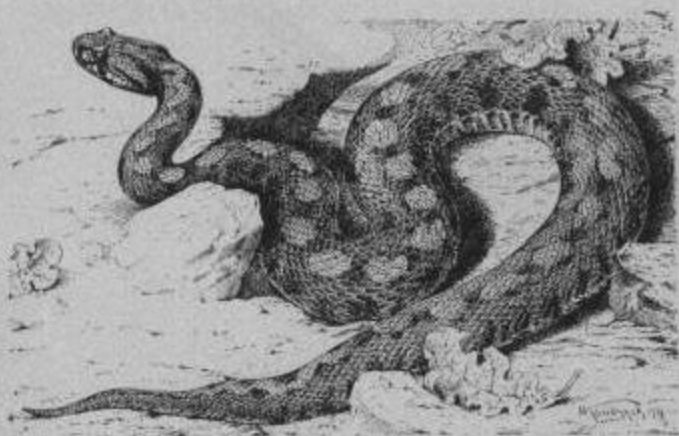


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЭКОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ



ЛЕНИНГРАД

1979

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 89

ЭКОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

СБОРНИК ПОД РЕДАКЦИЕЙ
Н. Б. АНАНЬЕВОЙ и Л. Я. БОРКИНА

ЛЕНИНГРАД

1979

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ, ПОЛИМОРФИЗМА ОКРАСКИ, РОСТА, СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ И СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ *RANA LESSONAE* НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Л. Я. Боркин и Н. Д. Тихенко

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Группа европейских зеленых, или водных лягушек (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758, *R. ridibunda* Pallas, 1771 и *R. lessonae* Camerano, 1882), объединяемая под названием *R. esculenta*-комплекс, привлекает внимание зоологов уже более 200 лет. Новый этап в изучении этой группы животных начался всего лишь 12 лет назад после замечательного открытия гибридной природы *R. esculenta* (Berger, 1967), подтвержденного в многочисленных других работах путем анализа разных типов экспериментального скрещивания и электрофореза белков зеленых лягушек. Некоторые особенности лягушек комплекса *R. esculenta* делают его отличной моделью неортодоксального видообразования среди животных, которая сейчас активно изучается герпетологами многих стран. Достаточно сказать, что на Берлинском симпозиуме по эволюционной генетике и экологии зеленых лягушек, состоявшемся в конце мая 1978 года, были представлены 10 европейских государств (включая СССР), а также США и Япония. Наиболее важные итоги работ по зеленым лягушкам можно представить в виде следующих положений:

1) все три формы морфологически обособлены, причем *R. esculenta* занимает промежуточное положение;

2) *R. ridibunda* и *R. lessonae* являются обычными бисексуальными диплоидными видами; хотя они легко скрещиваются в лаборатории в разных направлениях, в природе они репродуктивно изолированы; интрогрессия генов, если она имеется, незначительна и, по-видимому, идет в направлении *R. lessonae* → *R. ridibunda*;

3) *R. esculenta* имеет гибридное происхождение, сочетая геномы *R. ridibunda* и *R. lessonae*, однако она является не скоплением обычных гибридов F₁, постоянно образующихся de novo, а продуктом уже прошедшей гибридизации; возникновение *R. esculenta* связано, по крайней мере, с событиями ледникового периода;

4) особи *R. esculenta* обладают повышенной экологической пластичностью, сочетающей экологические требования и преимущества обеих родительских форм;

5) *R. esculenta* представлена как бисексуальными, так и однополыми популяциями; особи этой формы могут быть как диплоидными, так и триплоидными, описан также один тетраплоидный самец;

6) *R. esculenta* обитает как в смешанных, т. е. с участием особей родительских видов, так и в «чистых», т. е. только особи *R. esculenta*, популяциях; в смешанных популяциях могут сосуществовать все три формы (*r-e-l*-тип), однако чаще *R. esculenta* живет совместно только с одной из родительских форм: *lessonae* (*l-e*-тип) или *ridibunda* (*r-e*-тип); «чистые» популяции (*e*-тип) характеризуются высоким числом (до 80%) триплоидных особей;

7) в «чистых» (*e*-тип) популяциях *R. esculenta* представлена как самками, так и самцами; в отдельных смешанных «однородительских» популяциях *R. esculenta* может быть представлена или только самками (*l-e*-тип), или только самцами (*r-e*-тип);

8) предполагается, что *R. esculenta* обладает особым типом размножения, при котором потомству передается лишь один из родительских геномов: самками — геном

ridibunda в популяциях *l*-е-типа, а самцами в популяциях *r*-е-типа — геном *ridibunda* дочерям и *lessonae* — сыновьям; известны однако самцы, способные передавать потомству и тот, и другой геномы; таким образом, *R. esculenta* размножается клонально; 9) в мейозе многих самцов *R. esculenta* происходят многочисленные нарушения, приводящие к их стерильности или пониженной фертильности.

Более подробные сведения по генетике, экологии и распространению европейских зеленых лягушек можно найти в ряде других, в том числе обобщающих работ (Günther, 1973, 1975; Hotz, 1974; Tunner, 1974; Бергер, 1976; Berger, 1977; Dubois, 1977; Uzzell et al., 1977; Боркин и др., 1979; Мазин и Боркин, 1979).

В данной статье освещаются некоторые аспекты изменчивости морфологических признаков, полиморфизма рисунка окраски, структуры популяции и суточной активности *R. lessonae* из окрестностей города Луга, Ленинградская область. Изучение именно этой популяции не случайно и основано на следующих соображениях. Во-первых, желательнее иметь «чистые» популяции форм, которые можно было бы использовать в качестве эталонов. Во-вторых, в зоне симпатрии видов происходит так называемое «смещение признаков», т. е. усиление различий по сравнению с аллопатрическими популяциями, поэтому для изучения симпатрического взаимодействия видов также необходимы аллопатрические популяции. В-третьих, лужская популяция расположена на северной границе ареала этого вида; изучение периферических популяций имеет самостоятельную ценность.

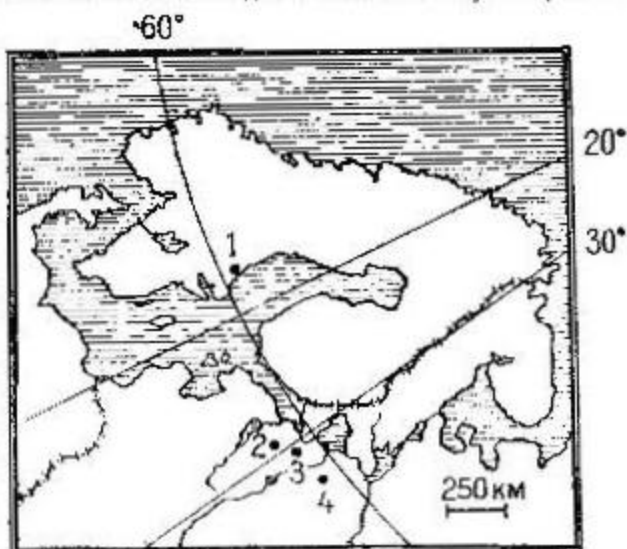
Правильность видового определения лужских лягушек была подтверждена Л. Бергером (Познань), Р. Гюнтером (Берлин) и Т. Аззеллом (Филадельфия), которым были переданы небольшие выборки особей. Лягушки из этой популяции были использованы также в сравнительном изучении водорастворимых мышечных белков зеленых лягушек (Александровская и Милишников, 1977). Часть наших данных по некоторым особенностям поведения, структуре популяции и полиморфизму была опубликована нами ранее (Беневоленская, 1977; Боркин и др., 1979).

О северной границе ареала *Rana lessonae*

R. lessonae распространена к северу дальше, чем *R. ridibunda*. Лишь восточная часть ее ареала лежит южнее северной границы ареала этого вида (Боркин и др., 1979). В пределах Ленинградской области наиболее давно известны лягушки («*R. esculenta*») из окрестностей города Луга на самом юге и станции Старая Сиверская (Бианки, 1909). Лягушки из Луги хорошо известны зоологам. Существовавшие прудовые лягушки в окрестностях станции Сиверская Гатчинского района под-

Рис. 1. Самые северные находки *Rana lessonae*.

1 — небольшой островок близ рыбачьего поселка Fagelundet, Балтийское побережье центральной Швеции, 60°36' сев. шир. (Fogelius, 1963; Ebendal, 1977, 1978); Ленинградская область: 2 — город Луга, 58°45' (Бианки, 1909; наши данные); 3 — станция Сиверская, Гатчинский район, 59°18' (Бианки, 1909; Даревский, устн. сообщ., 1978); 4 — поселок Шульгино, Бокситогорский район, 59°15' (наши данные).



тверждается и ныне (И. С. Даревский, устное сообщение). Относительно недавно была обнаружена третья находка *R. lessonae* в Ленинградской области, на этот раз в окрестностях поселка Шульгино Бокситогорского района (ЗИН.4500, 2 экз., В. Н. Свиноншвили, 17.VIII.1975). Этот пункт является наиболее северным из известных ныне местобитаний *R. lessonae* в Ленинградской области и зеленых лягушек в СССР

вообще (рис. 1). Наиболее северная точка всего ареала *R. lessonae* и, соответственно, группы зеленых лягушек находится на Балтийском побережье центральной Швеции (Forsellius, 1963; Ebendal, 1977, 1978 — наш рис. 1). Шведские популяции географически сильно изолированы от других западноевропейских *R. lessonae* (порядка 650 км) и наиболее близки к популяциям этого вида из Эстонии (Forsellius, 1963; Ebendal, 1978). К сожалению, видовой состав зеленых лягушек Эстонии в настоящий момент изучен недостаточно четко.

Материал и методика

Материалы для данной статьи были получены летом, 28 мая — 28 августа 1975 года. В двух водоемах всего было собрано и промерено 257 животных (137 — I водоем, 120 — II водоем). Каждую особь взвешивали на аптечных весах с точностью до 0.1 г, на правой стороне тела штангенциркулем измерялись с точностью до 0.1 мм пять традиционных диагностических признаков (L., F., T., D. p. и C. int. I). Обработанные особи метились путем отрезания фаланг пальцев. Затем, чтобы не нарушать структуру изучаемой популяции, лягушек отпускали обратно в водоем.

Срезы фаланг пальцев, а в некоторых случаях и нижней челюсти, использовались для определения возраста животных (Клейненберг и Смирин, 1969; Смирин, 1972). Возраст (A) взрослых лягушек определялся по формуле: $A = n + 2$, где n — число полных колец на срезе; 2 необходимо добавлять из-за того, что годовые слои (линии склеивания), соответствующие первым двум зимовкам, у взрослых животных резорбируются. Для молодых особей учитывались длина тела и время поимки животного.

Суточная активность оценивалась по учетам численности животных на постоянных маршрутах по доступной части берега в течение суток (Герентьев, 1938). Всего проведено 9 суточных наблюдений. Одновременно по показаниям спиртового термометра измерялась температура ($^{\circ}\text{C}$) воды и воздуха.

Статистическая обработка материалов проводилась по общепринятым рецептам (Рокницкий, 1967). В статье использованы следующие сокращения: n — величина выборки, $\bar{x} + m$ — средняя арифметическая и ее ошибка, σ — среднее квадратическое отклонение, $CV\%$ — коэффициент вариации, t — критерий Стьюдента, P — уровень значимости.

Мы благодарны Э. М. Смиринной (Москва) за любезные консультации при овладении методикой определения возраста лягушек по срезам костей.

Характеристика водоемов

Первый (I) водоем расположен на западной окраине города Луга и представляет собой заболоченное озеро, протокой соединяющееся с речкой Обла. Второе (II) озеро, заболоченное примерно в 2 км западнее первого, образовалось, вероятно, в результате заболачивания одного из рукавов Облы, ныне с ней не соединяющегося (рис. 1, вклейка). Глубина обоих водоемов более 3 м. Берег образован затонувшими стволами деревьев и кустами, водными и болотными растениями, ближе к лесу — сфагновым мхом (клюквенное болото). Водное зеркало I водоема окружено зарослями рогоза (*Typha latifolia*) и кочками осок (*Carex* sp.). Ков-где к воде подступают от кусты ивы (*Salix* sp.). К концу июня чистое водное пространство значительно сокращается, густо зарастая кувшинкой (*Nymphaea candida*) и кубышкой (*Nuphar lutea*), которые к концу лета затягивают водоем по всему периметру.

II водоем на большей своей части окружен зарослями тростника (*Phragmites communis*), который дает лягушкам надежную защиту и очень затрудняет поимку животных. С западной стороны к воде близко подступают ивы. Рогоз в небольшом количестве, осока обильно растет в местах, где нет тростника. Летом около берега зарастает кувшинками, кубышки не встречаются. I водоем с трех сторон окружен еловым подростом, II целиком находится в зрелом еловом лесу с небольшой примесью лиственных пород (береза, клен). Кроме *R. lessonae*, в водоемах и возле них отмечены также *R. temporaria*, *R. arvalis*, *Bufo bufo* и *Triturus vulgaris*.

Лужские водоемы, как и другие местообитания *R. lessonae* в Ленинградской области, находятся в подзоне южной тайги.

Возрастная и половая структура популяции

В подавляющем большинстве работ по таксономии и экологии амфибий в качестве индикатора возраста обычно используют длину тела. Разработка методов прямого определения возраста особей по годовым слоям на окрашенных срезах костей позволила в последнее десятилетие получить значительно более точные данные по возрастной структуре популяций. Среди бесхвостых амфибий такие данные уже известны для *Rana pipiens* (Schroeder a. Baskett, 1968), *R. temporaria* (Мина, 1974), *R. arvalis* (= *R. terrestris*), *R. lessonae* («esculentae») и

R. ridibunda (Шалдыбин, 1976), *Bufo bufo* (Смирин, 1974) и *Bombina bombina* (Шалдыбин, 1976).

На рис. 2 сопоставлены длина тела и возраст особей *R. lessonae* из лужской популяции. Как видно, нет однозначного соответствия между этими параметрами, хотя корреляция между ними очень тесная ($r = +0.88$, $P < 0.01$). Возраст в годах не всегда совпадает с размерными характеристиками, что недвусмысленно указывает на недостаточность использования длины тела в качестве показателя возраста. Так, перекрываются значения длины тела у лягушат, вышедших на сушу данным летом и в прошлом году, у особей 2—6 лет. Несоответствие

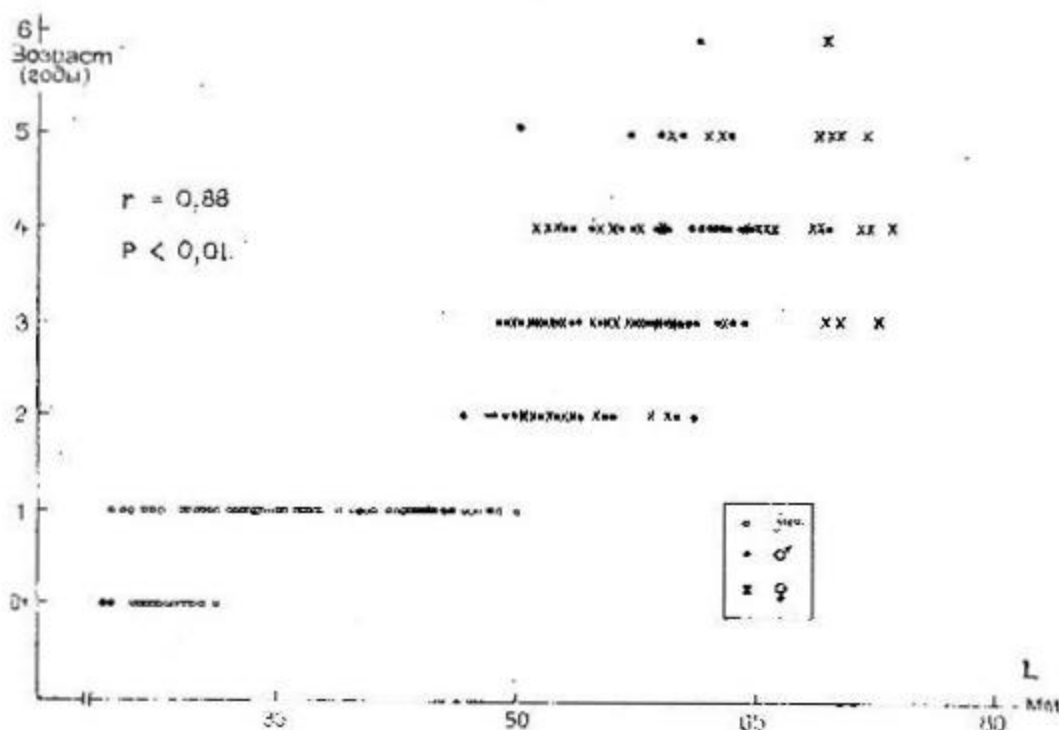


Рис. 2. Соотношение между длиной тела (L) и возрастом особей в лужской популяции *Rana lessonae*.

размерных и возрастных (годовых) групп ранее было выявлено также у *R. temporaria* (Клейнберг и Смирин, 1969; Смирин, 1972; Мина, 1974) и *Bufo bufo bufo* (Смирин, 1974) и, несомненно, связано с различной интенсивностью роста у разных особей даже одного поколения, что было обнаружено у ряда видов бесхвостых амфибий (см. обзор Тиггер, 1960b; наши данные, табл. 8).

