

На правах рукописи



Волонцевич Роман Владимирович

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

03.02.04 – Зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2017

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» на кафедре зоологии позвоночных и экологии.

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Куранова Валентина Николаевна

Официальные оппоненты:

Стариков Владимир Павлович, доктор биологических наук, профессор, бюджетное учреждение высшего образования Ханты-Мансийского автономного округа – Югры «Сургутский государственный университет», кафедра зоологии и экологии животных, заведующий кафедрой

Лада Георгий Аркадьевич, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина», кафедра природопользования и землеустройства, профессор

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Защита состоится 18 мая 2017 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина 36 (главный корпус, аудитория 224).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ:
<http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/VoloncevichRV18052017.html>

Автореферат разослан «__» марта 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук,
профессор



Середина Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

Объектом наших исследований являлась остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Ranidae, Anura, Amphibia), относящаяся к группе бурых лягушек (группа *Rana temporaria*) и имеющая обширный ареал в Палеарктике. У данного вида можно проследить изменение морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик на географическом и локальном уровне. Протяженный ареал *R. arvalis* с большой амплитудой средовых факторов определяет высокий уровень морфометрической изменчивости особей вида. Вопрос морфометрии вида на разных этапах развития особи имеет важное значение в решении проблем таксономии, изменчивости и адаптаций к условиям окружающей среды как в отдельных регионах, так и в пределах ареала (Ищенко, 1978, 1989, 1999; Щупак, 1985; Косова, 1996; Лада, 2012). Изучение возрастной структуры популяции, смертности и рождаемости, а также численности отдельных генераций амфибий, включая *R. arvalis*, определено потребностью понимания механизмов, определяющих динамику численности и воспроизводства популяций в связи с возрастанием урбанизации, хозяйственным освоением новых территорий, широким применением пестицидов и гербицидов, загрязнением внешней среды промышленными отходами (Шварц, Ищенко, 1971; Ищенко, Леденцов; 1987; Ищенко, 1989, 1991, 2008). Формирование половых размерных различий и внутривидовой изменчивости, связанное с ростом по достижении половой зрелости, представляет собой недостаточно полно исследованную проблему популяционной биологии бесхвостых амфибий. До настоящего времени остаются не выявленными как эволюционные факторы, так и онтогенетические механизмы этих изменений (Ляпков и др., 2007; обзор: см. Lyarkov, 2008; Волонцевич и др., 2011; Ляпков, 2013).

До настоящего времени не сформировано полной картины изменчивости репродуктивных характеристик (плодовитость, диаметр яйца, относительная масса кладки) самок *R. arvalis* при движении с запада на восток. Механизмы формирования и проявления изменений репродуктивных характеристик в процессе онтогенеза особи остаются малоизученными или наблюдаются расхождения в получаемых результатах (Gibbons, McCarthy, 1986; Щупак, Гатиятуллина, 1987; Ryser, 1988; Черданцев и др., 1997; Ищенко, 1999; Ляпков и др., 2001; Ляпков и др., 2006; Ляпков и др., 2008; Волонцевич и др., 2011).

Цель работы: Выявить закономерности проявления и механизмы формирования внутривидовой и географической изменчивости по морфометрическим, демогра-

фическим и репродуктивным характеристикам широко распространенного вида бесхвостых амфибий – остромордой лягушки *Rana arvalis*.

Для достижения указанной цели поставлены следующие **задачи**:

1. Оценить внутри- и межпопуляционную изменчивость морфометрических признаков у географически удаленных популяций остромордой лягушки *R. arvalis*;
2. На основе анализа сезонных приростов кости и моделей расчета длины тела оценить особенности роста особей *R. arvalis* разных географических популяций;
3. Установить характер географических различий возраста наступления половой зрелости самцов и самок *R. arvalis*;
4. Оценить уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости длины тела и возрастного состава размножающихся самцов, и самок;
5. Оценить уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости репродуктивных характеристик самок, их связь с длиной тела и возрастом географически удаленных популяций *R. arvalis*.

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

1. Половой диморфизм по морфометрическим признакам особей *R. arvalis* европейской юго-западной части ареала (брянская популяция) проявляется в возрасте от 2 лет, а в юго-восточной азиатской части (томская популяция) от 3-4 лет, нивелируясь в обоих случаях – к 5-ти годам.

2. Оценки роста, основанные на анализе эмпирических данных по темпу роста кости голени и расчета длины тела с использованием математических моделей, показали наличие сходных тенденций: до наступления половой зрелости у самцов по сравнению с самками наблюдается более высокий темп линейного роста. По сравнению с самками диаметр голени самцов достоверно больше, причем в брянской популяции вида различия сохраняются до 4, а в томской – до 6 лет.

3. Показано, что основу репродуктивного ядра популяции *R. arvalis* из юго-западной части ареала составляют 2-3 летние самки и самцы, а юго-восточной – 3-4 летние самки и 3 летние самцы.

4. В отличие от юго-восточной в юго-западной популяции происходит снижение возраста половой зрелости, а средние размеры тела, плодовитость и относительная масса кладки самок увеличиваются, а размеры яиц уменьшаются.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы имеют значение для понимания механизмов формирования адаптаций морфометрических, демографических и репродуктивных характеристик к различным условиям существования популяций вида, оценке эволюции особенностей размножения как для *R. arvalis*, так и для бесхвостых земноводных в целом. Материалы работы могут быть использованы в учебном процессе при подготовке бакалавров и магистров по направлению «Биология», «Экология» в лекционных курсах, семинарских и практических занятиях по дисциплинам «Зоология позвоночных», «Общая экология», «Герпетология», «Методики зоологических исследований», «Большой практикум».

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

Положения, выносимые на защиту.

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

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

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

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

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

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

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

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 11-04-90720 моб_ст, 12-04-90823 мол_рф_нр, 14-34-50631_мол_нр), проекта «Биотические компоненты экосистем их свойства, ресурсный потенциал и динамика в условиях трансформации природной среды Западной Сибири» (госконтракт №6.657.2014/К) и программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета (проект 5-100).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** приводится описание актуальности темы, сформированы цель и задачи работы.

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

В главе представлена сводка литературных сведений отечественных и зарубежных исследователей, посвященных изучению изменчивости морфологических признаков, статических и динамических показателей популяций и репродуктивных характеристик бесхвостых земноводных. Сделан вывод о недостаточной изученности закономерностей проявления и механизмов формирования внутривидовой и географической изменчивости по морфометрическим, демографическим и репродуктивным характеристикам земноводных, в том числе и широкоареального вида – остромордой лягушки.

Глава 2. Материалы и методики исследований

Основой для написания настоящей работы послужили результаты исследований в период с 2009 по 2014 гг., проводимых автором на ключевом участке пригородной зоны Томска: окрестности поселка Зональный (56° 24' N; 84° 59' E) – далее «Томск», «томская популяция», «ключевой участок Зональный»; в 2013 г. в пойме реки Средняя Терсь (Междуреченский район Кемеровской области N 54° 27' E 87° 56') – далее «кемеровская популяция» *R. arvalis*. Для оценки географической изменчивости комплекса признаков использованы материалы из европейской части России: Брянская область, окрестности заповедника «Брянский лес» (52°27' N; 33°53' E) – далее «Брянск», «брянская» популяция: полевые сборы 2001-2003, 2009, 2012 гг., предоставленные автору в.н.с., к.б.н. С.М. Ляпковым (Московский государственный университет) для морфометрической обработки и определения возраста методом скелетохронологии. Показатели демографических характеристик за 2005, 2007 гг. и репродуктивных параметров брянской и кировской популяций рассчитаны на основе исходных данных С.М. Ляпкина.

