosov State University, Moscow 119234, Russia

\*e-mail: dv\_ibragimova@mail.ru; \*\*e-mail: lyapkov@mail.ru

Variations in demographic and morphological characteristics of mature *Rana arvalis* individuals from a transformed and a natural habitat near Surgut were studied. The females from the transformed habitat were reliably smaller than males and significantly younger and smaller than females from the natural habitat. The direction of sexual differences in both populations was the same as in most of the populations of the species studied earlier. The low values of the population means of body length (but not of age) revealed in the populations living near the northern range limit correspond to the general trend in body size variation of adult frogs in relation to the length of the activity season throughout its vast range. Sexual differences in most of the traits studied were only due to variations in body size; those in few traits were not dependent on body size, while such traits were most likely to determine the male mating success. No morphological specificity related to different environment conditions in both neighboring populations was revealed. The relative femur and shin lengths were significantly larger in males than in females, not only in the two Surgut populations, but in all populations studied earlier; these differences were not related to the greater body length in males. In both sexes, trends in an increased relative head width and a decreased relative femur and shin lengths were found when shifting from the southern to the northern population; this trend was related to neither the mean age nor body length.

*Keywords:* *Rana arvalis*, body length, morphological characteristics, sexual and between-population variation