

КАБАРДИНА Юлия Александровна

Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек
(*Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilss.).

Специальность 03.00.08 - зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Москва, 2004

Работа выполнена на кафедре биологической эволюции Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор **А.С. Северцов.**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук **В.Г. Ищенко,**
кандидат биологических наук **О.А. Леонтьева.**

Ведущая организация:

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

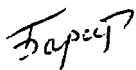
Защита состоится "И" октября 2004 г. в 17 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы, Биологический факультет МГУ, д. 1, к. 12.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Автореферат диссертации разослан "10" сентября 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук

 Л.И. Барсова

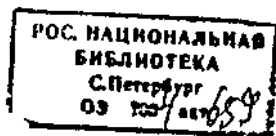
Общая характеристика работы

Актуальность проблемы. Изучение механизмов, обеспечивающих устойчивость видов в меняющихся условиях их обитания, - одна из важнейших проблем современной популяционной биологии. Широкораспространенные массовые виды бесхвостых амфибий - удобный модельный объект популяционно-экологических исследований, направленных на решение этой проблемы. Вместе с тем до сих пор крайне ограниченное количество работ посвящено длительному стационарному изучению изменчивости возрастной структуры, репродуктивных и морфометрических характеристик отдельных популяций бурых лягушек в пределах всего ареала. Подобные комплексные исследования межпопуляционных различий встречаются еще реже. Поэтому представляется актуальным проведение такого исследования популяций травяной и остромордой лягушек в двух разных точках ареала на протяжении ряда лет.

Цель работы. Основная цель диссертации - выявление географических различий возрастной структуры популяций, морфометрических и репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек и оценка направления изменений этих признаков в пределах ареала. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. выявить изменчивость возрастной структуры популяции травяной и остромордой лягушек, темпов роста, их морфометрических и репродуктивных характеристик на примере популяций Московской и Кировской областей;
2. оценить возможные причины изменчивости морфометрических и репродуктивных характеристик, темпов роста и возрастной структуры (прежде всего влияние пола, возраста и географического положения популяции) травяной и остромордой лягушек на примере популяций Московской и Кировской областей;
3. проанализировать выявленные различия возрастной структуры травяной и остромордой лягушек и морфометрических и репродуктивных характеристик лягушек с точки зрения направления изменчивости этих характеристик в пределах ареала каждого из видов;
4. выявить и проанализировать межвидовые различия морфометрических и репродуктивных характеристик, темпов роста и возрастной структуры травяной и остромордой лягушек на примере популяций Московской и Кировской областей.

Научная новизна. Впервые проведено исследование симпатрических популяций травяной и остромордой лягушек из разных частей ареала по морфометрическим и репродуктивным характеристикам и исследование возрастной структуры популяций на протяжении ряда лет, что позволило оценить влияние географического положения популяции и ежегодных изменений условий среды на рост разных генераций и формирование репродуктивных характеристик из года в год. Впервые обобщены данные по географической изменчивости длины тела, возраста и репродуктивных характеристик в пределах всего ареала на основе количественной оценки различий



условий обитания (продолжительности теплого сезона). Благодаря использованию величины суммарной продолжительности периодов активности показано, что темпы роста до первого размножения травяных и остромордых лягушек из северных популяций выше, чем лягушек из южных популяций, а лягушки из популяций с различной продолжительностью теплого сезона, размножающиеся впервые, имеют сходную суммарную продолжительность периодов активности.

Теоретическое и практическое значение. В теоретическом плане в диссертации впервые выявлена стабильность основных характеристик роста и развития бурых лягушек, сохраняющихся несмотря на существенные различия климатических условий их обитания. Сформулированы методические требования к корректной оценке эколого-морфологических характеристик популяций бурых лягушек. Практическое значение диссертации связано с тем, что в последние десятилетия, в условиях антропогенной трансформации естественных местообитаний численность популяций амфибий (не только редких, но и массовых видов) повсеместно сокращается. Сохранение биологического разнообразия, как основы существования экосистем и биосферы в целом, на популяционно-видовом уровне имеет два аспекта: разработку методов охраны тех или иных популяций и видов и изучение механизмов устойчивости видов в меняющихся условиях их обитания. Поэтому исследование экологии и структуры популяции массовых видов бурых лягушек необходимо для разработки методов охраны амфибий.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на 9 Очередном Общем Совещании Европейского Герпетологического Общества (9th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Le Bourget du Lac, France, August 25-29, 1998), на конференции "Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России" (Москва, Россия, 13-15 декабря 2001). Автор диссертации делал доклады на семинарах кафедры биологической эволюции Биологического факультета МГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 печатных работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 252 страницах и состоит из пяти глав (включающих обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты и их обсуждение), заключения, выводов и списка литературы. Библиография включает 119 источников, в том числе 46 на русском и 73 на иностранных языках. Работу иллюстрируют 40 таблиц и 51 рисунок.