Различия в длительности сезона активности (период от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью) между брянской и кемеровской популяциями *R. arvalis* достигают 3-х месяцев.

Для выявления видового состава и учета численности земноводных применялся метод отлова ловчими траншеями с цилиндрами и сачком из водоема. Отработано более 4000 цилиндро-суток. Во время осмотра траншей и отлова животных регистрировались температуры воды на нерестилищах, а также воздуха и субстрата (°C), сила (скорость) ветра. Фиксировали основные размерные параметры и происхождение нерестовых водоемов. В ранние весенние периоды определяли площадь (%) водоема, покрытую льдом.

После отлова самок и самцов в лабораторных условиях анестезировали парами эфира и декапитировали. Проводили измерения 13-ти морфометрических признаков (мм): длина тела (*L*), размеры передних конечностей: длина плеча (*L.brach.*), длина предплечья (*L.antbr.*); длина 1-го пальца передней конечности (*Dig. I*); группа измерений отделов задних конечностей: длина бедра (*Fm*); длина голени (*T*); длина стопы (*t*); наибольшая длина внутреннего пяточного бугра (*C.int.*); промеры головы: расстояние между центрами ноздрей (*Sp.n.*); длина головы (*L.c.*); ширина головы (*Lt.c.*); длина рыла (*D.r.o.*); ширина рыла (*Sp.c.r.*) (Терентьев, 1950; Ищенко, 1978; Таращук, 1989). Наряду с абсолютными значениями морфометрических признаков использовались также их относительные величины – **индекс**: $Y_i = X_i/L_i$, где X_i – наблюдаемое значение признака i -й особи, L_i – наблюдаемое значение длины тела i -й особи (Reist, 1985). При исследовании томской популяции камеральной обработке подвергли 823, брянской – 396 и кемеровской – 39 особей *R.arvalis*.

У всех половозрелых самок определена плодовитость (*F*), диаметр яиц (*D*), относительная масса кладки (*RC*): 296 самок в возрасте от 3-х до 9-ти лет – томская и 180 – брянской популяции. **Относительную массу кладки (*RC*)** вычисляли как отношение массы кладки к массе самки; для характеристики величины вклада репродукции (кроме *RC*) использовали **репродуктивное усилие (*E*)**, которое рассчитывали по формуле $E=F*D^3/L^3$, где *E* – репродуктивное усилие (Черданцев и др., 1997).

Возраст самцов и самок определяли по стандартной скелетохронологической методике, которая основана на сезонных изменениях темпов роста животных (Смирин, 1972). При определении темпов роста *R. arvalis* разного пола и возраста применяли оценку по величине прироста кости голени в ширину, что позволило отследить интенсивность изменений динамики роста с возрастом. За период исследования изготовлено 1048 препаратов срезов кости особей трех популяций. Точность определения возраста проверена при повторном просмотре препаратов С.М. Ляпковым для большинства особей (кроме всех кемеровских и части томских особей). Для анализа также использованы первичные данные С.М. Ляпкиной о возрасте 153 особей из брянской популяции (2005 и 2007 гг.), опубликованные ранее (Ляпков и др., 2009).

Математическая обработка первичных рядов данных проведена в программе MS Excel 2003, а детальный анализ с помощью пакета статистических программ STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc.). Рассчитаны описательные статистики: среднее (\bar{x}), размер выборки (n), максимальное и минимальное значение (\lim), коэффициент вариации (CV%). Для установления корреляционной зависимости использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s). Достоверность различий по половым или возрастным, абсолютным и по относительным значениям признаков оценивали с помощью t -критерия Стьюдента, критерия Колмогорова-Смирнова, критерия Фишера и дисперсионного анализа. Достоверными считались различия при $p < 0,01$ и $p < 0,05$. Для оценки влияния возраста, пола и географического положения популяции на рост остромордой лягушки использован дисперсионный анализ. Для оценки различий между популяциями по набору морфометрических признаков использовался дискриминантный анализ, коэффициент Лямбда Уилкса (λ), F -критерий (F), квадрат дистанции по Махаланобису (MD). Обратные расчетные длины тела проводили по трем моделям: 1 – аллометрическое уравнение ($L = a * D^b$, где L – длина тела особи при закладке х-линии склеивания, D – диаметр, соответствующий х-линии склеивания (Смирин, 1983). Параметры a и b определяли из уравнения $L_x = a * D_x^b$ где L_x – длина тела особи при поимке D_x – внешний диаметр голени); 2 – аллометрическая модель с поправкой Райзера (Rayser, 1988) ($L_i = L * (L_x/L_x)$), где L_x – длина тела при поимке); 3 – метод Даля ($L_i = L_c * D_i/D_c$ где L – длина тела, D – диаметр линии, i – длина тела или диаметр соответствующий в i -ом возрасте, c – длина тела в момент поимки или наружный диаметр кости (Magunouchi, 2000).

Глава 3. Физико-географическая характеристика районов исследований

По литературным источникам (Западная Сибирь, 1963; Климат Томска, 1982; Кузьменко и др., 2005; Фауна ... «Брянский лес», 2008; Равкин и др., 2009; Эпова и др., 2013) приводится описание физико-географических особенностей ключевых участков: Неруссо-Деснянского Полесья (западная часть восточно-европейской равнины) – Брянская область; равнинной и горной частей юго-востока Западной Сибири – пригород Томска на правом берегу реки Томи и западный склон Кузнецкого Алатау Кемеровской области соответственно. Расстояние между крайними ключевыми участками (Брянская и Кемеровская области) по долготе составляет 54°03' (4000 км), по широте (Брянская – Томская области) 4° 01' (296,9 км). Отмечены различия основных климатических характеристик, а также закономерности их изменчивости на равнинных и горном ключевых участках. На

климат горных районов Западной Сибири оказывают влияние высота хребтов, месторасположение района исследования в горной стране. Дано описание нерестовых водоемов *R. arvalis*. Исследованные территории различаются комплексом экологических факторов, которые оказывают прямое влияние на образ жизни *R. arvalis*.

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

4.1 Распространение и подвиды

Европейско-сибирский вид, распространенный от южной Швеции и Финляндии до Франции, юго-восточной Европы и Сибири. Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 относится к группе бурых лягушек (группа *R. temporaria*) рода *Rana*, семейства Ranidae, отряда Anura, класса Amphibia (Кузьмин, 2012). Исследуемую нами часть видового ареала заселяет номинативный подвид *R. a. arvalis* (Дунаев, Орлова, 2012).

4.2 Биотопическое распределение и численность

С запада на восток в пределах своего ареала *R. arvalis* имеет разнообразные климатические условия и заселяет как влажные, так и сухие биотопы лесной, лесостепной, и степной зон (Ананьева и др., 1998).

«Брянская» популяция. На территории заповедника «Брянский лес» присутствуют различные типы леса. Преобладающими являются низинные болота, представленные черноольшаниками, болотными березняками и ивняками, тростниковыми и осоковыми сообществами. Остромордая лягушка населяет большинство природных биотопов, где численность колеблется от 100 до 1000 особей/га (Коцержинская, 2008).