Максимальный возраст, обнаруженный нами в лужской популяции *R. lessonae*, равен 6 годам. В восточной части ареала этого вида (Волжско-Камский заповедник) обитают гораздо более долго живущие особи — до 12 лет, а у *R. ridibunda* в этом же районе до 11 лет, однако лягушки обоих видов в возрасте 8—12 лет встречаются очень редко (Шалдыбин, 1976). Эти данные, по-видимому, говорят о более низкой выживаемости этого вида на севере ареала. Возрастные различия известны также между популяциями *R. pipiens* в штате Миссури. Как предполагается, они обусловлены разным влиянием хищников или человека (Schroeder a. Baskett, 1968). В табл. 1 приведены размерные характеристики возрастных групп *R. lessonae* из Луги и Волжско-Камского заповедника. Как видно, размеры тела одновозрастных групп особей в этих популяциях совпадают неполностью, хотя результаты

Длина тела (в мм) возрастных групп зеленых лягушек в популяциях из Луги (наши данные) и Волжско-Камского заповедника (Шалдыбин, 1976)

Возраст (в годах)	Луга	Волжско-Камский заповедник	
	<i>Rana lessonae</i> (n=241)	<i>Rana lessonae</i> (n=131)	<i>Rana ridibunda</i> (n=62)
0+	24.4—30.9	24—36	32—44
1	24.6—49.7	30—46	37—48
2	46.9—61.5	42—46	40—49
3	47.9—72.8	42—56	45—58
4	51.2—73.8	51—64	56—67
5	50.0—72.0	58—68	62—78
6	61.4—69.2	59—72	70—81
7	—	62—78	74—90
8	—	72—78	—
9	—	63—78	92
10	—	67	—
11	—	68—76	98—110
12	—	80	—

Примечание. 0+ здесь и далее означает лягушат, вышедших на сушу в данном году.

получены по одной и той же методике. Эти различия, по-видимому, вызваны разной интенсивностью роста особей *R. lessonae* на севере и востоке ареала.

На рис. 3 представлена возрастная структура *R. lessonae* в водоемах Луги, характерная для середины лета (июнь — июль) до метаморфоза головастика; выход сеголеток на сушу в этом году начался 5 августа. В табл. 2 дано процентное соотношение возрастных групп этой популяции. Половину выборки из водоема I занимают лягушки 1-го года, т.е. представители генерации 1974 года, группы особей 2—4-х лет примерно равны, составляя каждая около одной трети от группы 1-го года. В водоеме II наиболее многочисленными являются 3-летние особи, тогда как лягушки в возрасте 4 и 1 год составляют почти равные пропорции от всей выборки, доля особей 5—6 лет незначительна. Интересно сравнить наши северные данные с материалами по возрастной структуре популяции *R. lessonae* из Волжско-Камского заповедника (Шалдыбин, 1976). Несмотря на значительно большее «долголетие» особей и на иное соотношение возрастных групп этого вида на востоке ареала, принципиальное сходство в возрастной структуре обеих популяций заключается в том, что особи в возрасте 1—4 года составляют главную по численности суммарную группу. Это же отмечено и для *R. ridibunda*, *R. arvalis* и *Bombina bombina* (Шалдыбин, 1976). Таким образом, несмотря на потенциально большую продолжительность жизни всех этих видов до 11—12 лет (Шалдыбин, 1976), а возможно, и больше (*Bombina variegata* в террариуме может жить до 27 лет — Mertens, 1972), реальная жизнь амфибий в природе значительно короче.

В табл. 3 представлено соотношение полов в разных возрастных группах *R. lessonae* Луги. Размеры взрослых половозрелых особей колеблются от 43.3 до 73.8 мм, а их вес — от 8.3 до 38.4 г. Существуют разные мнения о возрасте достижения половозрелости у этого вида, что, по-видимому, связано с неточной оценкой возраста лягушек. Обычно полагают, что зеленые лягушки достигают половой зрелости на 3-й год (Терентьев и Чернов, 1949), согласно другим данным, на 4—5-й (Forselius, 1963) или на 2-й год своей жизни (Smith, 1954). Л. Бергер (Berger, 1970, 1973), специально изучавший этот вопрос,

установил, что в Польше у самцов *R. lessonae* наружные вторичнополовые признаки (брачные мозоли и голосовые резонаторы) появлялись уже на 58-й день после метаморфоза при длине тела 40 мм, а подвижные сперматозоиды еще раньше, спустя 27 дней после метаморфоза. Таким образом, самцы этого вида реально могут участвовать в размножении уже после первой зимовки, т. е. достигнув возраста 1 год. В лужской популяции единичные самцы (пол определялся по наличию голосовых резонаторов и брачных мозолей) с длиной тела 43,3—49,7 мм и весом в 8,3—12,5 г появляются в возрастной группе 1-го года, т. е. после первой зимовки, но в более массовом количестве они размножаются на вторую весну после своего метаморфоза, т. е. в возрасте

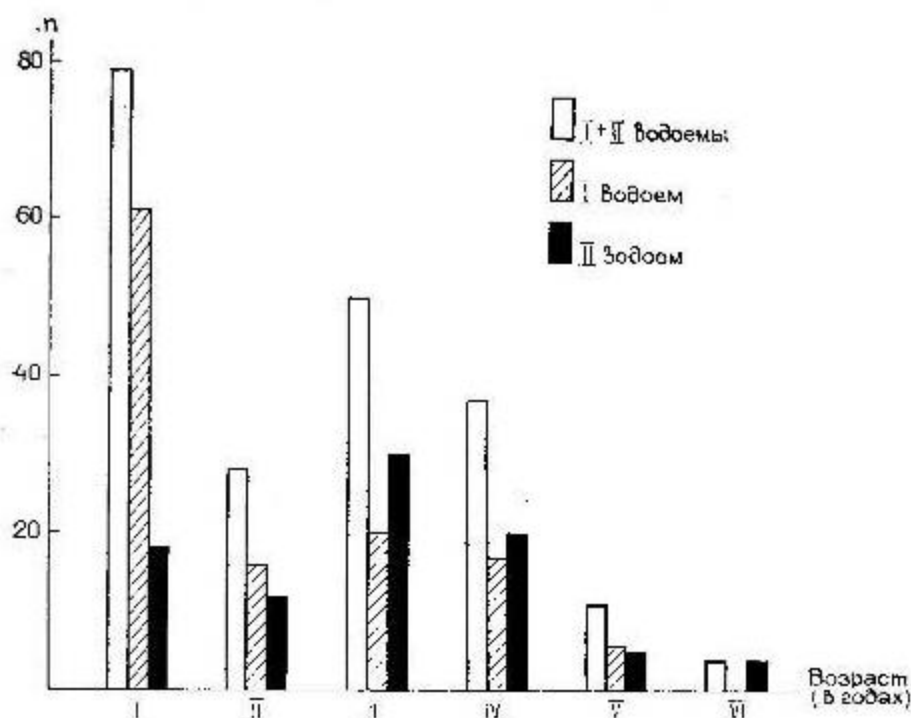


Рис. 3. Возрастная структура *Rana lessonae* в двух водоемах в окрестностях Луги.

2-х лет. Это, по-видимому, характерно и для самок. Возможно, что такое более позднее, по сравнению с данными Л. Бергера, массовое вступление самцов в размножение связано с более северным положением нашей популяции.

Картина сроков наступления половозрелости, сходная с *R. lessonae* Луги, обнаружена также у североамериканских леопардовой лягушки *R. pipiens* (Ryan, 1953) и зеленой лягушки *R. clamitans* (Martof, 1956). Самцы становятся половозрелыми на следующий год после метаморфоза головастика, но в массе непосредственно начинают размножаться только еще один год спустя, т. е. в возрасте 2-х лет. «Брачное воздержание» особей, уже ставших половозрелыми, обнаружено также у шведских *R. arvalis* и *R. temporaria* (Loman, 1978). В связи с этим можно согласиться со справедливым замечанием (Turner, 1960b) о несколько двусмысленном употреблении термина «половозрелость», т. к. под ним понимается как потенциальная готовность к размножению (наличие зрелых гамет в гонадах), т. е. физиологический аспект, так и фактическое участие особи в размножении, или экологический аспект, которые, как видим, не обязательно совпадают хронологически.

Возрастная структура лужской популяции *Rana lessonae*

Возраст (в годах)	Водоёмы					
	I		II		I+II	
	n	%	n	%	n	%
1	61	50.0	18	20.7	79	37.8
2	16	13.1	12	13.8	28	13.4
3	20	16.4	30	34.5	50	23.9
4	18	14.8	20	23.0	38	18.2
5	7	5.7	5	5.7	12	5.7
6	—	—	2	2.3	2	1.0
Итого	122	100	87	100	209	100

Таблица 3

Соотношение полов в разных возрастных группах *Rana lessonae* из окрестностей Луги

Возраст (в годах)	I водоём			II водоём			I+II		
	♂♂	♀♀	♂:♀	♂♂	♀♀	♂:♀	♂♂	♀♀	♂:♀
1	2	—	—	2	—	—	4	—	—
2	9	7	1.3	11	1	11.0	20	8	2.5
3	12	8	1.5	19	11	1.7	31	19	1.6
4	10	8	1.3	12	8	1.5	22	16	1.4
5	3	4	0.8	2	3	0.7	5	7	0.7
6	—	—	—	1	1	1.0	1	1	1.0
Итого	36	27	1.3	47	24	2.0	83	51	1.6

Размеры и вес тела самцов и самок разных возрастных групп приведены в табл. 4. Размах изменчивости по длине тела довольно умеренный ($CV=6.6-12.8\%$), в отличие от изменчивости веса тела ($CV=21.7-42.9\%$), причем у самок 3—4 лет по обоим признакам значения коэффициента вариации выше. Хотя самки крупнее и тяжелее самцов во всех возрастных группах, однако наиболее сильно и статистически достоверно эти различия выражены лишь в группе 5-летних особей, а в остальных группах они незначительны. Этот факт довольно интересен, т. к. обычно считается, что самцы зеленых лягушек мельче самок. Самцы *R. lessonae* предпочитают спариваться с более крупными самками (Blankenhorn, 1977). Такое несоответствие данных можно объяснить следующим образом: либо самцы моложе и мельче самок, с которыми они спариваются, либо самцы, образуя пару, выбирают более крупных одновозрастных самок, что возможно за счет размаха изменчивости длины тела особей (табл. 4), либо то и другое вместе. Конкретных данных по *R. lessonae* мы не имеем, и эти предположения нуждаются в проверке на фактическом материале. При анализе брачных пар травяной лягушки *R. temporaria* выяснилось, что статистически достоверного подбора партнеров по возрасту не существует и преимущественно спариваются особи, сходные по длине тела (Мина, 1974).

Соотношение полов лужских *R. lessonae* (табл. 3) имеет тенденцию с возрастом выравниваться. Самцы преобладают в возрасте 2—4 года; если суммировать все данные, то самцы примерно в 1.6 раза многочисленнее самок. Иная общая картина была получена в Волжско-Камском заповеднике (Шалдыбин, 1976). У *R. lessonae*, *R. ridibunda* и *Bombina bombina* общее соотношение полов в этом районе равно 1:1

Половой диморфизм в размерах и весе тела у одновозрастных *Rana lessonae* из окрестностей Луги

Возраст (в годах)	♂♂				♀♀				\bar{x}	P	
	min-max	$\bar{x} \pm m$	σ	CV, %	min-max	$\bar{x} \pm m$	σ	CV, %			
Длина тела (L, мм)											
1	43.3—49.7	47.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	46.9—61.5	52.4 ± 0.86	3.86	7.4	50.5—59.7	53.9 ± 1.3	3.57	6.6	0.98	>0.05	
3	47.9—64.2	53.2 ± 0.81	4.50	8.2	50.0—72.7	56.9 ± 1.4	6.06	10.7	1.14	>0.05	
4	53.2—68.9	59.6 ± 0.88	4.13	6.9	51.2—73.8	61.7 ± 2.0	7.92	12.8	1.06	>0.05	
5	50.5—63.2	58.0 ± 2.1	4.75	8.2	60.0—72.0	66.9 ± 1.9	4.92	7.4	3.13	<0.05	
6	61.3	—	—	—	69.2	—	—	—	—	—	
Вес тела (W, г)											
1	8.3—12.5	9.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	8.3—20.2	13.2 ± 0.70	3.12	23.8	11.5—22.7	15.6 ± 1.5	4.19	26.9	0.98	>0.05	
3	9.0—26.2	15.6 ± 0.82	4.57	29.4	10.4—37.9	18.2 ± 1.8	7.82	42.9	1.52	>0.05	
4	12.8—31.4	19.9 ± 0.92	4.31	21.7	11.6—38.4	22.6 ± 2.3	9.15	40.5	1.22	>0.05	
5	10.7—25.1	19.3 ± 2.4	5.34	27.7	21.1—35.0	28.2 ± 2.4	6.30	22.3	7.0	<0.001	
6	29.0	—	—	—	19.8	—	—	—	—	—	

53 Примечание. Количество самцов и самок каждой возрастной группы указано в табл. 3.

(самцов 48—50%), а у *R. arvalis* самок гораздо больше (в 1.8 раз), чем самцов. Если же рассматривать самцов и самок отдельно по годовым группам, то у *R. ridibunda* и *R. arvalis* в младших возрастах самцы численно доминируют над самками, но затем происходит их выравнивание, а в более старших возрастных группах преобладают уже самки. Эти данные принципиально совпадают с нашими. В популяции же *R. lessonae* доминируют самки, кроме возраста 3—4 года, т. е. наблюдается тенденция, обратная нашей. В 5 выборках *R. pipiens* ($n=426$) соотношение полов примерно одинаково как по суммированным данным, так и по возрастной динамике (Schroeder a. Baskett, 1968). У *R. pretiosa* пропорция 1:1 нарушается в пользу самок на 5-й год после метаморфоза (Turner, 1960a, b).

Из возможных объяснений отклонения численности полов от 1:1 мы хотели бы назвать три наиболее, на наш взгляд, важных: 1) неадекватная методика сбора данных (не случайный отлов особей, разный объем выборок, большая «уловистость» одного из полов и т. д.); 2) разная активность полов (суточная, биотопическая и т. д.) и 3) разная выживаемость полов. В первых двух случаях соотношение самок и самцов в выборках будет отклоняться от 1:1 даже при равной их реальной численности в природе. Хороший пример разной встречаемости полов *R. ridibunda* в зависимости от сезона и экологии пола при общем равенстве их численности приводится В. К. Маркузе (1961). Резкое преобладание самок старших возрастов в популяции *R. pretiosa* может быть обусловлено большей смертностью самцов (Turner, 1960b). В неявной форме это же предполагается и для *R. arvalis* (Шалдыбин, 1976), однако точных доказательств этого пока не имеется. У *R. cascadae* годовая смертность среди самцов достигает 41—42.6, а у самок — 49.4—54% (Briggs a. Storm, 1970).

Общее количество половозрелых особей составляет половину выборки лягушек из водоема I и подавляющее большинство особей из водоема II (табл. 5), причем самцы образуют одну треть и половину всех особей водоемов I и II, соответственно.

Таблица 5

Относительная численность (в % от общего числа) половозрелых особей <i>Rana lessonae</i> в двух водоемах Луги			
Водоем	♂♂	♀♀	♂♂+♀♀
I	29.5	22.1	51.6
II	54.0	27.6	81.6
I+II	39.7	24.4	64.1

Подводя итоги и оценивая состояние лужской популяции *R. lessonae*, следует сказать следующее. В целом, суммарное соотношение возрастных групп в обоих водоемах свидетельствует, на наш взгляд, в пользу того, что в год исследования (1975) она находилась в относительно стабилизированном состоянии (Одум, 1975), несмотря на некоторую депрессию особей 2-го года. Лужская популяция *R. lessonae*, как уже говорилось ранее, является одной из наиболее северных для вида вообще. Это также может подчеркивать ее относительное благополучие, т. к. обычно предполагается, что периферические популяции вида находятся в условиях пессимума. Преобладание числа самцов считается характерным для популяции в период высокой численности.

Если рассматривать каждый водоем отдельно, то мы увидим, что картина возрастной структуры их населения неодинакова. Так, если возрастное распределение в водоеме I совпадает с рассмотренным выше суммарным распределением, то в водоеме II бросается в глаза, с одной

стороны, «нехватка» особей 1 и 2-го годов, а, с другой, более резкое преобладание самцов (табл. 3). Теоретически первое должно говорить о депрессии численности, второе же — о подъеме ее. По-видимому, это несоответствие в сравнении с водоемом I связано с разным объемом выборок из этих полуизолированных водоемов. Учет лягушек маршрутным способом показал более высокую численность как раз в водоеме II — 2.87 особей на 1 м против 1.6 в водоеме I. Эти данные, кстати, хорошо согласуются с результатами оценки численности *R. lessonae* на востоке ареала, которая в лесных водоемах разного типа составляет в июле 1.38—2.73 особи на 1 м маршрута (Шалдыбин, 1977).