Содержание работы

Глава I. Географическое распространение и основные характеристики жизненного цикла травяной и остромордой лягушек

Травяная и остромордая лягушки симпатричны на протяжении большей части ареала и нередко встречаются в одних и тех же биотопах (раздел 1.1). На ареалах обоих видов изменение абиотических условий среды происходит при изменении географической широты и высоты над уровнем моря и с продвижением от Атлантического побережья вглубь континента. Различия координат широты и

долготы не отражают различий условий обитания географически удаленных популяций, результаты исследования которых опубликованы разными авторами. Для оценки различий в условиях обитания лягушек, мы использовали такую величину, как продолжительность теплого сезона (см. главу II). Для эктотермных животных эта величина приравнивается к периоду, когда животные находятся вне зимней спячки. Период активного роста лягушек не совсем совпадает с периодом их активности, так как сразу после выхода с зимовки половозрелые животные приступают к размножению и во время нереста не питаются и, вероятно, не растут. Весенние и осенние заморозки, летние засухи и похолодания также могут замедлять и останавливать рост животных. Продолжительность теплого сезона в различных местах обитания травяной и остромордой лягушки изменяется от 2-3 мес. на Южном Ямале, в горных районах и на Полярном Урале до 10,5 мес. в Ирландии и Испании.

В разделе 1.2.1 рассмотрена изменчивость возрастной структуры, темпов роста и морфометрических признаков травяной и остромордой лягушек в пределах ареала каждого из видов. В популяциях с предельными значениями продолжительности теплого сезона различия по длине тела лягушек могут быть очень велики. Это объясняется географической изменчивостью и различиями возрастных характеристик популяций из разных частей ареала. Сравнения демографических характеристик популяций травяной лягушки из разных точек ареала на основании данных, опубликованных различными авторами, привели к следующим выводам: с сокращением продолжительности теплого сезона 1) возраст полового созревания увеличивается одинаково у обоих полов; 2) продолжительность жизни увеличивается; 3) длина тела при половом созревании увеличивается одинаково у обоих полов; 4) средняя длина тела взрослых особей увеличивается; 5) половое созревание наступает у самцов раньше и при меньшей длине тела, чем у самок, а продолжительность жизни у двух полов в одной популяции сходна (Miaud et al., 1999).

Проведенное нами сравнение литературных данных показало, что у травяной лягушки в ряде популяций средний возраст размножающейся части популяции увеличивается при сокращении продолжительности теплого сезона. У обоих полов зависимость между этими величинами отрицательная (самки $r_s = -0,78$, $n = 10$, $p < 0,01$; самцы $r_s = -0,7$, $n = 5$, $p = 0,19$), как и корреляция возраста полового созревания и продолжительности теплого сезона (самки $r_s = -0,89$, $n = 18$; $r_s = -0,83$, самцы $n = 13$, $p < 0,001$). Двухлетние размножающиеся особи обоих полов были отмечены там, где теплый сезон длился не меньше 5 мес, их доля увеличивается при увеличении продолжительности теплого сезона. Доля самцов, размножающихся в 2 года, больше, чем доля 2-летних самок в той же популяции. Продолжительность жизни травяной лягушки увеличивается с сокращением продолжительности теплого сезона (самки $r_s = -0,5$, $n = 19$; самцы $r_s = -0,65$, $n = 13$, $p < 0,05$). Данных по среднему возрасту размножающейся части популяции остромордой лягушки крайне мало, поэтому нельзя делать вывод о наличии взаимосвязи среднего возраста и продолжительности

теплого сезона. Минимальный возраст полового созревания отрицательно коррелирует с продолжительностью теплого сезона у самок ($r_s = -0,66$, $n = 12$, $p < 0,05$), у самцов по этому признаку исследовано слишком мало выборок ($r_s = -0,69$, $n = 8$, $p = 0,06$). При продолжительности сезона не менее 5 мес. созревание в возрасте 2 лет нередко в разных популяциях, при меньшей продолжительности теплого сезона минимальный возраст созревания увеличивается. Корреляция максимального возраста остромордых лягушек с продолжительностью теплого сезона недостоверна (самки $r_s = 0,002$, $n = 12$, $p = 0,99$; самцы $r_s = -0,35$, $n = 8$, $p = 0,4$).