«Томская» популяция. Вид приурочен преимущественно к ссорам и открытым низинным болотам, а также к надпойменным верховым болотам, суходолам (Куранова, 1998, 2001). В подтаежных лесах, где находился ключевой участок, больше всего *R. arvalis* на внепойменных низинных болотах, где встречаемость может составлять 139 особей/км² (Равкин и др., 2003).

«Кемеровская» популяция. На западном макросклоне Кузнецкого Алатау обилие *R. arvalis* возрастает в направлении от черногого низкогорья к субальпийскому среднегорью. В черневой тайге низкогорья *R. arvalis* многочисленна в пихтово-еловом папоротниково-кисличном лесу, обычна в лесах березово-разнотравных, редка – на высокотравных злаково-разнотравных лугах (Эпова и др., 2013). В темнохвойной тайге среднегорья отсутствует в большинстве местообитаний. Вид обычен во вторично пихтово-березовых и елово-пихтово-березово-разнотравных лесах. Редок на пойменно-разнотравных лугах и в долинно-смешанных лесах.

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

В пределах ареала зимовка *R. arvalis* длится с сентября – ноября по март – июнь (от 4 до 9 месяцев) в зависимости от широты и высоты над уровнем моря (Кузьмин, 2012; Дунаев, Орлова, 2012). Между исследованными популяциями продолжительность периода зимовки отличается до 3-х месяцев: в брянской зимовка длится 4 месяца, томской и кемеровской – 6–7 месяцев.

Сроки миграций к нерестовым водоемам и размножения *R. arvalis* в окрестностях стационарных участков исследования выглядят следующим образом: в брянской популяции первые перезимовавшие особи отмечены в I декаде марта, начало размножения – в II–III декадах апреля (Коцержинская, 2008), томской – заканчивают период зимовки в II–III декаде апреля, а активное размножение – в I–II декаде мая, кемеровской – характерно смещение крайних дат окончания зимовки и начала размножения на 5–7 дней относительно томской популяции.

Эмбриогенез у *R. arvalis* длится 6–14 суток до 21, личиночное развитие – 39–81 суток (до 120 суток), в зависимости от температуры и других факторов (Ляпков, 1997). Появление первых сеголеток отмечается в брянской популяции в I декаде июня (Коцержинская, 2008), в томской – II – III декаде июля, кемеровской – III декаде июля – I декаде августа.

Детальные наблюдения автора за весенней активностью *R. arvalis* на контрольном нерестовом водоеме в пригороде Томска (2009–2011) показали, что встречаемость половозрелых самок в нерестовом водоеме значимо выше, чем самцов ($p < 0,01$). Хронографическая изменчивость сроков появления первых особей после зимовок на местах нереста, сроков массового выхода самцов и самок с мест зимовок и сроков икрометания обусловлена ходом весенних событий конкретного года, что согласуется с ранее полученными данными (Куранова, 1998).

Таким образом, при движении от юго-западной точки исследования в направлении юго-восточной прослеживается более позднее начало этапов размножения, откладки икры, начало и конец эмбриогенеза, а также более ранний и длительный период зимовки. Разница в продолжительности периода активности между наиболее удаленными брянской и кемеровской популяциями составляет около трех месяцев.

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

Изучена внутривидовая и межвидовая изменчивость комплекса морфометрических признаков и их индексов трех географически удаленных популяций *R. arvalis*.

5.1 Внутривидовая изменчивость

«Брянская» популяция. Установлены достоверные корреляции изменения 12-ти морфологических признаков и их индексов с длиной тела. Наибольшей силой корреляцион-

ных связей у самок (n=135) обладает признак *Lt.c.* – ширина головы ($r_s=0,840, p<0,05$), у самцов (n=148) *t* – длина стопы ($r_s=0,8, p<0,05$). Минимальные значения зависимости признака от длины тела у самок – размеры рыла: длина *D.r.o.* ($r_s=0,353, p<0,05$) и ширина *Sp.c.r.* ($r_s=0,324, p<0,05$). У самцов установлены сходные результаты: длина рыла *D.r.o.* ($r_s=0,219, p<0,05$) и ширина – *Sp.c.r.* ($r_s=0,418, p<0,05$).

В анализе изменчивости морфометрических признаков использованы только половозрелые особи. Впервые особи брянской популяции приступают к размножению в возрасте 2-х лет. У особей, достигших 2-летнего возраста, отмечены половые различия во всех группах абсолютных значений исследуемых признаков ($p<0,05$). Однако, к 2-м годам не установлено достоверных отличий в индексах признаков передних *Dig.1/L*, задних *C.int./L.* конечностей и всех отделов головы *L.c./L.*, *Lt.c./L.*, *Sp.c.r./L.*, *Sp.n./L.*, *D.r.o./L.*. К моменту окончания пятой зимовки значимое отличие у самцов и самок имеет один признак – *D.r.o.* – длина рыла, а также индексы признаков передних конечностей – длины плеча *L.brach./L.* и предплечья *L.antbr./L.* ($p<0,05$). Индексы признаков конечностей с возрастом увеличиваются, а головы – уменьшаются, что свидетельствует о бóльшем вкладе прироста в отделы передних и задних конечностей, чем головы.

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

«Томская» популяция. Установлены достоверные корреляции изменения 12 морфометрических признаков и их индексов с длиной тела. Наибольшей силой корреляционных связей у самок и самцов обладает признак *T* – длина голени ($r_s=0,677, n=396$) и ($r_s=0,583, n=295$) соответственно. Минимальная корреляция выявлена у самок по *C.int.* – наибольшая длина внутреннего пяточного бугра ($r_s=0,189, n=396$), а у самцов – по признаку отдела головы *D.r.o.* – ширина рыла ($r_s=0,225, n=295$).

Впервые особи томской популяции приступают к размножению в возрасте трех лет. В возрасте первого размножения отмечены половые отличия во всех группах абсолютных значений исследуемых признаков ($p<0,05$). До возраста трёх лет достоверные половые различия выявлены у признаков отдела задних конечностей и головы (*t.* – длина стопы, *D.r.o.* – длина рыла, $p<0,05$). К трем годам не установлено отличий по признакам *Dig.1*, *Dig.1/L.* – длина и индекс 1-го пальца, *Fm./L.* – индекс бедра, а также *Lt.c.* *L.c.*, *L.c./L.* – длина и ширина головы и индекс ширины головы. В возрасте четырёх лет картина распределения отличий изменяется незначимо, после пятой зимовки выявлено сокращение количества значимых половых различий в признаках задних конечностей и головы. К моменту шести лет и далее регистрируются отличия в единичных признаках задних конечностей между самцами и самками.

Таким образом, достоверные половые различия в морфометрических признаках проявляются с возраста трех лет и сохраняются до пяти лет. В томской популяции самцы по сравнению с самками на протяжении всей жизни характеризуются бóльшими значениями длины тела, отделов передних, задних конечностей и головы.

«Кемеровская» популяция. Материал собран в весенний период во время размножения. Основную часть выборки составили самцы и самки, перезимовавшие 4 и более зимовок. Для анализа изменчивости морфометрических признаков самцов и самок с воз-

растом использованы особи в возрасте четырех и пяти лет. Максимальная корреляция у самок и самцов отмечена для длины стопы – t (самки $r_s=0,929$; самцы $r_s=0,676$). Для самцов установлены корреляции с длиной тела только между отделами задних конечностей. В других группах морфометрических промеров корреляций не установлено. В кемеровской популяции не выявлено значимого полового диморфизма ни по одному из исследованных признаков в возрасте четырех и пяти лет. При этом самцы имеют более крупные размеры тела, передних, задних конечностей и головы.