Рост

Многочисленные проблемы роста животных обстоятельно разобраны М. В. Миной и Г. А. Клевезаль (1976). К сожалению, рост амфибий, особенно на стадии после метаморфоза, изучен явно недостаточно. Поэтому любые новые данные имеют определенный интерес. Мы располагаем двумя типами данных. С одной стороны, зная абсолютный возраст особей и размерные или весовые характеристики возрастных групп, мы можем, сопоставляя их, выяснить возрастную динамику длины или веса тела, рассчитать годовые значения абсолютного или относительного прироста. Следует, конечно, иметь в виду, что, работая с одноразовой выборкой особей разного возраста, мы изучаем не истинные ростовые процессы, т. к. эти особи принадлежат к разным поколениям, каждая из которых может обладать спецификой роста в зависимости, например, от погодных условий того или иного года. Скорее, полученные данные суммарно отражают как результаты собственно роста данной возрастной группы, так и особенности роста возрастных групп разных поколений. Анализ таких данных позволяет дать лишь косвенную оценку роста животных. С другой стороны, благодаря повторному в течение лета отлову месячных животных мы можем выяснить истинный рост отдельных особей *R. lessonae*. Таким образом, в первом случае у нас будут приближенные групповые оценки длительного (на протяжении нескольких лет) роста лягушек разных поколений, а во втором случае мы будем обладать точными данными истинного роста отдельных особей на протяжении одного сезона. Дополнительность и важность и тех, и этих данных очевидны.

Рост животных можно оценивать с помощью как линейных (длина тела), так и весовых параметров (Мина и Клевезаль, 1976). Выборки из обоих водоемов объединены.

Линейный и весовой рост возрастных групп

На рис. 4 и в табл. 6 показана возрастная динамика абсолютных значений длины тела возрастных групп *R. lessonae* Луги и Волжско-Камского заповедника. Явно вырисовывается тенденция затухания роста с возрастом, примерно сходная в обеих популяциях. На рис. 5 и в табл. 6 представлена возрастная динамика абсолютного годового прироста длины тела в этих же популяциях. Конкретные значения были

Таблица 6

Возрастная динамика длины тела (\bar{x}_L), годового абсолютного прироста (ΔL), относительного прироста $\left(\frac{\Delta L}{x_{A-1}}\right)$ и относительного конечного прироста $\left(\frac{\Delta L}{L_{\max}}\right)$ *Rana lessonae* из Луги

Возраст (в годах)	\bar{x}_L , мм	ΔL , мм	$\frac{\Delta L}{x_{A-1}}$, %	$\frac{\Delta L}{L_{\max}}$, %
0+	26.2	+26.2	—	36.5
1	37.4	+11.2	42.7	15.2
2	52.7	+15.3	40.9	20.7
3	55.8	+3.1	5.9	4.2
4	61.0	+5.2	9.3	7.0
5	63.2	+2.2	3.6	3.0
6	65.3	+2.1	3.3	2.8

получены путем вычитания из минимальной, среднеарифметической или максимальной длины тела данной возрастной группы соответствующих значений предыдущей возрастной группы (по табл. 1 и 6). В лужской популяции зеленых лягушек заметно резкое падение абсолютного прироста после достижения 2-летнего возраста. Для *R. lessonae* Волжско-Камского заповедника нам не удалось выявить какой-либо закономерности в виду резких скачков абсолютного годового прироста. В обеих популяциях обнаружен минусовый абсолютный прирост.

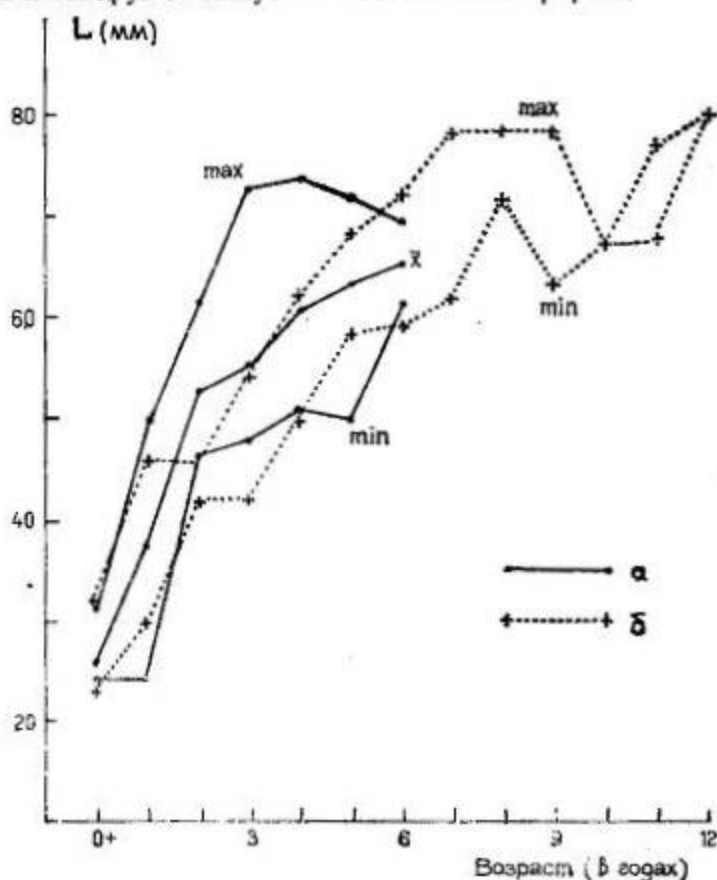


Рис. 4. Линейный рост *Rana lessonae*, рассчитанный по групповым данным.

а — Луга (наши данные), б — Волжско-Камский заповедник (по данным Шалдыбина, 1976), min, \bar{x} и max — линии, соединяющие минимальные, средние арифметические и максимальные значения длины тела лягушек данной возрастной группы, соответственно (см. табл. 1 и 6).

В табл. 6 представлены также значения годового относительного прироста, подсчитанного путем деления абсолютного годового прироста на среднюю длину тела лягушек предыдущего года (например, абсолютный прирост за 2-й год, равный 15.3 мм, делим на длину тела лягушек 1-го года, 37.4 мм, получаем 40.9%), и, кроме того, значения «относительного конечного прироста» (термин наш), подсчитанные путем деления абсолютного годового прироста на максимальную длину тела, достигнутую в данной популяции (в лужской выборке — 73.8 мм). Ясно выражено снижение годового относительного прироста обоих типов с возрастом, особенно после достижения 2-летнего возраста.

Возрастная динамика весового роста (табл. 7) отличается от линейного роста (табл. 6). Эти различия заметны уже на уровне сегоде-

ков. Если длина тела сеголетков составляет 35.5% от максимальной длины, известной нам в лужской популяции *R. lessonae*, то соответствующий «начальный» вес равен всего лишь 6.3%. Абсолютный и относительный конечный годовые весовые приросты, образуя пик на 2-й год, после наступления половозрелости не только не меньше, чем до

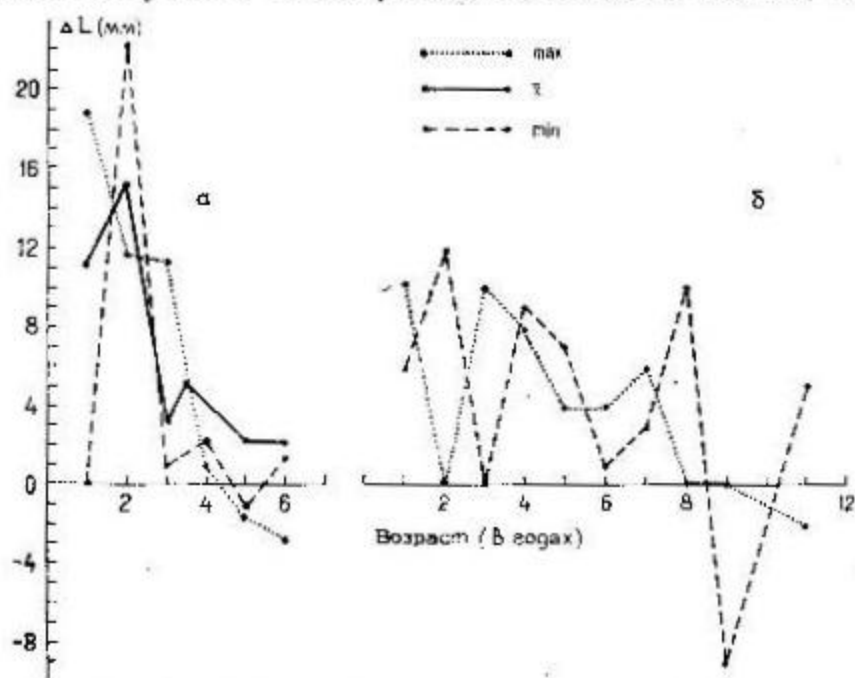


Рис. 5. Годовой абсолютный прирост в размерах тела (ΔL , мм) *Rana lessonae*, рассчитанный по групповым данным.

а — Луга (каши данные), б — Волжско-Камский заповедник (по данным Шалдыгина, 1976), *min*, \bar{x} и *max* — линии прироста, подсчитанные по минимальным, средним арифметическим и максимальным значениям длины тела лягушек последовательных годовых групп (см. табл. 1 и 6).

2-летнего возраста, но в отличие от линейного роста даже увеличиваются, кроме последнего возраста в 6 лет. Лишь относительный годовой прирост веса резко замедляется у половозрелых лягушек, однако темпы весового прироста этого типа резко увеличены по сравнению с линейным ростом. В группе 6-летних особей происходит «падение» веса.

Таблица 7

Возрастная динамика веса тела (\bar{x}_A) годового абсолютного прироста (ΔW), относительного прироста $\left(\frac{\Delta W}{\bar{x}_{A-1}}\right)$ и относительного конечного прироста $\left(\frac{\Delta W}{W_{max}}\right)$ *Rana lessonae* из Луги

Возраст (в годах)	<i>min</i> — <i>max</i> , г	\bar{x}_w , г	ΔW , г	$\frac{\Delta W}{\bar{x}_{A-1}}$, %	$\frac{\Delta W}{W_{max}}$, %
0+	1.4—3.6	2.4	+2.4	—	6.3
1	1.5—12.5	4.9	+2.5	104.2	6.5
2	8.3—22.7	13.9	+9.0	183.7	23.4
3	9.0—37.9	16.6	+2.7	19.4	7.0
4	11.6—38.4	21.0	+4.4	26.5	11.5
5	10.7—35.0	24.5	+3.5	16.7	9.1
6	19.8—29.0	24.4	-0.1	0.4	0.3

Линейный и весовой рост меченых особей

Из 257 особей, помеченных отрезанием фаланг пальцев, в течение лета вновь удалось поймать лишь 15 особей, причем одна лягушка попалась вновь 2 раза. Таким образом, число возвратов составляет 6.2% от общего числа особей, или 7.3% для водоема I и 5% для водоема II. В табл. 8 и на рис. 6 и 7 представлены данные промеров, абсолютные линейный (ΔL) и весовой (ΔW) приросты, суточные линейный ($\frac{\Delta L}{\Delta t}$) и весовой ($\frac{\Delta W}{\Delta t}$) приросты, а также зависимость последних от размеров и возраста особей. У более «старых» и крупных, особенно половозрелых особей оба эти индекса явно меньше, чем у молодых. Большой интерес представляет особь № 2 в возрасте 1-го года. Она имеет максимальный темп роста; при повторном отлове у нее были видны вторичнополовые признаки самца, отсутствующие при мечении. У двух лягушек в возрасте 5 и 4-х лет (№№ 7 и 9, табл. 8) произошло «падение» веса.

Таблица 8.

Суточные линейный ($\frac{\Delta L}{\Delta t}$) и весовой ($\frac{\Delta W}{\Delta t}$) приросты
по данным повторного отлова особей *Rana lessonae*

№№	Возраст	Пол	Даты поимки		Δt	Длина тела, мм		ΔL	$\frac{\Delta L}{\Delta t} \times 100$	Вес тела, г		ΔW	$\frac{\Delta W}{\Delta t} \times 100$
			t_1	t_2		L_1	L_2			W_1	W_2		
I водоем													
1	1	♂	12.VI	9.VII	27	29.7	36.8	7.1	26.3	2.3	5.5	3.2	11.9
2	1	♂	11.VI	15.VII	34	35.0	51.5	16.5	48.5	4.7	12.9	8.2	24.1
3	1	♂	30.V	15.VII	46	29.9	42.2	12.3	26.7	2.4	6.8	4.4	9.6
4	3	♂	9.VII	28.VII	19	63.2	64.7	1.5	7.9	28.8	30.7	1.9	10.0
5	4	♂	11.VII	28.VII	17	54.9	57.2	2.3	13.5	13.4	13.5	0.1	0.6
6	1	♂	9.VII	20.VIII	42	42.4	49.5	7.5	17.9	6.9	12.2	5.3	12.6
7	5	♂	11.VII	20.VIII	40	59.0	59.2	0.2	0.5	18.8	16.6	-2.2	-5.5
8	2	♂	28.VII	22.VIII	25	55.7	56.2	0.5	2.0	14.4	16.8	2.4	9.6
9	4	♂	28.VII	22.VIII	25	56.5	57.7	1.2	4.8	17.3	16.8	-0.5	-2.0
II водоем													
10	3	♂	2.VII	27.VII	25	53.0	55.0	2.0	8.0	11.6	13.4	1.8	7.2
11	4	♂	2.VII	15.VIII	44	53.5	54.7	1.2	2.7	13.6	16.1	2.5	5.9
12	—	♂	17.VI	15.VIII	29	56.0	57.5	1.5	5.2	15.5	19.4	3.9	13.4
13	—	♂	17.VI	15.VIII	29	45.1	50.8	5.7	19.7	7.1	12.3	5.2	17.9
14	5	♂	1.VII	15.VIII	44	62.0	62.6	0.6	1.4	21.1	27.3	6.2	3.2
15	3	♂	2.VII	15.VIII	43	53.7	55.1	1.4	3.3	12.2	13.1	0.9	2.1

Обсуждение

Для всех показателей роста особей *R. lessonae* из Луги мы даем обобщенные данные, не разделяя выборки по полу, т. к. размеры и вес тела одновозрастных самцов и самок, кроме 5-летних лягушек, достоверно не различаются (табл. 4). Отсутствие разницы в линейном росте особей разного пола отмечены ранее для *Rana clamitans* (Martof, 1956), *Bufo hemiophrys* (Breckenridge a. Tester, 1961), *Rana pipiens* (Schroeder a. Baskett, 1968), *R. arvalis* и *R. temporaria* (Loman, 1978). У *Scaphiopus holbrooki holbrooki* из семейства Pelobatidae молодые самцы растут статистически достоверно быстрее самок, но затем различия между полами исчезают (Pearson, 1955). Половые различия в росте указыва-

лись для *Rana clamitans* (Ryan, 1953) и *R. pretiosa* (Turner, 1960a), но они статистически недостоверны.

Как в лужской популяции *R. lessonae*, так и у этих же лягушек из Волжско-Камского заповедника для ряда возрастных групп обнаружен отрицательный абсолютный прирост как длины (рис. 5), так и веса тела (табл. 7), что можно, по-видимому, считать особенностью именно групповых данных. Если учесть, что пойкилотермные позвоночные (рыбы, амфибии и рептилии) обладают так называемым «бесконечным»

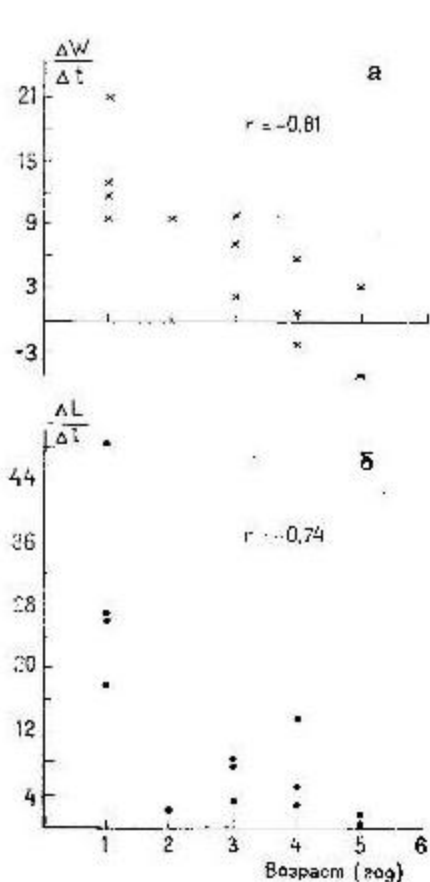


Рис. 6. Зависимость суточного прироста веса (а) и длины (б) тела лужских особей *Rana lessonae* от размеров тела.

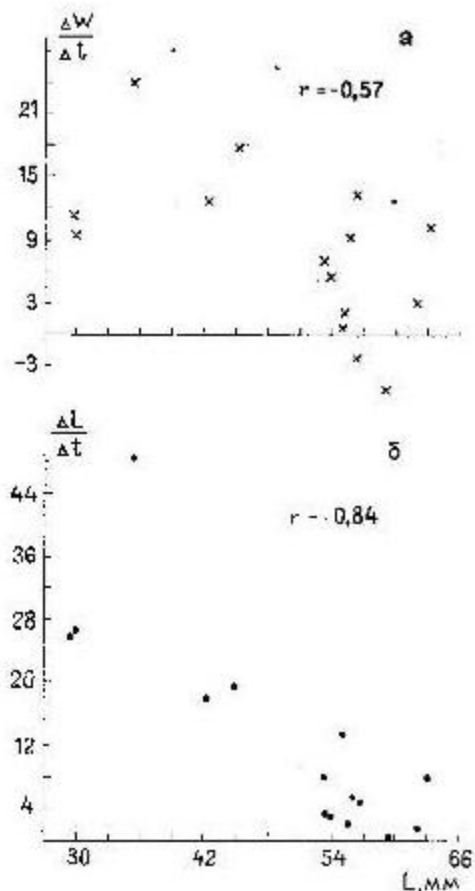


Рис. 7. Зависимость суточного прироста веса (а) и длины (б) тела лужских особей *Rana lessonae* от возраста.