Увеличение среднего возраста и возраста полового созревания можно объяснить уменьшением продолжительности теплого сезона. При умножении возраста особей, соответствующего числу пережитых зимовок, на продолжительность теплого сезона в месте обитания данной популяции мы получаем оценку суммарной продолжительности периодов активности (СППА)¹ лягушек, что позволяет сравнивать характеристики особей, обитающих в различных условиях. Существование различий по длине тела между особями из разных популяций с одинаковой СППА объясняет концепция отбора против градиента условий среды: у лягушек из популяций с небольшой продолжительностью теплого сезона темпы постметаморфозного роста выше (Berven et al., 1979; Leclair, Laurin, 1996; Miaud, MerPa, 2001; Ищенко, 1999).

По величине приростов костной ткани на срезах трубчатых костей амфибий мы можем судить об индивидуальной, межгодовой, межгенерационной и межпопуляционной изменчивости темпов роста лягушек. Темпы роста различаются у травяных лягушек разных полов: у самцов диаметры поперечных сечений фаланг 3-го пальца передней конечности, ограниченных линиями склеивания (в дальнейшем - диаметры линий склеивания), больше, чем у самок (Ryser, 1996). Различия между полами выявляются также по длине тела и другим морфометрическим признакам (по относительной длине передних конечностей у травяных лягушек, по признакам задних конечностей у остромордых лягушек).

В разделе 1.2.2 рассмотрено влияние абиотических факторов (условий обитания популяции и условий теплого сезона, предшествующего размножению), размера и возраста травяной и остромордой лягушек на величину их репродуктивных характеристик в различных популяциях. Плодовитость травяной лягушки может различаться в несколько десятков (!) раз в различных популяциях. У остромордой лягушки диапазон изменчивости средних значений несколько меньше. Диаметр яйца обоих видов лягушек различается по данным разных исследований в 2 раза, относительная масса кладки травяной лягушки - в 4 раза, остромордой - в 3 раза.

Таким образом, обзор литературы показал большую изменчивость длины тела,

В работах других авторов эта характеристика называется "физиологической продолжительностью жизни" (Ищенко, 1999), "продатжительностью жизни, измеренной в месяцах активности" (Кузьмин, Сурова, 1994) или "physiological longevity" (Bastien, Leclair, 1992).

возраста и репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек и целый спектр факторов, влияющих на величину этих признаков.

Глава II. Материали методика

Травяных и остромордых лягушек собирали в Подмоскowie в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ (ЗБС) (55°42'С 36°44'Е) и в Кировской обл. в окрестностях д. Кипеневщина (58°4'Ж 49°05'Е). В окрестностях ЗБС неполовозрелые животные были пойманы в 1995-96 гг. в пойме р. Москвы (557 травяных и 162 остромордые лягушки). В Кировской обл. неполовозрелых животных собирали в августе 1997-1999 гг. перед уходом в зимовку (243 травяные и 117 остромордых лягушек). Половозрелые животные пойманы в нерестовых водоемах в амплексусе в 1998-2000 гг.: травяной лягушки - 181 пара на ЗБС и 165 пар в Кировской обл.; остромордой лягушки - 177 пар на ЗБС и 18 пар и 8 одиночных особей в Кировской обл. Из-за того, что остромордая лягушка в Кировской обл. крайне пуглива, объем выборки был небольшим, и в августе 1997-1999 гг. также было собрано 89 половозрелых особей.

Нерест и уход на зимовку травяной и остромордой лягушек происходят в те дни, когда среднесуточная температура воздуха преодолевает рубеж в +5°С. На основе данных о температурном режиме в разных частях ареала мы оценивали продолжительность теплого сезона в местах обитания лягушек. Продолжительность теплого сезона для ЗБС оценена нами в 6 мес, для Кировской обл. - 5 мес. Нерест лягушек в Кировской обл. начинался на 10-14 дней позже, чем на ЗБС. Массовый выход сеголеток происходит в популяции Кировской обл. также на 2 недели позже. До ухода в зимовку сеголетки могут питаться и расти в течение 2,5 мес. в Кировской обл. и 3 мес. в популяции ЗБС.

Все особи зафиксированы в 4%-ном формалине. Определение возраста половозрелых животных проводилось методом скелетохронологии, по поперечным срезам, взятым из середины диафиза голени и окрашенным гематоксилином Эрлиха (Клейненберг, Смирин, 1969). У 27 из 692 половозрелых травяных лягушек и 5 из 487 половозрелых остромордых лягушек возраст точно определить не удалось, и эти 32 особи были исключены из дальнейшего исследования.