5.2 Межпопуляционная изменчивость

Для оценки достоверности различий исследуемых признаков у особей одного возраста и пола, но принадлежащим разным популяциям, использовался дисперсионный анализ. При сравнении самцов и самок томской и брянской популяций использовали особей в возрасте от двух до пяти лет, кемеровской – четырех-пяти лет.

«Брянская» и «томская» популяции. В размерах передних конечностей у самцов и самок в возрасте двух лет не выявлено значимых различий. У самок в отделах задних конечностей установлены отличия по признаку $C.int.$ – наибольшая длина внутреннего пяточного бугра и его индексу ($p<0,05$). У самцов выявлена разница в размерах признака и индекса T – длина голени ($p<0,05$). В возрасте трех лет самцы и самки томской и брянской популяций имеют достоверные различия во всех исследуемых мерных признаках передних, задних конечностей и головы. К моменту окончания четвертой зимовки картина морфооблика существенно не меняется. К пяти годам прослеживается сокращение достоверных отличий по морфометрическим признакам всех отделов передних, задних конечностей и головы.

Таким образом, в возрасте от трех до пяти лет достоверные отличия в размерах мерных признаков выявлены во всех отделах передних, задних конечностей и головы.

«Томская» и «кемеровская» популяции. Между самками в четырехлетнем возрасте томской и кемеровской популяций установлены достоверные отличия по всем исследуемым мерным признакам конечностей и головы. У самцов того же возраста – единственное отличие в задних конечностях: абсолютному и относительному значению длины голени T ($p<0,05$). К моменту окончания пятой зимовки самцы между собой демонстрируют большее количество достоверных различий, чем самки, а самки в возрасте пяти лет отличаются только по признакам задних конечностей – длине бедра и стопы (соответственно $Fm.$ и t) ($p<0,05$).

«Брянская» и «кемеровская» популяции. Между самцами и самками наиболее удаленных друг от друга популяций установлены достоверные различия по всем мерным признакам и индексам отделов передних, задних конечностей и головы.

Комплексное изучение морфометрических признаков позволило достоверно подтвердить и уточнить наличие различий между тремя популяциями. Для дальнейшего дискриминантного анализа использовались данные, объединенные по возрастам, но разделенные по полу. Самцы и самки трех исследованных популяций хорошо дифференцируются между собой по набору мерных признаков: Лямбда Уилкса (λ) самцов – 0,219, самок – 0,272; F- критерий самцов – 35,47, самок – 32,19 ($p<0,0001$). Наибольшее расстояние по Махаланобису (MD) имеют самки и самцы брянской и кемеровской, а наименьшее – осо-

би томской и кемеровской популяций (таблица 1, 2). По относительным значениям (индексам) мерных признаков также дифференцируются самки ($\lambda=0,286$; $F= 33,98$; $p<0,0001$) и самцы ($\lambda=0,268$; $F= 31,56$; $p<0,0001$) трех популяций.

Полученную картину можно объяснить наличием больших различий условий существования *R. arvalis*. Особи кемеровской и брянской популяций обитают в местах с наибольшей разницей в длительности периода активности (до трех месяцев). Наименьшее расстояние Махаланобиса между томской и кемеровской популяциями обусловлено близостью расположения и сходным набором факторов, оказывающих влияние на существование особей.

Таблица 1 – Количественная оценка различий между самцами разных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis* по совокупности мерных признаков и их индексов

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

Примечание: в ячейках таблицы значения расстояния Махаланобиса (MD) по абсолютным значениям признаков (выше диагонали) и их индексов (ниже диагонали).

Таблица 2 – Количественная оценка различий между самками разных популяций остромордой лягушки *Rana arvalis* по совокупности мерных признаков и их индексов

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

Примечание: в ячейках таблицы значения расстояния Махаланобиса (MD) по абсолютным значениям признаков (выше диагонали) и их индексов (ниже диагонали).

По значениям канонической функции 1 дифференцируются самки томской и брянской популяции (рисунок 1). Основываясь на показателях канонической функции 2, видно, что самки томской и брянской популяции ближе друг к другу по набору мерных признаков.

Отличия между самцами по значениям канонической функции 2 из трех популяций выражены четко (рисунок 2). На основе значений по канонической функции 1 видно, что самцы томской и брянской популяции ближе друг к другу, чем к кемеровской популяции.

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

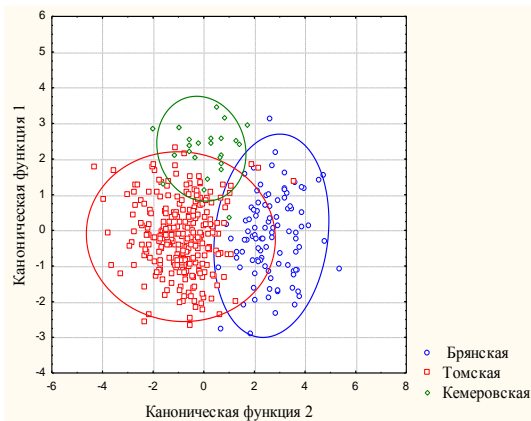
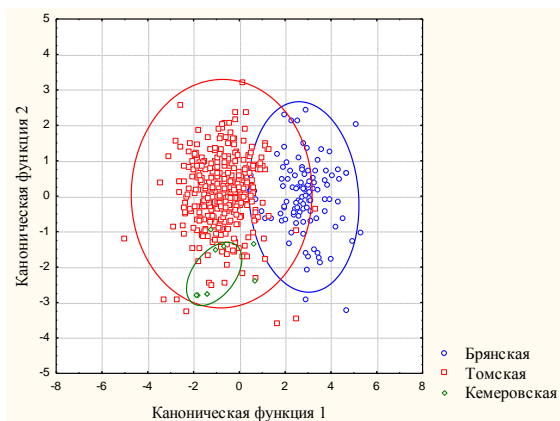


Рисунок 1 – Положение самок географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по абсолютным значениям 12 морфометрических признаков.

Рисунок 2 – Положение самцов географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по абсолютным значениям 12 морфометрических признаков.

Томская и брянская популяции хорошо разделяются, а особи кемеровской популяции более ближе к томской, чем к брянской по значениям канонической функции 1 (рисунок 3). На основе показаний канонической функции 2 видно, что кемеровская популяция обособлена от двух других.

Результаты, полученные при анализе относительных значений морфометрических признаков самцов кемеровской популяции, не совсем схожи с ранее установленными тенденциями. на основе Согласно значений канонической функции 2, самцы кемеровской популяции по морфооблику ближе к самцам томской (рисунок 4). Материалы, представленные по значению канонической функции 1, схожи с ранее полученными.