ростом (Мина и Клевезаль, 1976), то абсолютный годовой прирост с увеличением возраста особей должен затухать, приближаясь к некоей теоретической асимптоте, но, естественно, не должен быть отрицательным. Правда, в ряде исследований роста у повторно отлавливаемых меченых животных, в частности, у жаб *Bufo terrestris* (Raney a. Lachner, 1947) и *B. valliceps* (Blair, 1953) и лягушек *Rana clamitans* (Margtof, 1956), *R. heckscheri* (Hansen, 1957), *R. pretiosa* (Turner, 1970a, b), *R. sylvatica* (Bellis, 1961) и *R. cascadae* (Briggs a. Storm, 1970) также было обнаружено «падение» длины тела, что, по-видимому, скорее всего связано с погрешностями измерения. С другой стороны, интенсивность роста разных особей может сильно варьировать, и совсем необязательно, чтобы более старые лягушки были и более крупными (см. табл. 1). Поэтому при группировке данных, когда приходится объеди-

нять и усреднить индивидуальные значения, могут появляться отрицательные приросты, особенно в старших возрастах.

Мы не обнаружили «падения» длины тела при анализе роста у меченых особей (табл. 8). Появление отрицательного прироста веса в группе 6-летних, а также у меченых животных тоже объясняются методическими причинами, среди которых можно назвать малое число особей (всего 2 шестилетних лягушки) и влияние на общий вес степени наполнения желудка пищей.

Уменьшение с возрастом и размерами скорости роста, которое ясно представляют наши данные, отмечалось ранее практически всеми, кто изучал рост бесхвостых амфибий более или менее адекватными методиками, в частности, путем повторного отлова меченых особей (Hamilton, 1934; Raney a. Lachner, 1947; Blair, 1953; Ryan, 1953; Pearson, 1955; Jameson, 1956; Martof, 1956; Hansen, 1957; Turner, 1960a, b; Bellis, 1961; Breckenridge a. Tester, 1961; Brown a. Alcalá, 1970; Clarke, 1974; Loman, 1978), по годовым слоям на срезах костей (Schroeder a. Baskett, 1968) или в лаборатории (Berger, 1970; Lillywhite et al., 1973). Хотя снижение темпов роста может быть вызвано в тот или иной период жизни также неблагоприятными условиями среды, однако отмеченная выше зависимость имеет, по-видимому, внутренний характер и проявляется независимо от влияния среды (Turner, 1960b; Lillywhite et al., 1973). Чем животное становится старше и крупнее, тем меньше прирост длины или веса тела. Было бы, конечно, чрезвычайно интересно выяснить, что сильнее сказывается на замедлении роста — собственно увеличение размеров тела или же возраст организма. Естественно, трудно отделить влияние одного фактора от другого, т. к. они тесно взаимосвязаны и, скорее всего, проявляются оба. Отрицательную зависимость между размерами тела и линейным ростом специально отмечали некоторые авторы (Raney a. Lachner, 1947; Martof, 1956; Bellis, 1961; Loman, 1978) и, собственно говоря, все, изучавшие рост с помощью мечения животных, т. к. точный абсолютный возраст взрослых особей не мог быть известен в виду относительной кратковременности этих исследований (как правило, 1—2 года). Четких же данных о влиянии собственно возраста мы в литературе не нашли.

С помощью корреляционного анализа мы попытались выяснить влияние как того, так и другого факторов. Значения коэффициентов корреляции между длиной тела (1), возрастом (2) и суточными линейным (3) и весовым (4) приростами у меченых лягушек (табл. 8, рис. 6 и 7) являются отрицательными и статистически достоверными:

$$\begin{array}{ll} r_{13} = -0.84, P < 0.01 & r_{14} = -0.57, P < 0.05 \\ r_{23} = -0.74, P < 0.01 & r_{24} = -0.81, P < 0.01 \end{array}$$

Аналогичные коэффициенты корреляции между длиной тела и суточным линейным приростом имеют значения у шведских *Rana arvalis* $r_{11} = -0.75$, а у *R. temporaria* $r_{13} = -0.54$. Эти же коэффициенты, но рассчитанные по меченым особям, повторно пойманым не в тот же период, а в течение нескольких следующих лет, равны -0.71 и -0.81 , соответственно (Loman, 1978). С учетом положительной корреляции между длиной тела и возрастом особи ($r_{12} = +0.83$) вычислим для *R. lessonae* соответствующие коэффициенты частной корреляции, элиминируя влияние длины тела (1) или возраста (2):

$$\begin{array}{ll} r_{13.2} = -0.60, P < 0.05 & r_{14.2} = +0.23, P > 0.05 \\ r_{23.1} = -0.14, P > 0.05 & r_{24.1} = -0.74, P < 0.01 \end{array}$$

Как видно, статистически достоверны лишь корреляции $r_{13.2}$ и $r_{24.1}$. Это означает, что наибольшее влияние на суточный линейный прирост оказывают именно размеры тела, в то время как на суточный весовой прирост сильнее влияет возраст особи. В настоящее время мы не мо-

жем как-либо объяснить это противоречивое соотношение между размерами, возрастом и линейным и суточным приростом.

Несомненно, что замедление роста с возрастом должно иметь физиологическую и экологическую подоплеку. В этом плане интересно отметить, что у жаб *Bufo boreas* с увеличением возраста и размеров происходит уменьшение потребления пищи на грамм веса тела, независимо от температуры содержания особей в лаборатории (Lillywhite et al., 1973).

Почти все цитированные выше авторы, изучавшие рост у меченых особей, отмечали особенно большой прирост у молодых животных, как правило, в 1-й или иногда на 2-й год после метаморфоза. Например, молодые жабы *Bufo americanus americanus* удваивают свою длину на второй год (Hamilton, 1934), квакши *Hyla regilla* — за первые два месяца после метаморфоза (Jameson, 1956), а *B. woodhousei fowleri* за первый год увеличивают свою длину в 6.5 раз (Clarke, 1974). Среди лужских *R. lessonae* одна особь (№ 2) за 34 дня увеличила длину тела почти в 1.5 раза, особи № 1 и, практически, № 6 удвоили свой вес, а особи № 2 и 3 даже почти утроили его (табл. 8). Все эти лягушки были в возрасте 1-го года. Интенсивный рост продолжается и на 2-й год (табл. 6 и 7). Максимальный рост у молодых особей, несомненно, имеет адаптивное значение, т. к. он позволяет, во-первых, быстрее достичь более крупных размеров и тем самым уменьшить число потенциальных врагов (Martof, 1956), а, во-вторых, быстрее достичь стадии половой зрелости и участвовать в размножении (Lillywhite et al., 1973).

Обе эти «цели» интенсивного роста молодых особей уже давно известны ихтиологам (Васнецов, 1934, 1947; Мина и Клевсзаль, 1976). Более крупные размеры тела обеспечивают, кроме того, расширение кормовой базы животных за счет более крупной добычи (Васнецов, 1947). Это, по-видимому, — важный фактор в снижении меж- и внутривидовой трофической конкуренции, особенно для животных, глотающих добычу целиком. К сожалению, у бесхвостых амфибий причины и механизмы очень интенсивного роста молодых особей изучены очень плохо, и конкретные доказательства их практически отсутствуют. Экологический характер механизма быстрого роста обнаружен у молодых жаб *Bufo boreas*. Они путем поведенческой терморегуляции поддерживают оптимальную температуру тела, при которой происходит максимальное использование энергии среды, что позволяет максимизировать рост (Lillywhite et al., 1973).

У бесхвостых амфибий выделяют два типа роста (Turner, 1960b). Первый тип характеризуется наибольшим ростом в сезон, когда происходит метаморфоз, с резким падением в последующие годы. В качестве примеров этим автором приводятся *Rana clamitans* (Ryan, 1953), *Bufo quercicus* (Hamilton, 1955) и *B. variciceps* (Blair, 1953). Рост второго типа может быть также наиболее интенсивным на ранних стадиях, но в дальнейшем прирост хотя и меньше, но не падает так резко, как в первом типе. Второй тип роста отмечен у *Rana pretiosa*.

На наш взгляд, такое противопоставление типов роста является искусственным, т. к. оба типа сводятся к одной и той же закономерности: рост заметно замедляется после достижения половозрелости. Наши данные четко показывают замедление роста у особей *R. lessonae* старше 2-х лет, что совпадает с массовым наступлением половозрелости в данной популяции этого вида (см. с. 23).

Л. Бергер (Berger, 1970) прямо указывает на связь темпов роста с достижением половозрелости. По его данным, самцы и самки *R. lessonae* и самцы *R. esculenta*, половозрелость которых наступает в первый год их жизни, вырастают за 1-й год на 62—104%, за 2-й — на 36—41% и за 3-й — лишь на 0—5% от начального размера тела. Самки *R. esculenta* и самцы и самки *R. ridibunda*, которые становятся половозрелыми

на 2-й год жизни, за первый и второй годы вырастают на 67—85%, а за 3-й — только на 7—9%. Это же подтверждает и анализ данных Ф. Тернера (1960a): у *R. clamitans*, *Bufo quercicus* и *B. valliceps* с I типом роста половозрелость наступает на 1—2-й год после метаморфоза (Blair, 1953; Ryan, 1953; Hamilton, 1955; Turner, 1960b, table I). У *R. pretiosa*, представляющей II тип роста, скорость роста замедляется после 5—6 лет, когда наступает половозрелость (Turner, 1960a). Ослабление интенсивности роста после достижения половой зрелости известно также у ряда видов северо-американских жаб рода *Bufo* (Hamilton, 1934; Raneу а. Lachner, 1947; Breckenridge а. Tester, 1961; Clarke, 1974), *Hyla regilla* (Jameson, 1956), *Rana clamitans* (Martof, 1956), *R. erythraea* (Brown а. Alcalá, 1970), *R. arvalis* и *R. temporaria* (Loman, 1978). Особи *R. sylvatica* почти прекращают рост при достижении половозрелости (Bellis, 1961). Если учесть, что половозрелость у разных видов бесхвостых амфибий наступает в разные сроки, то, суммируя данные, мы можем получить непрерывный ряд от половозрелости на 1-й год до поздно созревающих видов, что также делает излишним выделение двух, на первый взгляд, противоположных типов роста.

Генетический полиморфизм окраски и ее рисунка

Для удобства описания обычно выделяют так называемый основной, или фоновый, тип окраски и различные полосы и пятна, образующие рисунок окраски. Как фоновая окраска, так и рисунок ее могут быть чрезвычайно изменчивы в пределах вида и даже популяции. Рядом работ было показано, что и в фоновой окраске, и в рисунке окраски можно выделить варианты, которые являются наследственными и имеют довольно простой механизм генетического контроля. Следовательно, эти варианты можно использовать в качестве маркеров для выяснения генетической структуры популяции.

Фоновая окраска спины

Важные исследования по генетике окраски были выполнены недавно японскими исследователями (Nishioka, 1977; Nishioka а. Ueda, 1977) на чернопятнистой лягушке *Rana nigromaculata*, дальневосточном представителе группы зеленых лягушек. Неполовозрелые особи этого вида обычно имеют зеленую или бурую окраску спины (половозрелые самцы и самки приобретают в брачный период желто-охристый и темно-бурый цвет, соответственно). Выяснилось, что тип окраски определяется генами, контролирующими структуру хроматофоров кожи (меланофоры, иридофоры = гуанофоры и ксантофоры), а также геном, кодирующим способность хроматофоров расширяться или сжиматься. Обычные варианты окраски определяются доминантными аллелями собственно «хроматофорных» генов, причем в случае зеленой окраски ген «расширения» хроматофоров также представлен доминантным аллелем *E* (от английского слова «expansion» — расширение), а бурая окраска связана с рецессивным аллелем этого гена в гомозиготном состоянии, *ee* (хроматофоры сжаты и не могут расширяться). Таким образом, зеленая и бурая окраска спины *R. nigromaculata* обусловлены разными аллелями одного аутосомного гена. Такой тип наследования подтверждается также при анализе потомства от скрещивания *R. «esculenta»* × *R. brevipoda* (Kawamura et al., 1972). При облучении сперматозоидов и яйцеклеток *R. nigromaculata* (х-лучами и нейтронами) было получено несколько рецессивных мутаций, нарушающих строение того или иного хроматофора кожи и вызывающих в гомозиготном состоянии появление редких вариантов окраски спины (табл. 9).

Генетические варианты фоновой окраски спины у *Rana nigromaculata*
(по Nishioka, 1977, с изменениями)

	Окраска спины	Нарушаемый тип хроматофоров кожи	Генотип
Норма	зеленая бурая	все в норме все в норме	X- I- E- X- I- ee
Мутации	голубая серовато-бурая зеленовато-оливковая голубовато-оливковая желтовато-оливковая буровато-оливковая желтоватая (серые глаза) желтая или желтовато- белая (красные глаза, альбинизм) черноватая (черные гла- за)	ксантофоры ксантофоры иридофоры ксантофоры, иридофоры иридофоры ксантофоры, иридофоры ксантофоры, иридофоры, меланофоры меланофоры иридофоры	xx I- E- xx I- ee X- ii E- xx ii E- X- ii ee xx ii ee gg mm bb

Примечание. «X-», «I-» и «E-» означают, что соответствующий ген может находиться в доминантном гомо- или гетерозиготном состоянии, остальные символы обозначают рецессивные гомозиготы по данному гену.

Среди *R. lessonae* также встречаются как зеленые, так и бурые особи. Однако, этот полиморфизм очень плохо изучен. В самой северной популяции *R. lessonae* из Швеции особи имеют только бурую окраску спины (Forselius, 1963, цветя, табл.). Среди лужских лягушек этого вида представлены оба варианта. В таблице 10 показаны возрастные изменения частоты зеленых особей (E). Как видно, частота этого фенотипа различна в разных возрастных группах, особенно в водоеме I, но колебания ее не образуют какой-либо четкой тенденции. У всех возрастов зеленые особи составляют большую часть выборки.

Пятнистость на брюшной стороне тела

Брюшная сторона зеленых лягушек может быть однотонной молочно-белой без пятен или может быть покрыта мелкой пятнистостью в области горла и передней части брюха. В опытах по скрещиванию японских видов *R. nigromaculata* и *R. brevipoda* внутри себя и в скрещиваниях между этими видами выяснилось, что молочно-белая окраска является доминантным, а пятнистость — рецессивным признаком (Mogiya, 1951, 1952). Учитывая это, мы предлагаем этот локус обозначить термином «alba», тогда белобрюхие лягушки будут иметь генотип AA и Aa (сокращенно A-), а пятнистобрюхие — aa. В табл. 10 показаны возрастные колебания фенотипа «белое брюхо» (A) у *R. lessonae* лужских водоемов. Они, в общем, параллельны изменениям частоты фенотипа E и особенно резко выражены в водоеме I. Выделить какие-либо четкие тенденции также не удастся.

Полиморфизм рисунка окраски спины

Для лягушек рода *Rana* можно выделить четыре главных типа рисунка окраски спины, которые в общем давно и широко приняты среди европейских герпетологов и получили следующие названия: *striata* —

Возрастные изменения частот (в %) некоторых вариантов окраски в лужской популяции *Rana lessonae*

Возраст (в годах)	I водоём					II водоём					I+II водоёмы							
	n	E	A	M	S	U	n	E	A	M	S	U	n	E	A	M	S	U
0+	7	57	43	71	71	29	27	85	81	70	70	30	34	79	74	71	71	29
1	61	84	84	97	97	3	18	67	78	94	94	6	79	80	82	96	96	4
2	16	63	63	81	81	19	12	83	92	92	92	8	28	71	75	86	86	14
3	20	80	75	70	75	25	30	97	97	67	63	37	50	90	88	68	68	32
4	17	71	82	65	76	24	20	90	85	75	75	25	37	81	84	70	76	24
5	6	100	67	67	67	33	5	100	100	40	40	60	11	100	82	55	55	45
6	—	—	—	—	—	—	2	100	100	100	100	—	2	100	100	100	100	—
Итого	127	78	76	83	86	14	114	87	88	75	75	25	241	82	82	80	80	20

Примечание. *n* — общее количество особей, *E* — особи с зеленой окраской спины, *A* — особи с белым горлом и брюхом (*alba*), *M* — особи с пятнами на спине (*maculata*), *S* — особи с полосой на спине (*striata*), *U* — особи без полосы и пятен на спине (*unicolor*).