Диаметр каждой линии склеивания у каждой половозрелой особи вычислялся как среднее максимального и минимального диаметра данной линии склеивания (D_n - диаметр линии склеивания, где n - номер линии склеивания).

Суммарная выборка составила 1465 особей травяной лягушки и 761 - остромордой лягушки. У каждой особи измеряли 13 признаков: *L.* - длина тела; *L.brach.* - длина плеча; *L.antbr.* - длина предплечья; *Dig.* - длина 1-го пальца передней конечности; *Fm.* - длина бедра; *T.* - длина голени; */* - длина стопы; *C.int.* - наибольшая длина внутреннего пяточного бугра; *Lc.* - длина головы; *Lt.c.* - ширина головы; *D.r.o.* - длина рыла; *Sp.cr.* - ширина рыла; *Sp.n.* - расстояние между центрами ноздрей.

Репродуктивные характеристики исследовали у самок, собранных в парах на нересте (ЗБС: 178 травяных и 176 остромордых лягушек; Кировская обл.: 165 травяных и 15 остромордых лягушек) в 1998-2000 гг. Всех самок вскрывали и определяли плодовитость (число яиц в кладке, в дальнейшем - F), диаметр яйца (D_{egg}) и относительную массу кладки (Mcl/Mf) как отношение массы кладки к массе самки с кладкой. В Кировской обл. из-за небольшого объема выборки самок остромордой лягушки, собранных на нересте, для определения плодовитости и диаметра яйца были собраны отложенные кладки (1998 - 66 шт., 1999 - 59 шт., 2000 - 50 шт.).

Рост особей оценивался по расстоянию между последовательно расположенными линиями склеивания. Для оценки темпов роста особей различных размеров и возрастов были использованы относительные величины приростов: $D_{rel,n} = (D_{n+1} - D_n) / D_n$, где D_n и D_{n+1} - диаметры двух последовательно расположенных линий склеивания. Для оценки пропорций тела использовали относительные величины морфометрических признаков - индексы: $Y_i = X_i / Z_n$, где X_i - значение признака АИ особи, Z_n - значение длины тела ли особи. Для исследования различий, связанных с влиянием размеров, использовали коэффициенты аллометрии роста признаков b в уравнении $X = a \cdot L^b$, где X - величина данного признака, L - длина тела (Мина, Клевезаль, 1976).

Статистическая обработка материала проводилась с использованием программы STATISTICA 6.0 для Windows. Достоверными считались различия при $p < 0,05$.

Глава III. Особенности роста травяной и остромордой лягушек и возрастная структура размножающейся части популяции

В разделе III.1.1 рассматриваются причины изменчивости возрастной структуры популяций травяной лягушки. Изменчивость может быть связана с изменением численности одной или двух численно доминирующих генераций, старение которых и определяет изменение значений среднего возраста.

Самые молодые особи травяной лягушки, пойманные на нересте в обеих популяциях, - 2-летние. Доля половозрелых самцов в возрасте 2 лет больше, чем самок той же генерации. В популяции ЗБС доля 2-летних самцов и самок на нересте больше, чем в популяции Кировской обл. То есть, самцы по сравнению с самками той же популяции созревают раньше, а возраст созревания особей уменьшается с увеличением продолжительности теплого сезона. В популяции Кировской обл. были обнаружены более старые особи (табл. 1), но неизвестно, что самки травяной лягушки популяции ЗБС могут доживать до 9 лет, самцы - до 8 лет (Ляпков, Корнилова, Северцов, 2004). Таким образом, максимальная продолжительность жизни сходна в обеих популяциях.

Таблица 1. Минимальные (*Min*), средние ($\bar{X}$) и максимальные (*Max*) величины возраста, длины тела и репродуктивных характеристик размножающейся части популяции лягушек ЗБС и Кировской области.