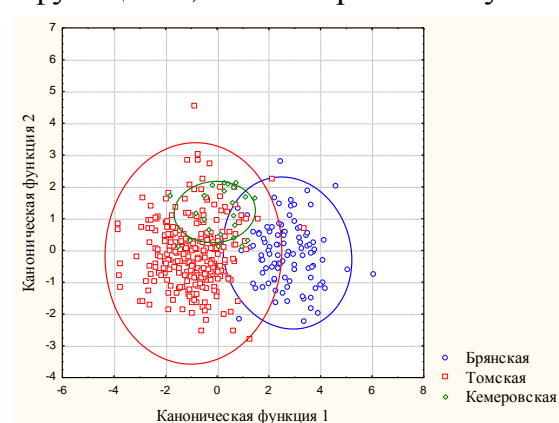
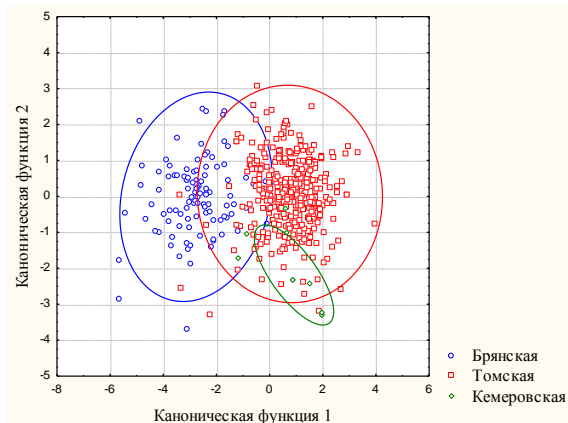


Рисунок 3 – Положение самок географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по относительным значениям 12 морфометрических признаков.

Рисунок 4 – Положение самцов географически удаленных популяций *Rana arvalis* в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных, вычисленных по относительным значениям 12 морфометрических признаков.

Таким образом, установлена внутривидовая изменчивость морфометрических признаков отделов передних, задних конечностей и головы остромордой лягушки *R. arvalis*. Выявлена динамика сокращения количества достоверно различающихся морфометрических признаков самцов и самок с возрастом, начиная от момента первого размножения (брянская и томская популяции). Межвидовая изменчивость морфометрических признаков отделов передних, задних конечностей и головы выражена в наличии достоверных отличий самцов и самок из разных популяций.

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

6.1 Внутривидовая изменчивость роста половозрелых особей разных популяций

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

«Брянская» популяция. Коэффициент корреляции внешнего диаметра кости с длиной тела у особей высок (самки $r_s=0,892$, $n=185$; самцы $r_s=0,832$, $n=205$, $p<0,05$). Наиболее интенсивный рост характерен для самцов от двух к трем, у самок от трех к четырем годам. После наступления половой зрелости рост голени, так же как и увеличение длины тела, продолжается в течение всей жизни, но с сокращением темпов приростов. В возрасте от двух до четырех лет наружный диаметр кости достоверно различим между полами ($p<0,05$), у более старших возрастных групп различия незначимы (рисунок 5).

Самцы в первые годы жизни растут интенсивнее самок и к моменту первого размножения имеют преимущество в диаметре кости. Далее это лидирующее положение сохраняется на протяжении жизни (рисунок 5).

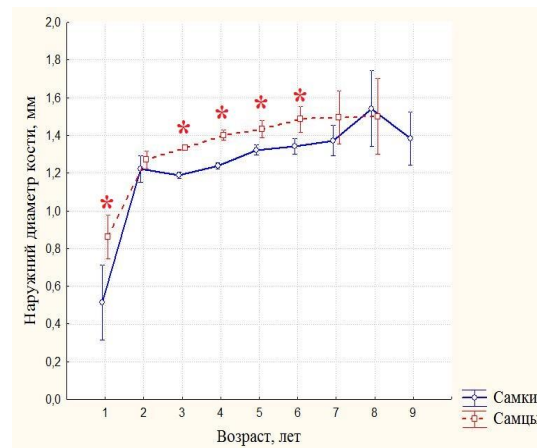
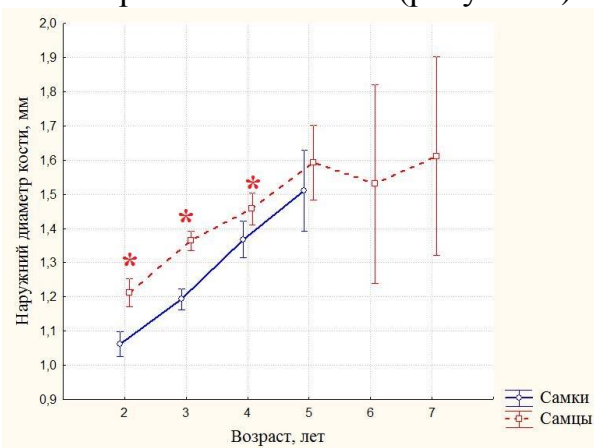


Рисунок 5 – Половая и возрастная изменчивость темпов роста самцов и самок «брянской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Примечание: * – выделены значимые половые различия ($p<0,05$)

Рисунок 6 – Половая и возрастная изменчивость темпов роста «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

Примечание: * – выделены значимые половые различия ($p<0,05$)

«Томская» популяция. Коэффициент корреляции диаметра кости с длиной тела особей *R. arvalis* высок (самки $r_s=0,647$; самцы $r_s=0,591$, $p<0,05$). Максимальные приросты наружного диаметра кости имеют самцы и самки в период между первой и второй зимовками. От трех до шести лет диаметр кости самцов шире, чем у самок. С наступлением половой зрелости рост голени в ширину проходит медленнее, чем до полового созревания (рисунок 6). Самки по сравнению с самцами имеют больший средний возраст. Установлено снижение доли размножающихся самок и самцов после трех и пяти лет соответственно, что указывает на низкую выживаемость самок до старших возрастов и высокую смертность самцов после возраста первого размножения. Длина тела трех и четырехлетних самцов больше, чем у самок ($p<0,05$), а для других возрастных групп различия незначимы. Выявлены достоверные различия среднегенерационных значений длины тела особей разных годов рождения.

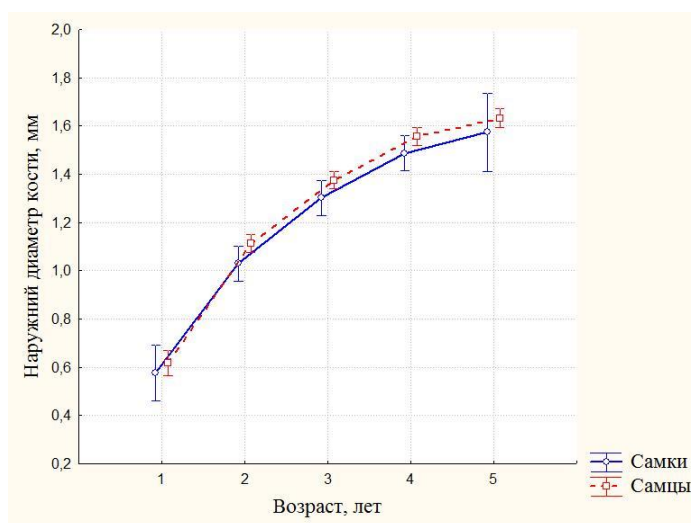


Рисунок 7 – Половая и возрастная изменчивость темпов роста «кемеровской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis*

«Кемеровская» популяция. Отловлены особи возрастных классов четырех и пяти лет. Для оценки приростов использованы годовые линии, сформировавшиеся в ранние годы жизни. Это позволило вычислить средние диаметры кости младших возрастов. Коэффициент корреляции диаметра кости с длиной тела особей высок (самки $r_s=0,974$; самцы $r_s=0,615$, $p<0,05$). Максимальные приросты кости самцов и самок наблюдаются в период роста от первой до второй зимовки (рисунок 7).