по середине спины светлая полоса, *maculata* — пятна, *punctata* — мелкие точки и *unicolor* — нет ни полосы, ни пятен, ни точек (Боркин, 1977; Боркин и др., 1979). На основании ряда фактов можно предполагать, что эти варианты имеют относительно простой генетический контроль. В лужской популяции *R. lessonae* представлены особи *unicolor*

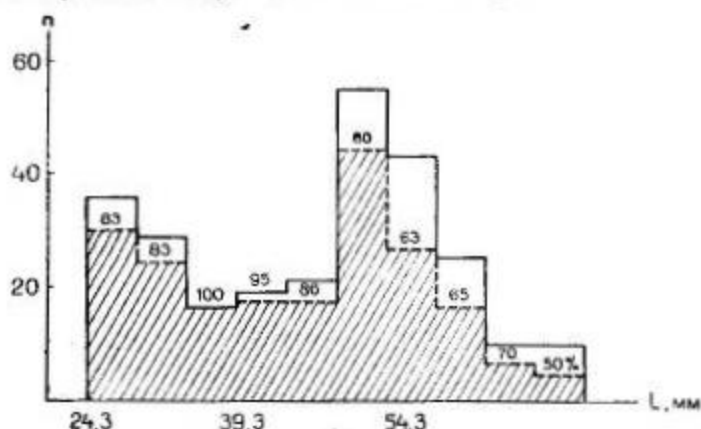


Рис. 8. Распределение особей *Rana lessonae*, Луга, по длине тела.

Заштрихованная область и цифры над ней — количество особей *striata* в процентах от общего числа особей данного размерного класса.

log, *striata* и *maculata*, причем в нашей выборке пятнистые лягушки всегда имели и полосу (*maculata*+*striata*), в то время как полосатые особи могут быть и без пятен (только *striata*).

а) Анализ частоты полосатых особей (*striata*).

Сейчас известно, что наличие полосы по середине спины (*striata*) обусловлено доминантным, а отсутствие ее — рецессивным аллелем аутосомного локуса. Такое однолокусное наследование было доказано для *Rana nigromaculata*, *R. limnocharis*, *R. sylvatica* и *R. arvalis* (Moriya, 1952; Moriwaki, 1953; Browder et al., 1966; Шупак, 1977). Исходя

из этого, с большой долей уверенности можно предположить наличие такого же генетического механизма и в группе европейских зеленых лягушек, что подтверждается доминированием полосы над бесполостью у межвидовых гибридов *R. «esculenta»* × *R. brevipoda* (Kawamura et al., 1972).

На рис. 8 представлены изменения частоты *striata* с увеличением длины тела особей *R. lessonae* из Луги (Боркин и др., 1979). Согласно П. В. Терентьеву (1962), частота *striata* в популяциях *R. ridibunda* и *R. «esculenta»* увеличивается с возрастом (точнее, с длиной тела) лягушек. В Молдавии эта зависимость у *R. ridibunda* имеет параболический характер (Тофан, 1967)*. В 4 из 5 популяций этого вида из Краснодарского края частота *striata* среди более крупных особей меньше по сравнению с более мелкими, как это можно видеть по данным Т. И. Жуковой и Б. С. Кубанцева (1976, табл. 1). В нашей выборке *R. lessonae* из Луги частота *striata* негативно коррелирует с длиной тела ($r = -0.80$, $P < 0.01$). Это должно означать, что среди более крупных особей пропорция полосатых лягушек должна уменьшаться и бесполовые должны быть крупнее полосатых. Однако сравнение размеров тела обоих вариантов по годам (табл. 11) показывает, что хотя полосатые лягушки в общем мельче бесполовых, но эти различия статистически недостоверны, кроме класса сеголетков (0+). Подсчет точечного бисериального коэффициента корреляции Пирсона (Гласс и Стэнли, 1976) для лягушек группы 3-го года, довольно многочисленной и с наибольшим абсолютным количеством бесполовых особей, также не подтвердил корреляции между частотой *striata* и размерами тела

Таблица 11

Длина тела (в мм) полосатых (*striata*) и бесполовых (non-*striata*) особей *Rana lessonae* разных возрастных групп в окрестностях Луги

Возраст (в годах)	<i>striata</i> (S-)				
	n	min-max	$\bar{x} \pm m$	s	CV %
0+	24	24.4—30.4	25.3 ± 0.56	2.68	10.6
1	76	26.7—49.7	37.3 ± 0.75	6.50	17.3
2	24	46.9—61.5	52.3 ± 0.76	3.72	7.1
3	34	47.9—72.8	55.9 ± 0.89	5.19	9.3
4	28	51.3—72.2	60.3 ± 1.1	5.79	9.6
5	6	50.5—72.0	61.4 ± 3.3	8.07	13.1

Продолжение

Возраст (в годах)	non- <i>striata</i> (ss)					\bar{x}	p
	n	min-max	$\bar{x} \pm m$	s	CV %		
0+	10	26.5—30.9	28.3 ± 0.54	1.78	6.3	3.86	<0.001
1	3	31.0—44.4	39.8 ± 4.42	7.65	19.2	0.56	>0.05
2	4	52.5—59.8	55.3 ± 1.66	3.32	6.0	1.67	>0.05
3	16	48.6—70.5	55.5 ± 1.35	5.40	9.7	0.31	>0.05
4	9	52.6—73.8	61.7 ± 2.3	7.03	11.4	0.56	>0.05
5	5	60.9—70.8	65.5 ± 2.1	4.77	7.3	1.05	>0.05

* Взгляды (не факты!) этого автора на возрастную изменчивость *striata* ошибочны. Установив параболическую зависимость частоты полосатых особей от размеров тела озерных лягушек, В. Е. Тофан (1967, с. 36—37) полагает, что полоса в процессе роста лягушки может усиливаться (до длины тела в 60 мм), а затем постепенно исчезать, хотя, конечно, это не так. Ошибка заключается в том, что закономерности изменений групповых усредненных данных неправомерно перенесены на онтогенез особи.

($r_{pb} = +0.07$). Поэтому можно предположить существование негативной корреляции не с длиной тела, а собственно с возрастом, что отражено на рисунке 9 и в табл. 10. Частоту *striata* (100%) у 6-летних особей водоема II можно, по-видимому, не учитывать, т. к. их было всего 2 экземпляра. Подсчет коэффициента корреляции для особей водоема I, однако, не подтверждает достоверной связи с возрастом ($r = -0.45$). Обращает на себя внимание увеличение частоты *striata* у особей в возрасте 1-го года, т. е. после первой зимовки.

Каковы могут быть причины существования полиморфизма по локусу *striata* у зеленых лягушек? В чем выражаются селективные преимущества полосатого или бесполосого фенотипа? К сожалению, в настоящее время мы не можем дать ответ на оба эти вопроса, т. к. любые рассуждения останутся на уровне спекуляций, лишенных поддержки фактами. С. С. Шварц (1959) отмечал, что у сеголетков *striata* *R. ridibunda* относительный вес печени выше, чем у бесполосых лягушат (50.2 и 43.0%, соответственно), однако не указал степени изменчивости этого показателя, и поэтому трудно оценить, насколько оба варианта статистически достоверно различаются.

Трудно получить какие-либо четкие данные и из анализа географической изменчивости частоты *striata* у зеленых лягушек. П. В. Терентьев (1962), специально рассмотревший этот вопрос, пришел к заключению о параболической зависимости между частотой *striata* и географическими координатами. Частота *striata* *R. ridibunda* увеличивается к северу и югу от 40—45° северной широты и восточнее и западнее 30—50° восточной долготы. Однако вычисление коэффициента корреляции по его данным дает недостоверное значение для широтного распределения ($r = +0.58$, $P > 0.05$). Этого, очевидно, следует ожидать и в случае корреляции с долготой. Материалы, обработанные П. В. Терентьевым (1962), хранятся в Зоологическом институте АН СССР и имеют следующие принципиальные недостатки: это, как правило, очень маленькие выборки в 1—2, редко больше 10, экземпляра, разного возраста, взятые из разных популяций в течение, по крайней мере, последних ста лет. Не удалось обнаружить корреляцию с географическим положением популяций *R. ridibunda* и другим авторам (Боркин и др., 1979), использовавшим новые сборы с территории СССР (величина выборок колебалась от 10 до 66 особей). Полученные значения были равны: с широтой $r = +0.41$, с долготой $r = +0.18$, в обоих случаях $P > 0.05$. Основными недостатками этих данных являются неодновременность сбора материала и разновозрастность особей. Таким образом, вопрос о географической изменчивости частоты *striata* остается открытым; и лишь накопление новых материалов, в том числе по Западной и Центральной Европе, позволит решить эту проблему. Для сравнения отметим, что географическая изменчивость частоты *striata* четко обнаруживается у *R. arvalis* из группы бурых лягушек. Вычисленные по данным Л. Я. Топорковой (1965) значения коэффициента корреляции оказались следующими (Боркин и др., 1979): с широтой $r = -0.73$, $P < 0.01$, с долготой $r = -0.58$, $P < 0.05$.

В заключение хочется отметить интересный факт падения частоты *striata* *R. ridibunda* в горах, указанный Л. Я. Боркиным и др. (1979) по данным Т. И. Жуковой и Б. С. Кубанцева (1976).

б) Темные пятна на спине (*maculata*)

Генетика этого варианта, к сожалению, в группе зеленых и бурых лягушек не изучена. Известно, правда, что фенотип «черные пятна» (spotted frogs, wild type) у *R. pipiens* кодируется рецессивным аллелем, тогда как чистый, беспятнистый вариант (*burnsi*) контролируется доминантным аллелем *B* (Merrell, 1972). Исходя из этого, можно было

бы считать, что и наш вариант unicolor* у *R. lessonae* должен быть доминантным по отношению к maculata (M), что, конечно, нуждается в экспериментальной проверке. Совмещение фенотипов maculata и striata у большинства особей говорит в пользу неаллельности этих признаков. Возрастные изменения частоты maculata (табл. 10) почти всюду совпадают с таковыми striata; доля особей maculata растет после первой зимовки и затем падает с возрастом.

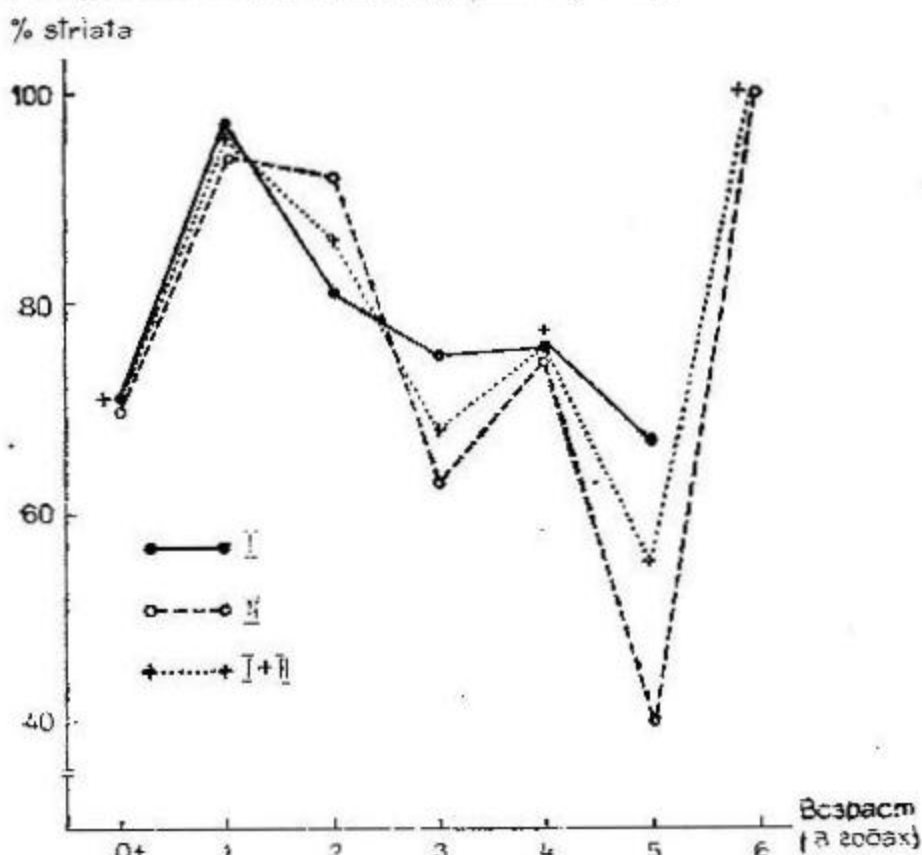


Рис. 9. Возрастные изменения частоты особей striata *Rana lessonae* в водоемах Луги.

в) Однородная окраска спины (unicolor)

Учитывая генетику выше приведенных признаков, можно предположить, что фенотип unicolor контролируется у *R. lessonae*, по крайней мере, двумя аутосомными локусами: рецессивным аллелем локуса striata и доминантным аллелем локуса, контролирующего появление пятен на спине. Таким образом, по отношению к фенотипам striata и maculata фенотип unicolor должен иметь структуру генотипа *ssUU* или *ssUu*, где *u* — рецессивный аллель, в гомозиготном состоянии вызывающий появление пятен на спине (фенотип maculata). Поскольку пятнистые лягушки в лужских водоемах всегда имели полосу, а частота striata выше частоты maculata, то частота unicolor должна быть равна количеству бесполосых особей (*ss*), что и было обнаружено (табл. 10). В соответствии с этим возрастные изменения частоты unicolor противоположны таковым striata.

* Не следует, однако, отождествлять варианты unicolor *R. lessonae* и burnsi *R. pipiens*, т. к. они должны иметь разные генотипы хотя бы потому, что в группе зеленых лягушек, по-видимому, отсутствует фенотип punctata (=kandiyohi *R. pipiens*?), а в группе *R. pipiens* не обнаружен фенотип striata.

г) Корреляция возрастных изменений частот вариантов окраски

Возникает вопрос, в какой степени согласованы возрастные изменения частот разных типов окраски. Подсчет коэффициентов корреляции между ними дает следующие результаты для особей водоема I:

$r_{EM} = +0.01, P > 0.05$	$r_{AU} = -0.54, P > 0.05$
$r_{ES} = -0.02, P > 0.05$	$r_{AS} = +0.54, P > 0.05$
$r_{EU} = +0.02, P > 0.05$	$r_{MU} = -0.93, P < 0.01$
$r_{AM} = +0.28, P > 0.05$	$r_{MS} = +0.93, P < 0.01$
$r_{EA} = +0.51, P > 0.05$	$r_{SU} = -1.00, P < 0.01$

Как видно, достоверная корреляция существует лишь между фенотипами *striata*, *maculata* и *unicolor*. Высокие негативные корреляции r_{MU} и r_{SU} вполне объяснимы, т. к. должны представлять собою фактически корреляции между фенотипами, кодируемыми доминантным и рецессивным аллелями, если, конечно, выше высказанные генетические предположения правильны. Высокая корреляция фенотипов *maculata* и *striata* требует своего объяснения. Возможно, что сочетание пятен и полосы обеспечивает наилучший тип криптической окраски зеленых лягушек.

д) Степень генетической изоляции лягушек из двух водоемов

Различия в средних значениях частот фенотипов между выборками из водоемов I и II равны 8—12% (табл. 10). В какой степени достоверны генетические различия между этими двумя выборками? Рассмотрим это на примере особей *striata*. Если наши рассуждения относительно генетической природы *striata* правильны (с. 36), то в соответствии с формулой Харди-Вайнберга частоты доминантного аллеля в обоих выборках должны быть равны $S_I = 0.6258$ и $S_{II} = 0.5000$. Достоверность различий между этими частотами (Рокицкий, 1967, с. 188) $t = 1.97, P = 0.05$, достигая лишь первого уровня значимости. Учитывая степень топографической изолированности водоемов (около 2 км), по видимому, не соединяющихся водными протоками, и степень генетических различий, следует признать колонии лягушек, обитающих в них, полуизолированными. Это совпадает со способностью зеленых лягушек (*R. esculenta*) перемещаться на расстояние до 2.5 км (Juszczuk, 1953).

Изменчивость внешнеморфологических диагностических признаков

Относительная длина конечностей, в частности, голени (Т.), а также внутреннего метатарзального бугорка (С. int. I.) являются одними из наиболее важных признаков, традиционно используемых в практической таксономии зеленых лягушек. Нами анализируются следующие пять индексов: L./Т., F./Т., L./С. int. I., Т./С. int. I. и D. p./С. int. I. При анализе их изменчивости мы суммировали данные по обоим водоемам Луги.

Возрастная изменчивость

На рис. 10—13 показана зависимость отмеченных выше индексов от длины тела и возраста лягушек. В табл. 12 сопоставлены значения коэффициентов корреляции этих индексов с длиной тела у *R. lessonae* из Луги (наши данные) и *R. ridibunda* из Казани (Терентьев, 1943). Хотя эти значения указывают на слабую связь индексов с размерами тела лягушек, для трех индексов у каждого вида они достоверны. Обращает на себя внимание, что эти индексы, кроме D. p./С. int. I., у *R. lessonae* и *R. ridibunda* не совпадают как по абсолютной величине, так и по знаку.

В табл. 13 показаны возрастные изменения трех индексов, достоверно коррелирующих с длиной тела. По индексам L./С. int. I. и Т./С.

int. l. четко выделяются две возрастные группы лягушек: сеголетки (0+) и все остальные. По индексу D. p./C. int. l. все возраста образуют практически одну группу, хотя статистически достоверные различия существуют между особями 1 и 2-го годов или 4 и 5-и лет.