Вид			<i>R. temporaria</i>				<i>R. arvalis</i>				
	Признак	Пол	<i>N</i>	<i>Min</i>	$\bar{X} \pm m$	<i>Max</i>	<i>N</i>	<i>Min</i>	$\bar{X} \pm m$	<i>Max</i>	
Популяции	ЗБС	Возраст	Самки	174	2	<u>3,43 ± 0,06</u>	6	177	3	<u>4,01 ± 0,07</u>	10
		Длина тела	--	--	59,9	<u>74,7 ± 0,43</u>	91,7	--	44,8	<u>54,1 ± 0,27</u>	62,5
		Плодовитость	--	171	578	<u>1917,6 ± 46,29</u>	3552	176	350	<u>1128,1 ± 19,84</u>	1992
		Диаметр яйца	--	--	1,46	<u>1,74 ± 0,01</u>	2,02	--	1,52	<u>1,74 ± 0,01</u>	2,05
		Отн. масса кладки	--	--	15,5%	<u>28,4 ± 0,3 %</u>	39,9%	--	11,8%	<u>32,7 ± 0,3 %</u>	45,0%
	Кировская обл.	Возраст	Самцы	168	2	<u>2,97 ± 0,07</u>	7	172	2	<u>3,84 ± 0,07</u>	8
		Длина тела	--	--	56,6	<u>71,1 ± 0,39</u>	83,6	--	47,9	<u>56,3 ± 0,28</u>	64,2
		Возраст	Самки	161	2	<u>3,44 ± 0,06</u>	7	63	2	<u>3,49 ± 0,11</u>	6
		Длина тела	--	--	53,9	<u>68,6 ± 0,48</u>	85,3	--	41,1	<u>49,9 ± 0,57</u>	59,8
		Плодовитость	--	160	393	<u>1437,6 ± 36,11</u>	3346	175	265	<u>952,9 ± 30,04</u>	2344
	Кировская обл.	Диаметр яйца	--	--	1,52	<u>1,68 ± 0,01</u>	2,03	--	1,47	<u>1,64 ± 0,01</u>	1,85
		Отн. масса кладки	--	--	9,7%	<u>26,7 ± 0,3 %</u>	43,4%	15	14,9%	<u>29,1 ± 1,4 %</u>	35,3%
		Возраст	Самцы	162	2	<u>3,70 ± 0,09</u>	8	70	2	<u>3,14 ± 0,09</u>	5
		Длина тела	--	--	56,6	<u>69,2 ± 0,37</u>	80,5	--	43,5	<u>51,2 ± 0,42</u>	57,9

Примечание. *N* – численность группы, *m* – стандартная ошибка. Полу жирным шрифтом выделены достоверно различающиеся средние значения для самок и самцов, принадлежащих к одной популяции. Подчеркнуты достоверно различающиеся средние значения для особей одного пола, принадлежащих к разным популяциям.

Минимальная величина СППА (то есть суммарная продолжительность периодов активности впервые размножающихся лягушек) в популяции Кировской обл. меньше, чем в популяции ЗБС (10 и 12 мес.¹) (рис. 1а). Максимальная величина СППА самых старых особей из популяции Кировской обл. немного меньше, чем самых старых лягушек популяции ЗБС: для самок это 35–36 мес, для самцов – 40–42 мес. Максимальная продолжительность жизни и минимальный возраст полового созревания лягушек в горных и полярных популяциях, больше, чем в популяциях умеренных и южных широт, тогда как СППА сходна у лягушек северных и горных популяций и средней полосы (рис. 1а). Более высокие значения у лягушек из популяций с максимальной продолжительностью теплого сезона могут объясняться некорректной оценкой продолжительности периода активности в этих популяциях в связи с особенностями поведения лягушек при высокой среднесуточной температуре воздуха. Таким образом, географическая изменчивость СППА лягушек не велика, и минимальные и максимальные величины этой характеристики схожи в популяциях из различных частей ареала.

Благодаря сильной корреляции между величиной диаметра линии склеивания в трубчатых костях и длиной тела мы можем судить об особенностях роста лягушек

¹ Эта грубая оценка возраста впервые размножающихся лягушек, без учета сроков выхода метаморфизировавшихся сеголеток, используется в гл. III для сравнения наших данных с данными других работ, в которых, как правило, не приводятся сроки выхода сеголеток на сушу.