Таким образом, внутрипопуляционная изменчивость темпов роста особей из трех исследованных популяций совпадает на протяжении жизни. Наибольшие приросты у самцов и самок отмечены от первой до завершения третьей зимовки. Выявлено замедление роста после момента наступления половой зрелости. Во всех исследованных популяциях установлено, что с возрастом происходит увеличение не только длины тела самцов и самок, но и наружного диаметра кости голени.

6.2 Межпопуляционная изменчивость роста половозрелых особей разных популяций

С помощью двухфакторного анализа (ANOVA) в различных сочетаниях факторов «генерация», «пол» и «популяция» оценено их влияние на рост в ширину кости лягушек. У самок в возрасте четырех и пяти лет на рост оказывают по отдельности влияние место-положение популяции и возраст особи ($p < 0,05$). Одновременно оба фактора «популяция×возраст» не влияют на увеличение размеров кости. Для самцов характерны сходные тенденции.

Выявлена межпопуляционная возрастная изменчивость динамики роста кости голени остромордой лягушки. Установлено, что ширина кости различна у самцов и самок одного возраста из разных популяций. После завершения второй зимовки максимальный диаметр кости имеют самцы томской популяции (1,269 мм), к окончанию третьей – наибольший диаметр кости у самцов кемеровской (1,375 мм), а самки томской имеют минимальные значения (1,187 мм). При дальнейшем увеличении возраста максимальный диаметр кости имеют самцы кемеровской популяции, а самцы и самки томской – минимальный.

Таким образом, в исследованных популяциях остромордой лягушки на протяжении жизни большей шириной кости обладают самцы ($p < 0,05$). Это свидетельствует в пользу того, что они растут быстрее самок.

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

«Брянская» популяция. Установлена высокая доля особей, которые размножаются впервые уже после второй зимовки, причем доля двухлетних самок выше, чем самцов ($p < 0,01$). В возрасте трех лет (а также во всех более старших возрастах) эти различия незначимы ($p > 0,01$). Средний возраст всех размножающихся самцов (3,04) выше, чем у самок (2,88) ($p < 0,01$). Максимальный отмеченный возраст самок составил 5 лет, самцов – 7 лет. Длина тела трех- и четырехлетних самцов больше, чем самок соответствующего возраста ($p < 0,01$), однако у старших возрастов половые различия в размерах утрачиваются ($p > 0,01$). В результате таких возрастных различий, средняя длина тела всех размножающихся самцов достоверно больше, чем у самок.

У особей обоих полов *R. arvalis*, наряду с межгодовыми наблюдались сильные межгенерационные изменения длины тела. На длину тела двух- и трехлетних особей значимо влияние факторов «генерация» и «пол», а четырехлетних – только влияние «генерации» ($p < 0,01$). Установлен одинаковый характер изменений длины тела самок и самцов из разных генераций.

«Томская» популяция. Наибольшую долю из числа размножающихся самок составляют особи трех и четырех лет с последующим сокращением доли более старших возрастов. За период исследований самки по сравнению с самцами имели больший средний возраст: самцы – 3,38 и самки – 3,93 лет ($p < 0,05$). Максимальный отмеченный возраст самок – 9 лет. Длина тела трех- и четырехлетних самцов достоверно выше, чем самок соответствующих возрастов ($p < 0,05$), однако, у более старших и младших – различия в размерах тела между полами отсутствуют ($p > 0,05$). Между особями всех возрастов не

выявлено различий в средней длине тела, что свидетельствует о наличии полового диморфизма только в возрасте трех и четырех лет. На длину тела особей трех, четырех и пяти лет не оказывает влияние совокупность факторов «генерация×пол» ($p > 0,05$). Это указывает на одинаковый характер изменений длины тела самцов и самок, принадлежащих к разным генерациям.

«Кемеровская» популяция. В период размножения *R. arvalis* встречены самцы и самки от трех до пяти лет. Различий в среднем возрасте самцов (4,75) и самок (4,2 года) не выявлено ($p > 0,05$). Самцы в первый раз приступают к размножению на год раньше, чем самки. Доля пяти летних самок значительно ниже, чем самцов. В объединенной выборке между самцами и самками во всех возрастных группах установлены отличия по средней длине тела: самцы крупнее самок ($p < 0,05$).

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

Различия возрастной структуры между полами репродуктивной части популяции заключаются в более ранней половой зрелости самцов по отношению к самкам. Эти показатели свидетельствуют о малом количестве особей старших возрастов в брянской популяции и, наоборот, весомом вкладе в общую картину возрастного состава томской и кемеровской популяций.

Между географическими популяциями установлены различия по среднему возрасту самцов ($p < 0,05$). Средний возраст самок брянской популяции отличается от томской и кемеровской ($p < 0,05$), где по этому показателю отсутствуют отличия ($p > 0,05$). Однако, средний возраст самок томской и кемеровской популяций значимо не отличаются ($p > 0,05$), что может являться следствием схожих условий обитания по причине незначительной удаленности (450 км).

Среди половозрелых самцов и самок минимальные размеры – у особей брянской популяции, поскольку самцы и самки характеризуются минимальным возрастом наступления половой зрелости. В возрасте трех лет крупные размеры свойственны самкам и самцам брянской популяции ($p < 0,05$). После четвертой пятой зимовки большую длину тела имеют самки томской популяции ($p < 0,05$).

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

В работе для исследования интенсивности роста самцов и самок томской популяции в онтогенезе применяли математические модели расчета длины тела по годовым линиям в кости голени (подробнее в главе 2).

По результатам вычислений установлено: в исследованных популяциях самцы по сравнению с самками до возраста трех лет имеют более интенсивный рост как по эмпирическим данным, так и всем моделям расчета. После полового созревания отмечается уменьшение интенсивности приростов (рисунок 8, 9). У самок прослеживается схожая с самцами картина роста до полового созревания. После первого размножения самки снижают интенсивность роста более длительный период времени, то есть характеризуются

более продолжительным периодом роста в течение жизни, что подтверждают эмпирические данные и все модели расчета.

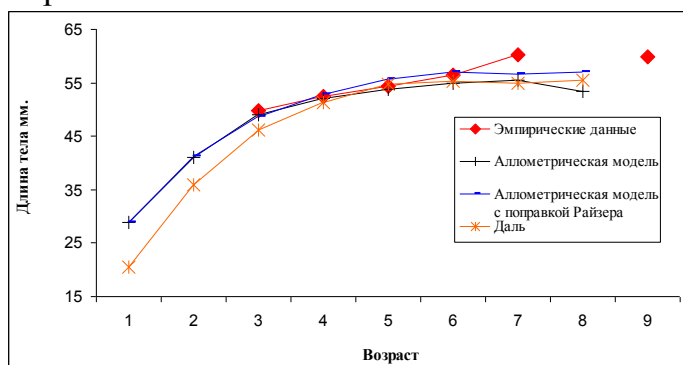


Рисунок 8 – Изменчивость эмпирической и рассчитанной длины тела с возрастом самок «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* (2009-2012 гг.)