Средние значения индексов D. p./C. int. l., T./C. int. l. и L./T. у выращенных в лаборатории особей *R. lessonae*, согласно Л. Бергеру (Berger, 1970), подвержены сильным возрастным (0—3 года) колебаниям. Однако этот автор не оценивал статистически их корреляцию с возрастом и не подсчитывал достоверность различий между разными возрастными группами; по приводимым им данным (табл. II и рис. 2)

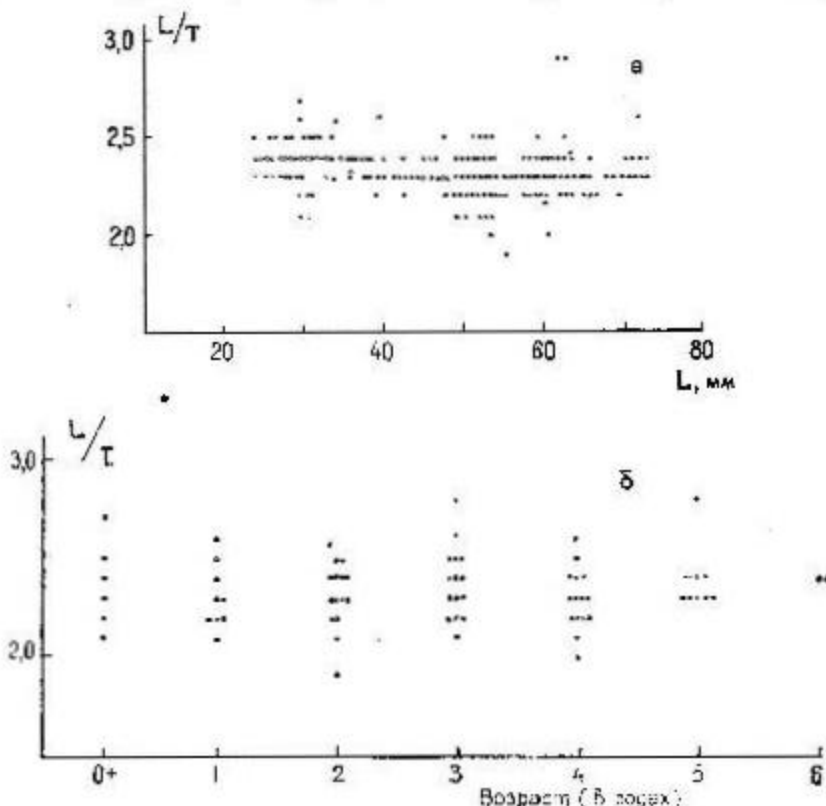


Рис. 10. Изменчивость индекса L/T в связи с длиной тела (а) и возрастом (б) особей *Rana lessonae*, Луга.

можно видеть, что они принципиально сходны с нашими. Наиболее сильно выражены различия между сеголетками и 1—3-летними особями по индексам T./C. int. l. и D. p./C. int. l. Сходные возрастные изменения наблюдаются также у *R. esculenta* и *R. ridibunda*, полученных от скрещиваний в разных комбинациях.

Таким образом, наши данные по *R. lessonae* принципиально подтверждают выводы П. В. Терентьева (1943), полученные при изучении *R. ridibunda*: для целей практической таксономии (диагностики) возрастной изменчивостью индексов L./T., F./T., D. p./C. int. l., L./C. int. l., T./C. int. l. можно пренебречь. Однако для двух последних индексов сеголетки должны анализироваться отдельно от остальных возрастных групп.

Половой диморфизм

Ранее мы уже отметили, что по длине и весу тела половой диморфизм у лужских *R. lessonae* достоверно проявляется лишь в возрасте 5-и лет (табл. 4). Учитывая, что возрастная изменчивость практически

отсутствует, мы можем сравнивать значение индексов у половозрелых самцов и самок суммарно по всем возрастам. Как видно из табл. 14, половой диморфизм не обнаружен ни по одному из изученных признаков. При биометрической обработке *R. lessonae* из Познани, Польша

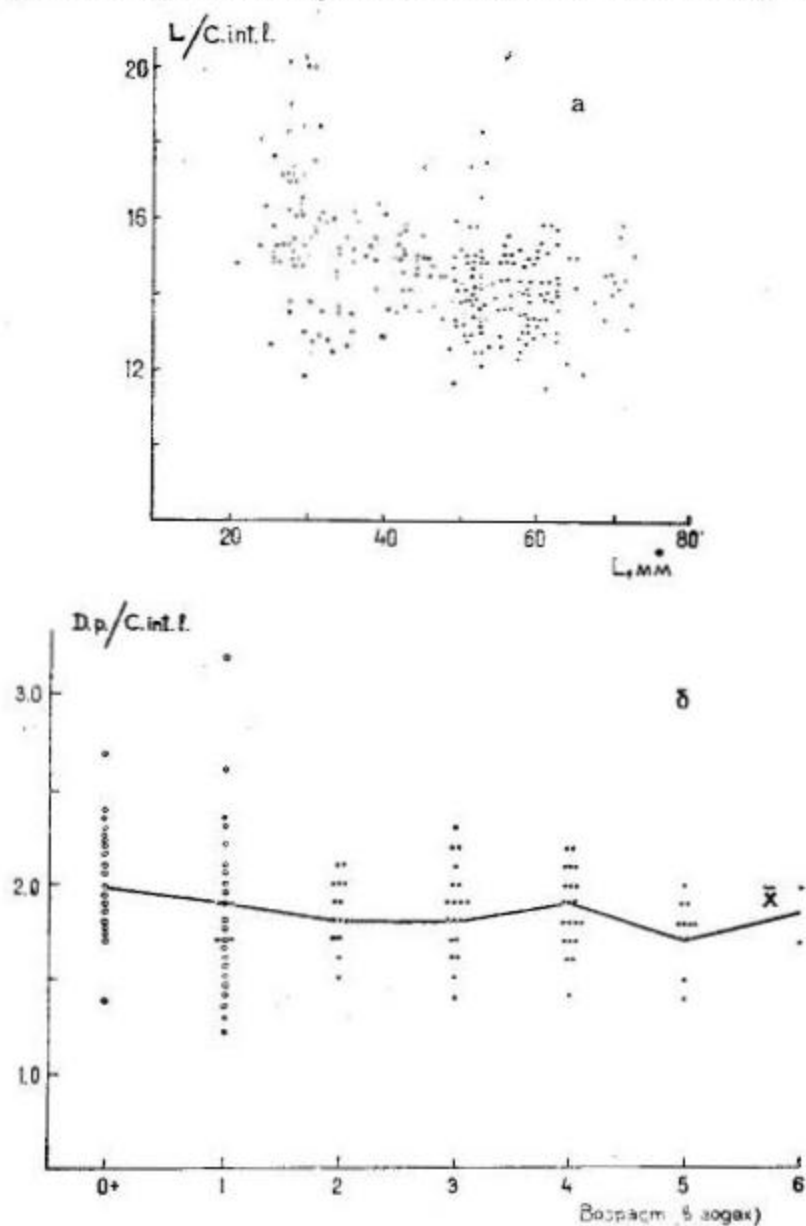


Рис. 11. Изменяемость индекса $L/C.int.l.$ в связи с длиной тела (а) и возрастом (б) особей *Rana lessonae*, Луга.

(Berger, 1966) было установлено, что половой диморфизм отсутствует по индексам $D.p./C.int.l.$, $T./C.int.l.$ и $L./C.int.l.$, но значения индекса $L./T.$ достоверно выше у самок. Согласно П. В. Терентьеву (1943), у *R. ridibunda* из Казани половой диморфизм выражен по признаку $L./T.$, но отсутствует по $T./C.int.l.$, $D.p./C.int.l.$ и практически по $F./T.$ Таким образом, эти данные не совпадают с нашими лишь по индексу $L./T.$ В области Саар-Мозель, ФРГ половой диморфизм у *R. lessonae*

по всем перечисленным индексам не выражен, насколько можно судить по графическим данным (Halfmann u. Müller, 1972). Это же отмечается и для *R. ridibunda* (Opatrný, 1970).

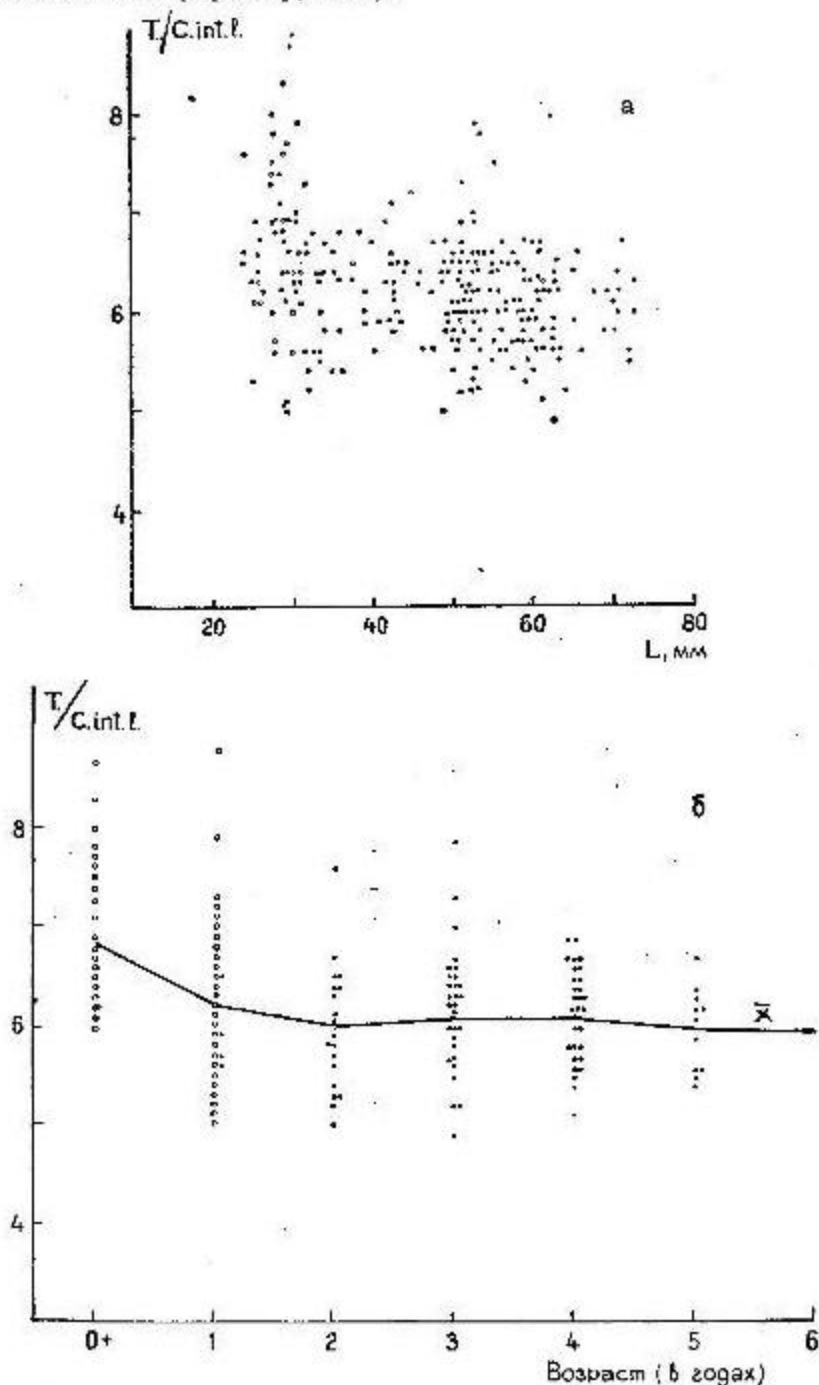


Рис. 12. Изменчивость индекса $T/C.int.l.$ в связи с длиной тела (а) и возрастом (б) особей *Rana lessonae*, Луга.

Географическая изменчивость

Хотя данных по изменчивости морфологических признаков в разных популяциях европейских зеленых лягушек опубликовано, в общем, немало, однако в свете принципиально новой теории гибридного проис-

хождения *R. esculenta* видовую принадлежность этих популяций, особенно «*R. esculenta*» в старом понимании, необходимо перепроверить. Поэтому мы используем лишь те работы, в которых достоверность

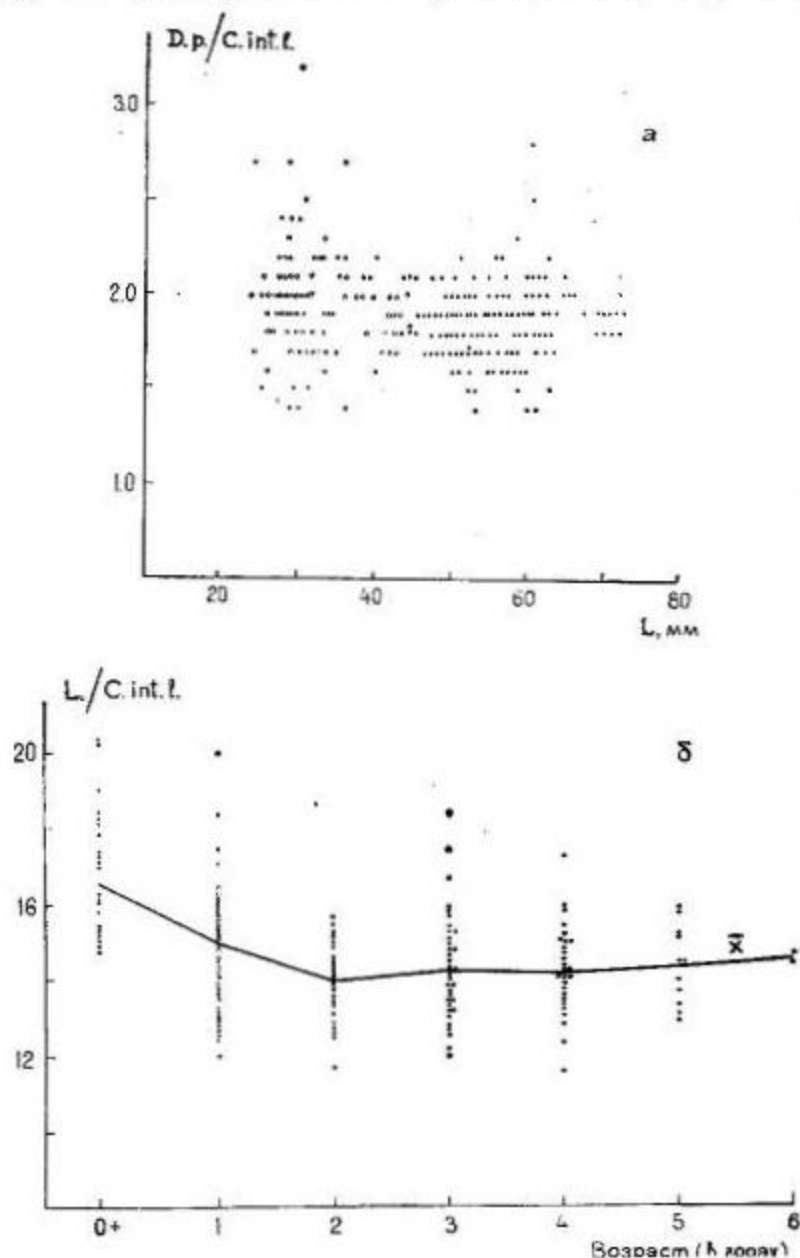


Рис. 13. Изменчивость индекса $D.p./C.int.l.$ в связи с длиной тела (а) и возрастом (б) особей *Rana lessonae*, Луга.

определения *R. lessonae sensu Berger* (как правило, с помощью морфологических и электрофоретических данных) не вызывает сомнений.

В табл. 15 сравниваются познаньская и лужская популяции *R. lessonae*. Статистически высоко достоверные различия ($P < 0.001$) обнаружены нами по индексам $L./T.$ среди самцов, $D.p./C.int.l.$ и $L./C.int.l.$, в то время как по $L./T.$ среди самок и $T./C.int.l.$ они отсутствуют. Эти различия между популяциями можно попытаться объяс-

Корреляция (r) некоторых диагностических признаков с длиной тела (L) у *Rana lessonae* из Луги (наши данные) и *R. ridibunda* из Казани (Терентьев, 1943)

Признак	<i>Rana lessonae</i> n=239	<i>Rana ridibunda</i> n=196
1. L/T	-0.10	+0.305**
2. F/T	+0.10	+0.188**
3. D. p./C. int. l.	-0.17*	+0.234**
4. T/C. int. l.	-0.25**	+0.013
5. L/C. int. l.	-0.37**	—

Примечание. * — уровень значимости $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$.