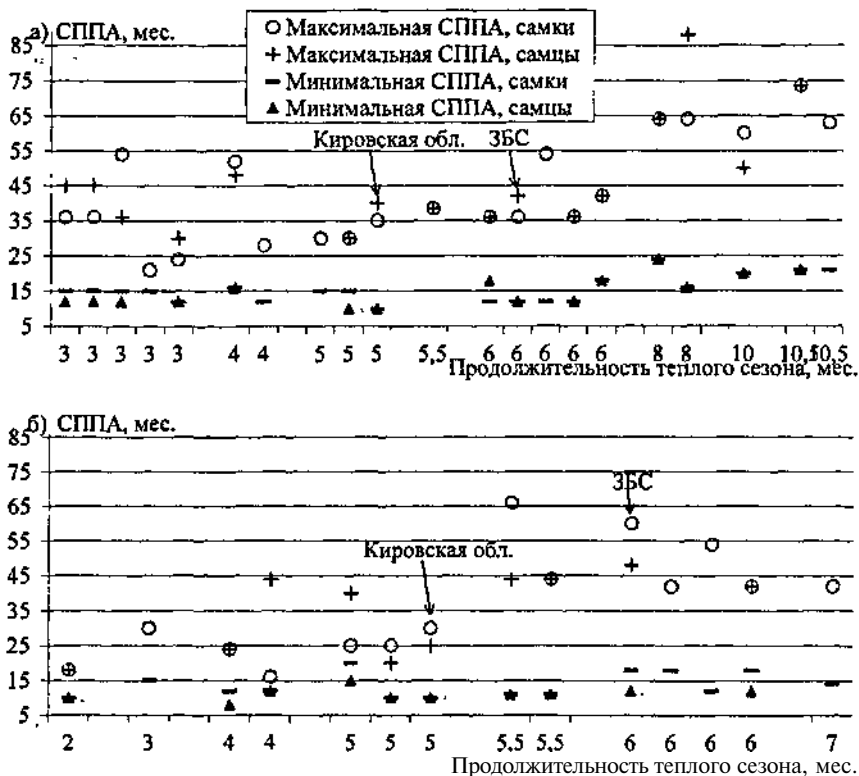


Рис 1. Максимальная и минимальная суммарная продолжительность периодов активности (СППА) размножающихся травяных (а) и остромордых (б) лягушек из популяций с различной продолжительностью теплого сезона, данные настоящей работы (точки "Кировская обл." и "ЗБС") и литературные данные.

(раздел ///.7.2). Коэффициенты корреляции внешнего диаметра голени с длиной тела у самок и самцов из обеих популяций высоки ($r=0,76-0,81$). При сходной длине тела самок и самцов из Кировской обл. и при большей длине тела самок по сравнению с самцами из популяции ЗБС, *Внешней линии/Z.* и абсолютная величина диаметров линий склеивания у самцов достоверно больше, чем у самок в обеих популяциях. Значения D_3 , D_2 и D_1 у лягушек из популяции ЗБС больше, чем у лягушек из Кировской обл., что говорит о более интенсивном росте их костей в толщину.

Оценка скорости роста лягушек производилась также по относительным приростам между 1-й и 2-й зимовками, между 2-3 и между 3-4 зимовками. Различия между полами были недостоверны. После 1-й зимовки скорость роста лягушек в популяции ЗБС выше, чем в Кировской обл. После 2-й зимовки рост особей с ЗБС замедляется сильнее, чем кировских. После 3-й зимовки различий между особями

одного пола из разных популяций по величине относительного прироста нет.

В разделе II/.1.5 рассмотрено влияние различных факторов на рост травяной лягушки. Трехфакторный дисперсионный анализ выявил достоверное влияние популяции, генерации и возраста на величину диаметра линии склеивания. С учетом возраста, большее, чем год рождения (генерация), влияние на изменчивость диаметров линий склеивания оказывает географическое положение популяции: скорость роста особей одного возраста отдельных генераций была выше, причем в популяции ЗБС - у одних генераций, в популяции Кировской обл. - у других. Влияние благоприятных условий теплого сезона 1998 г. также сильное (взаимодействие "генерация"x"возраст" достоверно). В этом теплом сезоне прирост был максимальным по сравнению с приростом у лягушек того же возраста и пола в другие годы. Вероятно, исключительно благоприятными условиями 1998 г. можно объяснить тот факт, что в 1999 г. в популяции ЗБС на нересте доля 2-летних самок и самцов (1997 г.р.) была выше, чем доли 2-летних лягушек в выборках 1998 и 2000 гг. Период их наиболее интенсивного роста (после 1-й зимовки) пришелся на 1998 г.

Раздел ///.2 посвящен остромордой лягушке. Межгодовая изменчивость возрастной структуры популяции может определяться численным преобладанием той или иной генерации (раздел ///.2.1). В популяции Кировской обл. остромордая лягушка созревает раньше, чем в Московской обл., модальный возраст размножающихся особей - 3 года, против 4 лет в Московской обл.; максимальная продолжительность жизни в Кировской обл. меньше (табл. 1). Выявленное направление изменений не совпадает с направлением изменений возрастной структуры популяций травяной лягушки (Miaud et al., 1999).