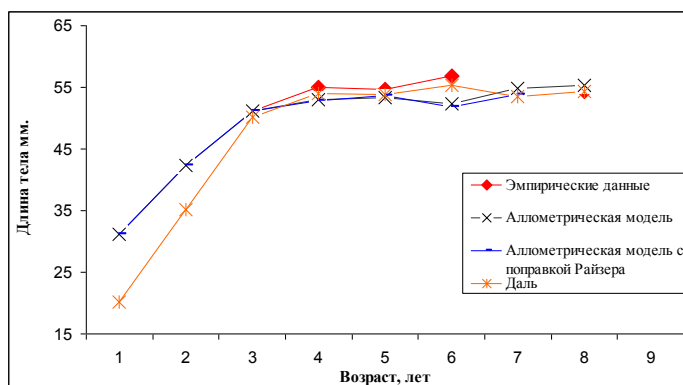


Рисунок 9 – Изменчивость эмпирической и рассчитанной длины тела с возрастом самок «томской» популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* (2009-2012 гг.)

Глава 7. Внутри- и межпопуляционная изменчивость репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *R. arvalis* Nilsson, 1842

По мере увеличения широты (или высоты) местообитаний популяций амфибий происходит увеличение средних размеров взрослых особей, среднего возраста первого размножения, а также размеров яиц и абсолютной плодовитости самок (Morrison, Hero, 2003). Вместе с тем, исследования последних 10 лет выявили многочисленные исключения, не подтверждающие выявленные ранее закономерности (Ляпков и др., 2008; Rasanen et al., 2008; Ляпков, 2012, 2013; Ляпков, Волонцевич, 2015).

7.1 Внутрипопуляционные особенности изменчивости репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки

«Брянская» популяция. С увеличением возраста самок наблюдался статистически значимый рост плодовитости и диаметра яйца в интервале от 2 до 4 лет (рисунок 10 А, Б). Возрастание плодовитости по мере увеличения длины тела происходит быстрее, чем

увеличение диаметра яйца. Повышение значений относительной массы кладки и репродуктивного усилия по мере роста длины тела происходит медленнее в сравнении с увеличением плодовитости и диаметра яйца.

«Томская» популяция. С взрослением самок от 3 до 4 лет наблюдается увеличение диаметра яйца ($p < 0,05$). Однако, плодовитость, показатели относительной массы кладки и репродуктивное усилие с возрастом не увеличивались (рисунок 10). Влияние возраста на каждую из репродуктивных характеристик, кроме размеров яйца, сводится к различиям в длине тела.

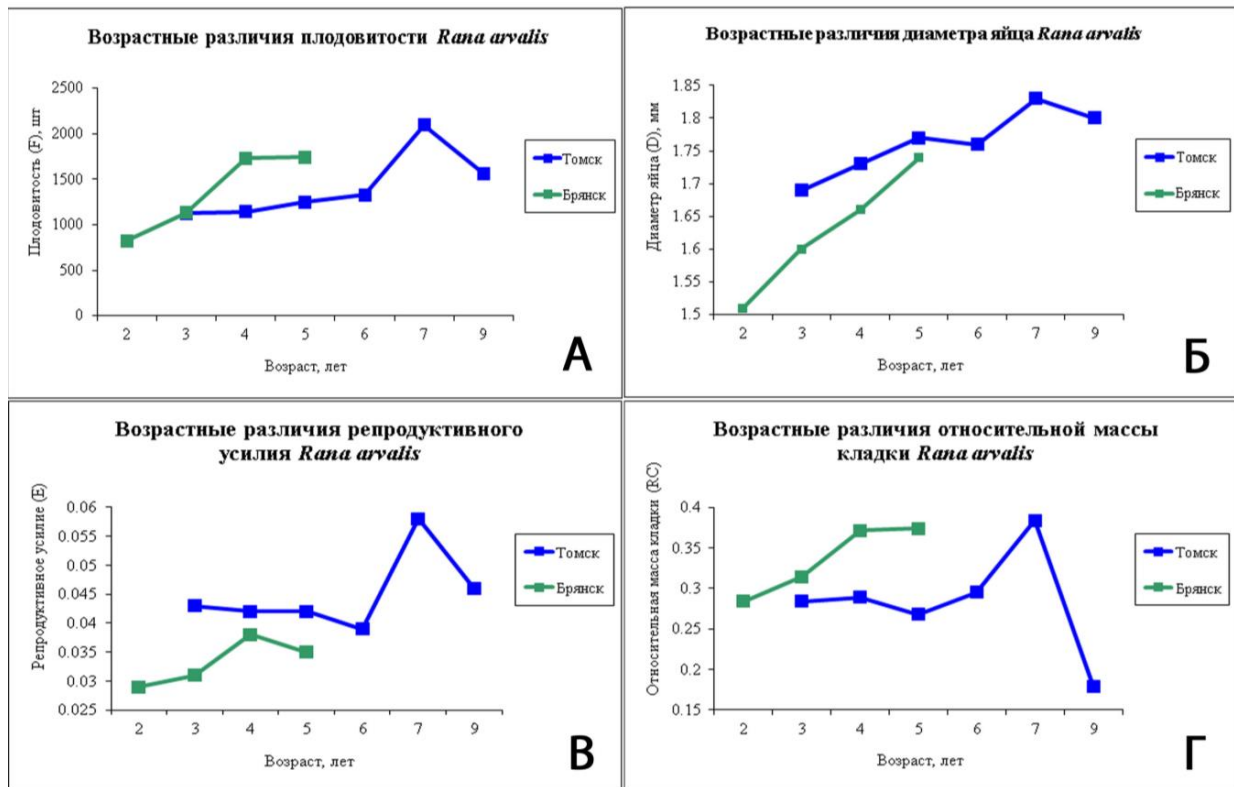


Рисунок 10 – Межпопуляционная возрастная изменчивость репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *Rana arvalis*: **A** – плодовитость (F); **Б** – диаметр яйца (D); **В** – репродуктивное усилие (E); **Г** – относительная масса кладки (RC).

7.2 Межпопуляционное сравнение репродуктивных характеристик

Плодовитость (F). Средние значения плодовитости самок брянской и томской популяций не различались между собой ($p > 0,05$). Скорректированное по длине тела среднее значение плодовитости брянской популяции *R. arvalis* больше, чем томской. Возрастная динамика скорректированных по длине тела средних значений плодовитости сильно различалась между популяциями: в интервале от 3 до 5 лет эти значения уменьшались у самок томской, но оставались без изменений в брянской популяции (Ляпков, Волонцевич, 2015).

Диаметр яйца (D). Во всех популяциях наблюдалось статистически значимое увеличение средневозрастных значений. Различия между популяциями также достоверны. Максимальным средним значением диаметра яйца характеризуется томская популяция, что соответствует минимальной длительности сезона активности. У трехлетних самок томской популяции, которые размножаются в этом возрасте впервые, относительные размеры яиц превышают таковые самок более южной – брянской популяции, многие из которых размножаются в этом возрасте во второй раз. У самок брянской популяции с максимальным периодом активности первое размножение происходит в возрасте 2-х лет, при этом средние размеры яиц существенно мельче, чем у самок более старших возрастов (Ляпков, Волонцевич, 2015).

Репродуктивное усилие (E) и относительная масса кладки (RC). На репродуктивное усилие статистически значимое влияние оказывали межпопуляционные и возрастные различия, однако изменения средневозрастных значений не проявляли определенной направленности. С возрастом не наблюдалось также однотипных изменений репродуктивного усилия в различных популяциях, что соответствует статистически значимому влиянию взаимодействия факторов «популяция×возраст» (Ляпков, Волонцевич, 2015).