Таблица 13

Возрастные изменения трех диагностических признаков *Rana lessonae* Луги

Возраст (в годах)	n	L/C. int. l.			T/C. int. l.			D. p./C. int. l.		
		$\bar{x} \pm m$	σ	CV %	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %
0+	34	16.5 ± 0.26	1.52	9.2	6.9 ± 0.11	0.67	9.7	2.0 ± 0.05	0.27	13.5
1	76	14.9 ± 0.17	1.52	10.2	6.2 ± 0.08	0.68	11.0	1.9 ± 0.03	0.26	13.7
2	28	13.9 ± 0.18	0.96	6.9	6.0 ± 0.10	0.55	9.2	1.8 ± 0.03	0.16	8.9
3	50	14.2 ± 0.19	1.32	9.3	6.1 ± 0.08	0.55	9.0	1.8 ± 0.03	0.21	11.7
4	38	14.1 ± 0.15	0.95	6.8	6.1 ± 0.03	0.20	3.3	1.9 ± 0.03	0.18	9.6
5	11	14.3 ± 0.30	0.98	6.9	6.0 ± 0.13	0.42	7.0	1.7 ± 0.05	0.18	10.6
6	2	14.5	—	—	6.0	—	—	1.9	—	—

нить разными причинами, в частности, разными методиками измерения. Промеры в Познани делались на экземплярах, фиксированных в спирту со слабой примесью формалина (Berger, 1966), а в Луге — на живых лягушках. П. В. Терентьев (1936) специально изучил влияние различных фиксирующих жидкостей на размеры и вес лягушек и вычислил поправочные коэффициенты. При пересчете данных Л. Бергера с учетом коэффициентов П. В. Терентьева различия по индексам между популяциями сохраняются, что говорит в пользу истинных географических, а не методических различий между этими популяциями.

В табл. 16 сведены значения некоторых индексов разных популяций *R. lessonae*. Обращает на себя внимание относительная стабильность индексов по среднеарифметическим величинам, несмотря на большую географическую разобщенность популяций. Минимальное значение индекса D. p./C. int. l. у *R. lessonae* из Голландии вызывает удивление своей слишком низкой величиной (внутренний метатарзальный бугорок в 2 раза длиннее первого пальца?). Возможно, что голландские авторы имели дело с особью, у которой первый палец был лишен фаланги (морфогенетическая редукция, хищники или другая причина). Значения индекса F./T. нам известны только для лягушек Саар-Мозеля, ФРГ (Halimann u. Müller, 1972), которые несколько ниже лужских (min. \bar{x} —max.: 0.91—0.98—1.04 и 0.94—1.06—1.33, соответственно), но в общем укладываются в пределы различий по другим индексам.

Суточная активность

По данным рис. 14 можно судить о суточной активности особей *R. lessonae* в послелебачный период сезона активности. Так как лягушки кормятся, в основном, совершая прыжки с разнообразных плавающих

Половой диморфизм по пяти диагностическим признакам у лужских *Rana lessonae*

Признак	Самцы (n=94)				Самки (n=62)				t_x	P
	min-max	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %	min-max	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %		
1. F/T	0.94—1.33	1.05±0.005	0.044	4.2	0.97—1.18	1.06±0.005	0.038	3.5	1.41	>0.05
2. L/T	2.03—2.85	2.30±0.012	0.117	5.1	1.91—2.62	2.31±0.014	0.112	4.8	0.58	>0.05
3. D. p. / C. int. l.	1.44—2.53	1.84±0.021	0.208	11.3	1.40—2.38	1.86±0.022	0.173	9.3	0.67	>0.05
4. T/C. int. l.	4.95—7.28	6.09±0.049	0.476	7.8	5.21—7.93	6.13±0.068	0.536	8.7	0.48	>0.05
5. L/C. int. l.	11.48—17.42	14.03±0.113	1.100	7.8	11.90—18.27	14.15±0.139	1.099	7.8	0.67	>0.05

Таблица 15

Сравнение двух популяций *Rana lessonae* по 4 диагностическим морфологическим признакам

Признак	Познань (по Berger, 1966)				Луга (наши данные)				t_x	P
	n	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %	n	$\bar{x} \pm m$	σ	CV %		
1. L/T ♂♂	106	2.21±0.006	0.060	2.75	94	2.30±0.012	0.117	5.09	9.00	<0.001
♀♀	68	2.28±0.010	0.060	2.64	62	2.31±0.014	0.112	4.85	1.76	>0.05
2. D. p. / C. int. l.	174	1.71±0.009	0.121	7.09	156	1.85±0.016	0.195	10.54	7.00	<0.001
3. T/C. int. l.	174	6.07±0.025	0.334	5.51	156	6.11±0.040	0.501	8.20	0.85	>0.05
4. L/C. int. l.	174	13.55±0.057	0.756	5.58	156	14.08±0.088	1.100	7.81	5.07	<0.001

Примечание. Усредненные (♂♂+♀♀) значения индексов 2—4 пересчитаны нами по данным Л. Бергера (Berger, 1966, табл. 1).

Географическая изменчивость некоторых диагностических признаков *Rana lessonae*

Популяция	n	min- \bar{x} -max	min- \bar{x} -max	Автор
		D. p. / C. int. I.	T / C. int. I.	
1. Луга	239	1.4 — 1.85 — 3.2	3.4 — 6.11 — 8.8	наши данные
2. Познань	174	1.35 — 1.71 — 2.00	5.21 — 6.07 — 6.86	Berger (1966)
3. ГДР	177	1.3 — ? — 2.0	4.5 — ? — 7.0	Günther (1975)
4. Саар-Мозель	137	1.41 — 1.82 — 2.15	6.0 — 6.8 — 7.8	Halfmann, Müller (1972)
5. Нидерланды	92	0.55 — 1.7 — 2.25	5.75 — 6.5 — 8.5	Wijnands, Gelder (1976)
6. Австрия	542	—	5.25 — 6.75 — 8.42	Tunner, Dombrowsky (1976)
		L / T	L / C. int. I.	
1. Луга	239	1.9 — 2.3 — 2.8	11.5 — 14.08 — 20.0	наши данные
2. Познань	174	2.07 — 2.23 — 2.39	11.67 — 13.55 — 15.75	Berger (1966)
3. Саар-Мозель	137	1.97 — 2.2 — 2.40	13.1 — 15.1 — 17.2	Halfmann, Müller (1972)
4. Австрия	542	2.0 — 2.13 — 2.57	—	Tunner, Dombrowsky (1976)

Примечания. Данные по индексам L / C. int. I. и T / C. int. I. для Луги не включают сеголеток (0+); таким образом, для этих индексов n=205. Значения индексов для лягушек Саар-Мозели, Нидерландов и Австрии рассчитаны нами по графическим данным авторов.

предметов и на берегу, отходя от воды в лес иногда на расстояние до 30 м, то при наблюдениях за их активностью отдельно подсчитывались особи, находящиеся в воде, на плавающих предметах и на берегу (рис. 14, табл. 17). Соотношение этих трех групп лягушек, особенно в воде и на берегу, характеризует кормовую активность животных.

Среди наиболее важных абиотических факторов, могущих влиять на суточную активность особей, следует назвать температуру воды и воздуха, влажность и фотопериодизм. Поскольку зеленые лягушки практически постоянно связаны с водой (откуда и их второе название — «водные»), в отличие от бурых, или наземных лягушек, то влажность не должна быть доминирующим фактором. Влияние фотопериодизма теоретически должно сказываться на активности. Однако, тот факт, что численность лягушек на берегу резко падает еще до наступления темноты (рис. 14 и другие наши данные), несмотря на специфические условия фотопериодизма в Ленинградской области в начале лета («белые ночи»), говорит о второстепенности этого фактора.

Данные учетов по суточной активности (рис. 14, табл. 17) и другие наблюдения указывают на преобладание «наземной» активности лягушек в первой половине светового дня (примерно до 15—16 часов), после чего большая часть особей возвращается в воду. Ночью, насколько мы можем судить по нашим отрывочным наблюдениям, лягушки на берегу практически не встречаются. Любопытно, что наши данные очень хорошо, даже хронологически, совпадают с очень полными наблюдениями А. Г. Банникова и М. Н. Денисовой (1948) по этому виду («*R. esculenta*») в окрестностях Москвы. Количество лягушек, находящихся на разных плавающих предметах, колеблется в меньшей степени.

Количество особей в воде увеличивается к вечеру, совпадая с падением температуры воздуха. Непосредственно температура воды вряд ли оказывает главное воздействие на распределение лягушек на

берегу и в воде. Корреляция между температурой воды и количеством особей, находящихся в воде, выраженном в процентах от общего числа особей на данный час, имеет, на первый взгляд, парадоксальный характер: чем холоднее вода, тем больше в водоеме особей ($r = -0.55$, $P > 0.05$), хотя само значение коэффициента корреляции недостоверно из-за малого числа сравниваемых данных ($n = 7$). На рис. 14 видно, что количество лягушек в водоеме, действительно, больше вечером и ночью, когда температура воды понижается. Однако, это понижение, в общем, незначительно, достигая всего лишь 5.5°C . Значительно более существенны изменения температур воздуха, перепад которых составляет не менее 13.5°C . Таким образом, фактором, определяющим актив-

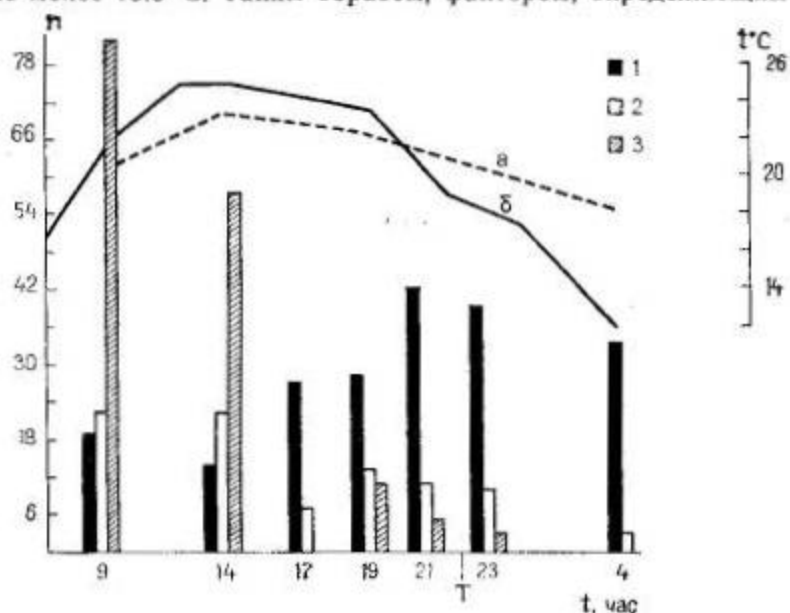


Рис. 14. Суточная активность *Rana lessonae*, Луга (водоем II, 2—3 июля 1975 года).

1 — количество особей в воде, 2 — на плавающих предметах, 3 — на берегу; а — температура воды, б — воздуха; T — наступление темноты.

ность лягушек, в частности, их пребывание на суше, следует признать температуру воздуха, что ранее уже справедливо было отмечено А. Г. Банниковым и М. Н. Денисовой (1948). Когда температура воздуха становится ниже температуры воды, подавляющее большинство лягушек (но не все!) возвращается в воду.

К сожалению, мы не располагаем достаточным количеством данных для выяснения вопроса о начале активности лягушек. По-видимому, оно совпадает с появлением солнечных лучей, и в 6 часов утра лягушки уже активны, причем более ранняя активность отмечена нами на западном берегу водоема II, который раньше начинает освещаться солнцем. Если учесть, что некоторые немногочисленные особи остаются на берегу и после наступления темноты (рис. 14, табл. 17), то общую максимальную активность *R. lessonae* под Лугой в июле на берегу можно оценить примерно в 16—17 часов, хотя для большинства особей это время значительно короче. Период активности этого же вида под Москвой составляет 12—14 часов (Банников и Денисова, 1948).

Разобранный нами цикл суточной активности *R. lessonae* (рис. 14, табл. 17) характерен для первой половины лета. В дальнейшем он остается принципиально тем же, однако продолжительность суточной активности сокращается вследствие понижения дневной температуры

Суточная активность *Rana lessonae*, Луга
(водоем II, 2—3 июля 1975 г., n=450)

Время	Возраст	Количество особей						χ^2	
		в воде		на плавающих предметах		на берегу			общее
		n	%	n	%	n	%		
9 час	ad.	10	16.1	19	30.6	33	53.2	62	18.19 df=4 p<0.01
	sad.	8	20.5	2	5.1	29	74.4	39	
	juv.	1	4.3	1	4.3	21	91.3	23	
		<u>19</u>		<u>22</u>		<u>83</u>		<u>124</u>	
14 час	ad.	4	12.1	14	42.4	15	45.5	33	14.52 df=4 p<0.01
	sad.	7	20.0	7	20.0	21	60.0	35	
	juv.	3	11.5	1	3.8	22	84.6	26	
		<u>14</u>		<u>22</u>		<u>58</u>		<u>94</u>	
17 час	ad.	9	69.2	4	30.8	—	—	13	2.07 df=2 p>0.05
	sad.	13	81.3	3	18.7	—	—	16	
	juv.	5	100.0	—	—	—	—	5	
		<u>27</u>		<u>7</u>				<u>34</u>	
19 час	ad.	12	75.0	1	6.3	3	18.7	16	6.89 df=4 p>0.05
	sad.	10	38.5	10	38.5	6	23.0	26	
	juv.	6	60.0	2	20.0	2	20.0	10	
		<u>28</u>		<u>13</u>		<u>11</u>		<u>52</u>	
21 час	ad.	14	70.0	4	20.0	2	10.0	20	2.61 df=4 p>0.05
	sad.	22	78.6	5	17.9	1	3.5	28	
	juv.	6	60.0	2	20.0	2	20.0	10	
		<u>42</u>		<u>11</u>		<u>5</u>		<u>68</u>	
23 час	ad.	13	81.3	1	6.2	2	12.5	16	4.96 df=4 p>0.05
	sad.	22	71.0	8	25.8	1	3.2	31	
	juv.	4	80.0	1	20.0	—	—	5	
		<u>39</u>		<u>10</u>		<u>3</u>		<u>52</u>	
4 час	ad.	5	100.0	—	—	—	—	5	1.43 df=2 p>0.05
	sad.	24	92.3	2	7.7	—	—	26	
	juv.	4	80.0	1	20.0	—	—	5	
		<u>33</u>		<u>3</u>				<u>36</u>	

воздуха и уменьшения длины дня. Таким образом, летний цикл суточной активности *R. lessonae* в Ленинградской области вне периода размножения характеризуется одним пиком численности лягушек на берегу, что совпадает с данными по этому виду из Подмоскovie (Банников и Денисова, 1948). В то же время в более южных районах в летнем суточном цикле *R. lessonae* из лесостепной Украины (Пашенко, 1959), а также у *R. ridibunda* в дельте Волги (Идельсон и Воноков, 1938), из южного Дагестана (Банников и Денисова, 1943) и Узбекистана (Крестьянинов, 1956; Пашкова и Сударев, 1960, рис. 16) отмечены два пика наземной активности. Это «раздвоение» активности вызвано возвратом особей в воду в наиболее жаркие часы дня, т. е. связано с экологической регуляцией температуры тела лягушек и с необходимостью избежать высыхания на суше.

Переисследование суточной активности прудовой лягушки в Подмоскovie (Кузнецов и др., 1972) обнаружило сложный характер кривой локомоторной активности этого вида. Максимальное количество лягушек на берегу было встречено вечером и ночью, тогда как по другим данным (Банников и Денисова, 1948; Пашенко, 1959 и наши данные) оно приходится на светлое время суток. Интенсивность питания «*R. esculenta*» днем выше, чем ночью (Кузнецов и др., 1972). «Ве-

роятно, это расхождение можно объяснить влиянием сезонного фактора, а также температурными различиями (мы проводили наблюдения в конце июня при высокой среднесуточной температуре). Однако, как было указано выше, различие между числом активных лягушек на берегу днем и ночью было незначительно, что позволяет сделать допущение о круглосуточной активности популяции прудовых лягушек в конце июня при оптимальных условиях погоды» (Кузнецов и др., 1972, с. 214). Будущие специальные исследования по географическому и сезонному изменению суточной активности зеленых лягушек и влиянию на нее экологических факторов помогут выявить причины расхождения между данными разных авторов и вскрыть экологический механизм суточной активности.

Помимо изучения общей суточной активности *R. lessonae*, нами проводились также наблюдения за отдельными особями, которых удавалось идентифицировать по особенностям рисунка окраски и размерам. Для оценки кормовой активности особи подсчитывалось количество прыжков при ловле насекомых, совершаемых в течение одного часа (табл. 18). Полученные данные говорят о более или менее равномерном распределении кормовой активности особей в течение дня.

Таблица 18

Кормовая активность отдельных особей *Rana lessonae*, Луга (водоем II)

Номер особей	Число кормовых прыжков в час									
	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19
25 июля										
1	6	9	7			4		3	1	
2	2	3	5			2		1		
26 июля										
3	5	3	3	4	6	4				
4		2	1	2	2	1				
28 июля										
5		1	2	2	4		3			2
6		2	3	2	3		2			1

Особи *R. lessonae* ловят добычу не только с помощью прыжков, совершаемых ими на берегу или с плавающих предметов в водоеме. В некоторых случаях, заметив добычу, лягушка сначала подкрадывается к ней, попеременно передвигая конечностями, а затем уже прыгает. Небольшие особи могут забираться на листья растений (до 0,5 м высоты) и ловят насекомых оттуда. Лягушки собирают мелких насекомых также и с поверхностной пленки воды, на которую те попадают в изобилии, особенно к вечеру. Медленно работая задними конечностями, лягушка плавает с широко открытым ртом и собирает корм. Набрав достаточную порцию, она останавливается, проглатывает ее и вновь плавает.