В выборках из кировской популяции доля 2-летних размножающихся самцов в несколько раз больше, чем самок. В выборках из популяции ЗБС было два 2-летних самца и ни одной 2-летней самки, хотя в этой же популяции ранее отмечались 2-летние размножающиеся самки, то есть созревшие в 12 мес. (Черданцев и др., 1997; Ляпков и др., 2001): Самцы остромордой лягушки созревают раньше, чем самки той же популяции, что соответствует выводам, сделанным для травяной лягушки (Miaud et al., 1999). Максимальная величина СППА лягушек в популяции Кировской обл. почти в 2 раза меньше, чем в популяции ЗБС (у самок 30 и 60 мес, у самцов - 25 и 48 мес). Максимальная СППА лягушек из разных популяций увеличивается с увеличением продолжительности теплого сезона, достигая наибольших значений там, где теплый сезон длится не меньше 5,5 мес. Созревание лягушек обоих полов в Кировской обл. происходит при минимальной СППА равной 10 мес (рис. 16), в популяции ЗБС у самцов - 12 мес, у самок - 18 мес. СППА впервые размножающихся лягушек из различных частей ареала имеет сходные значения и не зависит от продолжительности теплого сезона, изменяясь от 10 до 15 мес.

Коэффициенты корреляции внешнего диаметра голени с длиной тела у самцов и самок из обеих популяций высоки ($r=0,75-0,85$) (раздел ///.2.2). У самцов в обеих

популяциях ноги более "крепкие", чем у самок: D внешней линии/L. у самцов достоверно больше, так же как и диаметры 2-й и последующих линий склеивания. Несмотря на то, что в Кировской обл. сезон роста короче, чем в Московской, D_j у самцов из кировской популяции оказывается достоверно больше, чем у самцов из популяции ЗБС. В дальнейшем D_j и D_4 достоверно больше у самцов из популяции ЗБС. У самок из популяции ЗБС D_2 , D_3 и D_4 больше, чем у кировских. Различия диаметров последующих линий склеивания не достоверны.

Скорость роста, оцененная по величине относительного прироста, у самцов из популяции ЗБС недостоверно выше, чем у самок, между 1-й и 2-й зимовками; между 2-й и 3-й зимовками это различие достоверно, а между 3-й и 4-й зимовками скорости роста особей разных полов не различаются. В Кировской обл. напротив: между 1-й и 2-й зимовками самцы растут достоверно быстрее самок, на следующий год жизни скорости роста становятся приблизительно равными, а после 3-й зимовки относительные приросты самок оказываются больше, чем у самцов. Сравнение самок двух популяций показало, что в Московской обл. самки интенсивнее растут после 1-й зимовки, чем в Кировской обл. После 2-й зимовки различия в скорости роста недостоверные, а после 3-й зимовки скорость роста самок ЗБС уменьшается больше, чем кировских. Самцы этих популяций растут одинаково интенсивно после 1-й и 3-й зимовок, но после 2-й зимовки относительный прирост у самцов из популяции ЗБС достоверно больше, чем у кировских самцов.

Трехфакторный дисперсионный анализ диаметров линий склеивания выявил достоверное влияние популяции, генерации и возраста особи (раздел II/.2.S). У лягушек обеих популяций максимальные значения приростов после 1-й, 2-й и 3-й зимовок у большинства генераций наблюдались в течение теплого сезона 1998 г. Коэффициенты корреляций D_i с возрастом оказались недостоверны.

В разделе III.3 проводится сравнение возрастной структуры популяций и особенностей роста травяной и остромордой лягушек. В Кировской обл. оба вида размножаются, в основном, в возрасте 3 лет, в популяции ЗБС - остромордые лягушки на нересте старше, чем травяные. На ЗБС доля размножающихся 2-летних травяных лягушек намного больше, чем остромордых, а максимальные возраста, отмеченные для обоих видов сходны (табл. 1). В Кировской обл. наоборот: доля размножающихся 2-летних остромордых лягушек больше, чем травяных, а максимальные возраста, отмеченные у остромордой лягушки, ниже, чем у травяной. Иными словами, травяная лягушка раньше достигает половой зрелости в популяции ЗБС и достигает меньших максимальных возрастов, чем в Кировской обл., а остромордая лягушка - наоборот: в популяции ЗБС приступает к размножению позже и достигает бблйших максимальных возрастов, чем в Кировской обл.