7.3 Популяционные особенности взаимосвязи репродуктивных характеристик *R. arvalis*

Межпопуляционное сравнение по силе взаимосвязи плодовитости, диаметра яйца с относительной массой кладки и репродуктивным усилием. Выявлено быстрое увеличение плодовитости и относительной массы кладки по мере увеличения размеров самок популяций Брянска. В сравнении с томской популяцией это указывает на то, что в юго-западной брянской популяции вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален. Подтверждением этому служит максимальная корреляция плодовитости с относительной массой кладки у самок популяции Брянска (Ляпков, Волонцевич, 2015).

Корреляции диаметра яйца и относительной массы кладки ниже, чем корреляция плодовитости и относительной массы кладки у самок, хотя статистически значимые значения выявлены в популяциях Томска ($p < 0,05$). Вклад плодовитости в репродуктивное усилие не связан непосредственно с размерами самок и больше вклада диаметра яйца.

Межпопуляционное сравнение по знаку и величине корреляции плодовитости и диаметра яйца. Общепринято считать, что величина и знак корреляции между плодовитостью и диаметром яйца отражают репродуктивную стратегию популяций с различной длительностью сезона активности. У самок брянской популяции эта корреляция положительная и сравнительно невысокая, но статистически значимая, томской популяции – существенно ниже, хотя тоже значимая ($p < 0,05$).

Межпопуляционное сравнение по силе различий между размножающимися впервые самками и самками более старших возрастов по совокупности репродуктивных характеристик. С помощью дискриминантного анализа сравнивали каждую из возрастных групп самок (за исключением особей старше пяти лет, встречающихся сравнительно редко) в пределах каждой из популяций. В популяции Брянска различия между двух и трехлетними самками существенно слабее, чем между двух и четырехлетними, в то время как различия между трех и четырехлетними – носят сходный характер. Аналогичные воз-

растные различия выявлены и в популяциях Томска, но поскольку возраст первого размножения составлял не 2, а 3 года, как у популяции Брянска, то наиболее сильные различия выявлены между трех и пятилетними самками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

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

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

Межпопуляционная изменчивость возрастной структуры остромордой лягушки зависит от продолжительности активного периода: с его увеличением в течение года в пределах ареала вида возраст наступления половой зрелости сокращается (брянская – 2, а томская и кемеровская популяции – 3–4 года). Увеличение продолжительности жизни отмечено в направлении от брянской к кемеровской популяции. Половые различия возрастной структуры репродуктивной части популяции заключаются в более ранней половой зрелости самцов по сравнению с самками. С увеличением длительности сезона активности увеличивается средний размер самок при первом размножении в возрасте трех лет.

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

популяционные различия выявлены для репродуктивного усилия, однако изменение средневозрастных значений не показало направленной изменчивости.

По результатам исследований можно сделать следующие **выводы**:

1. Половой диморфизм по большинству морфометрических признаков и их индексов у *R. arvalis* в юго-западной части ареала (брянская популяция) проявляется в возрасте двух, а юго-восточной части (томская популяция) – не менее трех лет, нивелируясь к 5 годам в обеих популяциях.

2. Анализ эмпирических данных по темпу роста кости голени и расчета длины тела с использованием математических моделей, показал наличие сходных тенденций роста: до наступления половой зрелости у самцов по сравнению с самками наблюдается более высокий темп линейного роста. По сравнению с самками диаметр голени самцов достоверно больше, причем в брянской популяции вида различия сохраняются до 4 лет, а в томской – до 6 лет.

3. Большинство самок томской популяции вида впервые размножаются в возрасте 4 лет, брянской популяции – в 3 года, что сочетается с меньшим периодом сезонной активности животных в юго-восточной части ареала.

4. Достоверный половой диморфизм по длине тела характерен для половозрелых особей брянской и томской популяций в возрасте 3 и 4 лет и отсутствует у особей более старших возрастов. Минимальные размеры длины тела зарегистрированы для объединенной выборки половозрелых особей брянской популяции, где у самцов и самок отмечен минимальный возраст наступления половой зрелости (2 – 3 года) среди изученных популяций вида.

5. Плодовитость и диаметра яйца в брянской популяции и диаметр яйца в томской популяции вида достоверно возрастают с увеличением размеров тела и возраста самок. В юго-западной популяции вида, по сравнению с юго-восточной, достоверно меньше возраст наступления половой зрелости, а средние размеры тела, плодовитость и относительная масса кладки самок увеличиваются, но при этом размеры яиц уменьшаются. Вклад плодовитости в репродуктивное усилие больше вклада размеров яиц в обеих популяциях.

Публикации автора по теме диссертации

Статьи в журналах, включённых в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. Ляпков С. М. Внутрипопуляционная изменчивость и половые различия возрастного состава и длины тела остромордой лягушки популяции Брянского леса / С. М. Ляпков, **Р. В. Волонцевич** // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, вып. 6. – С. 3038–3041. – 0,46 / 0,23 п.л.

2. Ляпков С. М. Формирование географической изменчивости размеров и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 / С. М. Ляпков, **Р. В. Волонцевич** // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2015. – № 1 (29). – С. 113–154. – 2,48 / 1,24 п.л.

Публикации в прочих научных изданиях:

3. **Волонцевич Р. В.** Возрастная и межгодовая изменчивость репродуктивных характеристик локальной популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson 1842) пригорода Томска / Р. В. Волонцевич, В. Н. Куранова, С. М. Ляпков // Труды / Томский государственный университет. Серия: биологическая. – Томск, 2010. – Т. 275: Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии: материалы Первой Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 125-летию биологических исследований в Томском государственном университете. Томск, 06–09 октября 2010 г. – С. 107–110. – 0,22 / 0,07 п.л.

4. **Волонцевич Р. В.** Морфо-экологические особенности остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) пригорода Томска / Р. В. Волонцевич // Старт в науку: материалы LIX научной студенческой конференции Биологического института. Томск, 26–30 апреля 2010 г. – Томск, 2010. – С. 21–22. – 0,05 п.л.

5. **Волонцевич Р. В.** Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки, *Rana arvalis* (Amphibia; Ranidae) / Р. В. Волонцевич, С. М. Ляпков, В. Н. Куранова // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2011. – № 3. – С. 13–27. – 1,08 / 0,54 п.л.

6. Ляпков С. М. Внутривидовая и географическая изменчивость длины тела и морфологических признаков остромордой лягушки / С. М. Ляпков, **Р. В. Волонцевич**, В. Н. Куранова // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Минск, 24–27 сентября 2012 г. – Минск, 2012. – С. 172–177. – 0,4 / 0,13 п.л.

7. **Волонцевич Р. В.** Географическая изменчивость возраста и размеров половозрелых самок остромордой лягушки *Rana arvalis* / Р. В. Волонцевич, С. М. Ляпков // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии: материалы Международной научной конференции, посвященной 135-летию Томского государственного университета, 125-летию кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоологического музея и 20-летию научно-исследовательской лаборатории биоиндикации и экологического мониторинга ТГУ. Томск 14–18 октября 2013 г. – Томск, 2013. – С. 30. – 0,05 / 0,02 п.л.

Отпечатано на оборудовании

Типографии «Аквамарин», лазерная печать

Тираж 100 экз. Заказ №160217/1

634050, г. Томск, Московский тракт 2г., тел. (3822) 52-63-60, 933-529

E-mail: aqprint15@gmail.com