Существуют ли различия в суточной активности лягушек разного возраста? Для выяснения этого вопроса во время учетов оценивались размеры особей, которые были разделены на три группы: взрослые

(ad.) примерно 3—6 лет, полувзрослые (sad.) примерно 2-летние и молодые (juv.) однолетние особи. Результаты одного из учетов представлены в таблице 17. Следует, однако, иметь в виду приблизительность этих данных, т. к. размеры особей определялись на глаз, и они не всегда точно соответствуют определенному возрасту (с. 21). Оценка различий в распределении лягушек разных возрастов на берегу, в воде и на плавающих предметах производилась с помощью критерия χ^2 . Достоверные различия получены только для лягушек, учтенных в 9 и 14 часов. Однако сопряженность между размерами лягушек и местом их пребывания, выраженная коэффициентом Чупрова (Урбах, 1964, с. 357), не особенно велика ($K=0.27$ и 0.28 для 9 и 14 часов, соответственно). Таким образом, вопрос нуждается в дополнительных исследованиях. Возможно, что обработка наших данных с помощью трехфакторного дисперсионного анализа (температура, размеры и место пребывания особей) позволила бы более четко подойти к проблеме.

Лягушата, выход которых на сушу в 1975 году начался 5 августа, проводят на берегу времени значительно дольше, чем взрослые особи, встречаясь здесь и вечером после того, как температура воздуха становится ниже температуры воды и взрослые лягушки уже вернулись в водоем.

ЛИТЕРАТУРА

- Александровская Т. О. и Милишников А. Н. Электрофоретическое исследование водорастворимых мышечных белков бесхвостых амфибий. — В сб.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф., Л., «Наука», 1977, с. 5—6.
- Бапников А. Г. и Денисова М. Н. Суточный цикл активности озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) в условиях Южного Дагестана. — Зоол. ж., 1943, т. 22, вып. 1, с. 33—37.
- Бапников А. Г. и Денисова М. Н. Суточный цикл активности *Rana esculenta* L. — Докл. АН СССР, 1948, т. 61, № 2, с. 367—370.
- Беневолецкая (Тихенко) Н. Д. Территориальное поведение лягушек на окрестностях г. Луизи. — В сб.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф., Л., «Наука», 1977, с. 34—35.
- Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом. — Экология, 1976, № 2, с. 37—43.
- Бизанки В. Reptilia и Amphibia С.-Петербургской губернии. — Ежегодник Зоол. Муз. Имп. Акад. Наук, 1909, т. 14, № 1—2, с. 131—135.
- Боркин Л. Я. Анализ внутривидового полиморфизма по признаку «striata» и его корреляции с размерными признаками у остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson. — В кн.: Герпетологический сборник (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 74), 1977, с. 17—23.
- (Боркин Л. Я., Гаранин В. И., Тихенко Н. Д. и Цауне И. А.) Borokin L. J., Garanin V. I., Tikhenko N. D. and Zaune I. A. Some results in the green frogs survey in the USSR. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979, Bd. 55, Hft. 1, S. 153—170.
- Баснецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. — Зоол. ж., 1934, т. 13, вып. 3, с. 540—583.
- Баснецов В. В. Рост рыб как адаптация. — Бюлл. Московск. о-ва испыт. прир., 1947, нов. сер., т. 52, вып. 1, с. 23—34.
- Гласс Дж. и Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М., «Прогресс», 1976, 496 с.
- Жукова Т. И. и Кубанцев Б. С. О межпопуляционных различиях в окраске озерной лягушки. — В сб.: Герпетология (Научн. тр. Кубанск. гос. ун-та, вып. 218), Краснодар, 1976, с. 20—26.
- Идельсон и Воинов. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) на пойменных водоемах дельты р. Волги и ее значение в истреблении молоди рыб. — Тр. Волго-Каспийск. научн. рыбохоз. станции, Астрахань, 1938, т. 8, вып. 1, с. 1—29.
- Клейнберг С. Е. и Смирин Э. М. К методике определения возраста амфибий. — Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 7, с. 1090—1094.
- Крестянинов В. Д. Биология озерной лягушки и ее значение в прудовом рыбном хозяйстве. — Тр. Ин-та зоол. и паразитол., Ташкент, т. 5, Зоол. сб., 1956, с. 3—46.
- Кузнецов Е. В., Чугунов Ю. Д. и Бродский Б. Я. Биологические суточные ритмы у прудовых лягушек (*Rana esculenta* L.) в природных условиях. — Ж. общ. биол., 1972, т. 33, № 2, с. 210—216.

- (Мазин А. Л. и Боркин Л. Я.) Mazin A. L. a. Borokin L. J. Nuclear DNA content in green frogs of the genus *Rana*. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979, Bd. 55, Hf. 1, S. 217—224.
- Маркузе В. К. Сезонное изменение встречаемости самцов и самок озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.). — Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, М., 1961, № 3, с. 48—50.
- Мина М. В. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria*) в одном из малых водоемов Московской области. — Зоол. ж., 1974, т. 53, вып. 12, с. 1826—1832.
- Мина М. В. и Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М., «Наука», 1976, 291 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., «Мир», 1975, 740 с.
- Пашкова И. М. и Сударев О. Н. Отношение озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall.) к температуре в природе и в эксперименте. — Докл. АН СССР, 1960, т. 135, № 6, с. 1512—1515.
- Пашенко Ю. И. Экология та господарське значення ставкової жаби (*Rana esculenta* L.) на Україні. — Тр. Зоол. муз. Київськ. держ. ун-та, 1959, № 6, с. 93—117.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, «Высшая школа», 1967, 327 с.
- Смирин Э. М. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*). — Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 10, с. 1529—1534.
- Смирин Э. М. О слоистой структуре некоторых костей серой жабы в связи с возможностью определения возраста. — Тр. Мордовск. гос. заповедника, Саранск, 1974, вып. 6 за 1972 г., с. 93—103.
- Терентьев П. В. К вопросу о взаимоотношении веса и размеров у Amphibia. — Изв. АН СССР, 1936, сер. биол., № 6, с. 1291—1304.
- Терентьев П. В. Суточный цикл активности *Rana temporaria temporaria* L. — Зоол. ж., 1938, т. 17, вып. 3, с. 549—553.
- Терентьев П. В. Корреляция индексов озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. — Зоол. ж., 1943, т. 22, вып. 5, с. 267—273.
- Терентьев П. В. Характер географической изменчивости зеленых лягушек. — В сб.: Вопросы экспериментальной биологии (Тр. Петергофск. биол. ин-та ЛГУ, № 19), 1962, с. 98—121.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., «Советская наука», 3-е изд., 1949, 340 с.
- Топоркова Л. Я. О географической изменчивости морфологических признаков у амфибий. 1. *Rana terrestris* Andr. — Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, М., 1965, № 1, с. 31—36.
- Тофан В. Е. Экология и внутривидовая изменчивость зеленых лягушек Молдавии. — Изв. АН Молд. ССР, Кишинев, 1967, сер. биол. и хим. наук, № 1, с. 32—40.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). М., «Наука», 1964, 415 с.
- Шалдыбин С. Л. Возрастная и половая структура популяций бесхвостых амфибий. — В сб.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир, вып. 4, Казань, 1976, с. 112—117.
- Шалдыбин С. Л. Биотопическое размещение и численность бесхвостых амфибий в прибрежных биогеоценозах Куйбышевского водохранилища. — В сб.: Охрана природы и биогеоценология, вып. 2, Казань, 1977, с. 70—75.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. — Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, Свердловск, 1959, вып. 11, с. 1—132.
- Щушак Е. Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки. — Информ. матер. Ин-та экол. раст. и жив. Уральск. научн. центра АН СССР (отчет. сесс. зоол. лаб.), Свердловск, 1977, с. 36—37.
- Bellis E. D. Growth of the wood frog, *Rana sylvatica*. — Copeia, 1961, n. 1, p. 74—77.
- Berger L. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznań. — Annal. Zool., Warszawa, 1966, t. 23, n. 11, p. 303—324.
- Berger L. Embryonal and larval development of F₂ generation of green frogs different combinations. — Acta zool. cracov., 1967, t. 12, n. 7, p. 123—160.
- Berger L. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. — Annal. Zool., Warszawa, 1970, t. 27, n. 17, p. 373—416.
- Berger L. Sexual maturity of males within forms of *Rana esculenta* complex. — Zool. Polon., 1973, vol. 22, fasc. 3, p. 177—188.
- Berger L. Systematics and hybridization in the *Rana esculenta* complex. — In: Taylor D. H. a. Guttman Sh. I. (eds.) The reproductive biology of amphibians. N. Y.—L., Plenum Press, 1977, p. 367—388.
- Blair W. F. Growth, dispersal and age at sexual maturity of the Mexican toad (*Bufo valliceps* Wiegmann). — Copeia, 1953, n. 4, p. 208—212.
- Blankenhorn H. J. Reproduction and mating behavior in *Rana lessonae*—*Rana esculenta* mixed populations. — In: Taylor D. H. a. Guttman Sh. I. (eds.) The reproductive biology of amphibians. N. Y.—L., Plenum Press, 1977, 385—410.

- Breckenridge W. J. a. Tester J. R. Growth, local movements and hibernation of the Manitoba toad, *Bufo hemiophys*. — Ecology, 1961, vol. 42, n. 4, p. 637—646.
- Briggs J. L. a. Storm R. M. Growth and population structure of the cascade frog, *Rana cascadae* Slater. — Herpetologica, 1970, vol. 26, n. 3, p. 283—300.
- Browder L. W., Underhill J. C. a. Merrell D. J. Mid-dorsal stripe in the wood frog. — J. Heredity, 1966, vol. 57, n. 2, p. 65—67.
- Erown W. C. a. Alcalá A. C. Population ecology of the frog *Rana erythraea* in southern Negros, Philippines. — Copeia, 1970, n. 4, p. 611—622.
- Clarke R. D. Postmetamorphic growth rates in a natural population of Fowler's toad, *Bufo woodhousei fowleri*. — Canad. J. Zool., 1974, vol. 52, n. 12, p. 1489—1498.
- Dubois A. Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. — In: C. Bocquet, J. Générmont et M. Lamotte (éds.) Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, t. 2, Paris, 1977, p. 161—284.
- Ebendal T. Karyotype and serum protein pattern in a Swedish population of *Rana lessonae* (Amphibia, Anura). — Hereditas, Lund, 1977, vol. 85, n. 1, p. 75—80.
- Ebendal T. De gåtfulla gröngrodorna. — Fauna och flora, 1978, Arg. 73, n. 1, p. 9—22.
- Forselius S. Distribution and reproductive behavior of *Rana esculenta* L. in the coastal area of N. Uppland, C. Sweden. — Zool. Bidrag Uppsala, 1963, Bd. 35: 1962—1963, p. 517—528.
- Günther R. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünfröschen und dem Bastardcharacter von *Rana esculenta* L. (Anura). — Zool. Anz., 1973, Bd. 190, Hf. 3/4, S. 250—285.
- Günther R. Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, «*Rana esculenta*», L., in DDR (Anura, Ranidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1975, Bd. 51, Hf. 1, S. 145—158.
- Halfmann H. u. Müller P. Populationsuntersuchungen an Grünfröschen im Saar-Mosel-Raum. — Salamandra, 1972, Bd. 8, Hf. 3—4, S. 112—116.
- Hamilton W. J. The rate of growth of the toad (*Bufo americanus americanus* Holbrook) under natural conditions. — Copeia, 1934, n. 2, p. 88—90.
- Hamilton W. J. Notes on the ecology of the oak toad in Florida. — Herpetologica, 1955, vol. 11, pt. 3, p. 205—210.
- Hansen K. L. Movements, area of activity and growth of *Rana heckscheri*. — Copeia, 1957, n. 4, p. 275—277.
- Hotz H. Ein Problem aus vielen Fragen — europäische Grünfrösche (*Rana esculenta*-Komplex) und ihre Verbreitung. — Natur u. Museum, Frankfurt am Main, 1974, Bd. 104, Hf. 9, S. 262—272.
- Jameson D. L. Growth, dispersal and survival of the Pacific tree frog. — Copeia, 1956, n. 1, p. 25—29.
- Juszczyk W. The migrations of the aquatic frog *Rana esculenta* L. — Bull. Int. Acad. Polon. Sci. Lettr., Cl. Sci. Math. et Natur., ser. B: ser. Natur., (II), n. 7—10, Cracovie, 1953 (1952), p. 341—369.
- Kawamura T., Nishioka M. a. Kuramoto M. Interspecific hybrids between Japanese and European pond frogs. — Sci. Report Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., 1972, vol. 1, art. 6, p. 277—301.
- Lillywhite H. B., Licht P. a. Chelgren P. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. — Ecology, 1973, vol. 54, n. 2, p. 375—383.
- Loman J. Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilsson and *R. temporaria* L. in south Sweden. — Ekol. Polska, 1978, t. 26, n. 2, p. 287—296.
- Martof B. Growth and development of the green frog, *Rana clamitans*, under natural conditions. — Amer. Midland Natur., 1956, vol. 55, n. 1, p. 101—117.
- Merrell D. J. Laboratory studies bearing on pigment pattern polymorphisms in wild populations of *Rana pipiens*. — Genetics, 1972, vol. 70, n. 1, p. 141—161.
- Mertens D. Die Lurche und Kriechtiere in «Brchms Tierleben» (1912—13) und in «Grzimeks Tierleben» (1970—71). — Salamandra, 1972, Bd. 8, Hf. 3/4, S. 152—164.
- Moriwaki T. The inheritance of the dorso-median stripe in *Rana limncharis* Wiegmann. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), 1953, vol. 14, art. 1—19, p. 159—164.
- Moriya K. On isolating mechanisms between the two subspecies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), 1961, vol. 12, art. 6, p. 47—56.
- Moriya K. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. I. Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district. — J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1 (zool.), 1952, vol. 13, art. 19, p. 189—197.
- Nishioka M. Color variants induced by radiation and their inheritance in *Rana nigromaculata*. — Sci. Report Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., 1977, vol. 2, art. 2, p. 25—89.
- Nishioka M. a. Ueda H. An electron-microscopic study on six kinds of color variation induced by radiation in *Rana nigromaculata*. — Sci. Report Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., 1977, vol. 2, art. 3, p. 91—102.

- Opatrný E. Poznámky k rozšíření, geografické variabilitě a pohlavnímu dimorfismu skokana skřehotavého, *Rana ridibunda* Pallas, 1771. — Acta Mus. Reginaehradec., 1970, s. A.: sci. nat., t. II, p. 91—105.
- Pearson P. G. Population ecology of the spadefoot toad, *Scaphiopus h. holbrooki* (Harlan). — Ecol. Monographs, 1955, vol. 25, n. 3, p. 233—267.
- Raney E. C. a. Lachner E. A. Studies on the growth of tagged toads (*Bufo terrestris americanus* Holbrook). — Copeia, 1947, n. 2, p. 113—116.
- Ryan R. A. Growth rates of some ranids under natural conditions. — Copeia, 1953, n. 2, p. 73—80.
- Schroeder E. E. a. Baskett T. S. Age estimation, growth rates and population structure in Missouri bullfrogs. — Copeia, 1968, n. 3, p. 583—592.
- Smith M. The British amphibians and reptiles. L., Collins, 1954, XIV+322 p.
- Tunner H. G. Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation. — Z. zool. Syst. Evolutionforsch., 1974, Bd. 12, Hf. 4, S. 308—314.
- Turner F. B. Population structure and dynamics of the western spotted frog, *Rana p. pretiosa* Baird and Girard, in Yellowstone Park, Wyoming. — Ecol. Monographs, 1960a, vol. 30, n. 3, p. 251—278.
- Turner F. B. Postmetamorphic growth in anurans. — Amer. Midland Natur., 1960b, vol. 64, n. 2, p. 327—338.
- Uzzell T., Günther R. a. Berger L. *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (Amphibia Salientia). — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1977, vol. 128, n. 9, p. 147—171.
- Wijnands H. E. J. a. Gelder J. J. van. Biometrical and serological evidence for the occurrence of three phenotypes of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Netherlands. — Netherlands J. Zool., 1976, vol. 26, n. 3, p. 414—424.

**SOME ASPECTS OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY, COLOR
POLYMORPHISMS, GROWTH, POPULATION STRUCTURE
AND DAILY ACTIVITY OF THE POND FROG,
RANA LESSONAE ON THE NORTHERN BORDER OF ITS RANGE**

L. J. Borkin and N. D. Tikhenko

Zoological Institute, Academy of Sciences (Leningrad)

Advances in the study of *Rana «esculenta»* problem is briefly characterized. Northern range records for *R. lessonae* are reported. Sexual and age structure of the population in two waterbodies of the Luga town, Leningrad District is discussed. Age of frogs was established by cross sections of finger phalanges. Sexual maturity of several individuals is attained at the age of 1 year, however most frogs take place in breeding after two winterings at the age of 2 years. Linear and weight growthes of individuals and certain characteristics of age groups are considered; growth is retarded in mature frogs. Five color variants and age changes of their frequencies are analyzed. Age variability of indeces L./T., F./T., D.p./C. int. I., L./C. int. I. and T./C. int. I. can be neglected for the aim of diagnostics, but for the two last-mentioned indeces the froglets one-year-old should be analyzed separately of all other age groups. Sexual dimorphism by the length and weight of body and by the 5 mentioned indeces has not been discovered. Data on geographical variability and daily activity of *R. lessonae* are given.