Травяная лягушка более чувствительна к продолжительности теплого сезона, чем остромордая. В литературе не обнаружено сведений о популяциях травяной лягушки, обитающих в местах, где продолжительность теплого сезона составляет 2 мес, в

отличие от остромордой лягушки. Вывод о том, что остромордая лягушка более теплолюбива, чем травяная (Северцов и др., 1998; Кузьмин, 1999), в данном случае опровергается. "Теголюбивость" не стала ограничивающим фактором при распространении остромордой лягушки на Южном Ямале (Ищенко, 1999).

Созревание остромордой лягушки в различных популяциях часто происходит при величине СППА равной 10 мес, тогда как созревание травяной лягушки чаще происходит в 12-15 мес. (рис. 1). У травяной лягушки часто в одной и той же популяции самки созревают позже самцов, тогда как у остромордой лягушки созревание обоих полов обычно происходит одновременно. Минимальная СППА впервые размножающихся травяных лягушек достоверно увеличивается в популяциях с большой продолжительностью теплого сезона, а у остромордой лягушки такой зависимости не обнаружено на той части ареала, по которой нам-удалось найти опубликованные сведения. Данных об остромордой лягушке, обитающей в местах, где продолжительность теплого сезона более 7 мес, для сопоставления с травяной лягушкой нет. Увеличение максимальной СППА в более южных популяциях отмечается у обоих видов, у травяной лягушки оно заметно при продолжительности теплого сезона в 8 мес. и более, у остромордой лягушки - уже начиная с 5,5 мес, в результате чего остромордая лягушка имеет бльшую СППА в симпатрических популяциях.

Травяная и остромордая лягушки наиболее интенсивно растут в первые 3 года жизни, тогда же проявляется половой диморфизм, в дальнейшем рост замедляется. У самцов обоих видов абсолютная и относительная толщина голени и ежегодные приросты кости больше, чем у самок. У лягушек из популяции ЗБС обоих видов диаметры линий склеивания больше, чем у лягушек из популяции Кировской обл.

Глава IV. Изменчивость морфометрических признаков травяных и остромордых лягушек

В разделе /У.1.1/ обсуждается изменчивость морфометрических признаков травяных лягушек, имеющая возрастную и географическую природу. Длина тела лягушек интенсивно увеличивается в обеих популяциях до момента полового созревания (рис 2). С наступлением половой зрелости рост замедляется. У самцов популяции ЗБС достоверное увеличение длины тела прекращается после 3-й зимовки, у самок - после 4-й, у лягушек популяции Кировской обл. - после 5-й зимовки. Сеголетки обоих полов не различаются по длине тела в обеих популяциях. Неполовозрелые и половозрелые самки популяции ЗБС достоверно крупнее самцов, в популяции Кировской обл. достоверных различий между полами по длине тела нет. Минимальная длина тела не всегда отмечается у самых молодых половозрелых лягушек. Самая мелкая половозрелая самка (59,9 мм) в популяции ЗБС была в возрасте 3 лет, а 2-летние особи были крупнее: 62,4-71,1 мм. В Кировской обл. самая мелкая самка (53,9 мм) размножалась в возрасте 4-х лет. Самые мелкие самцы на нересте (56,6 мм) в обеих популяциях были самыми молодыми, 2-летними.

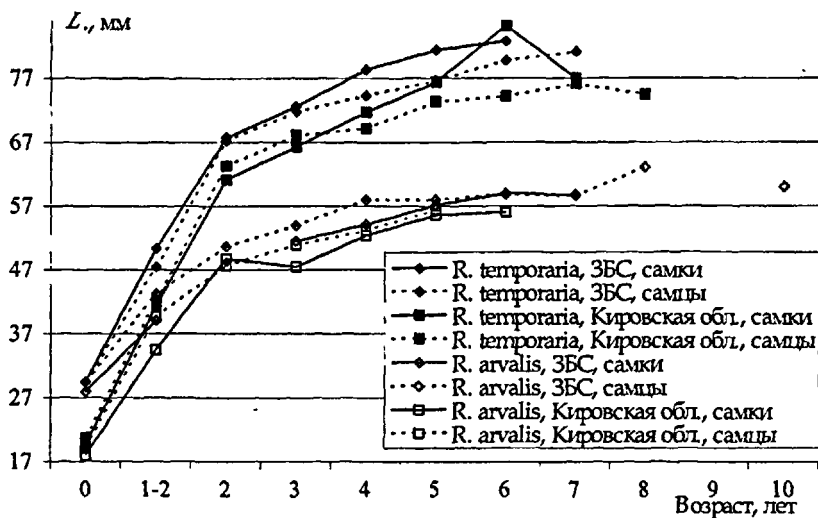


Рис 2. Зависимость длины тела травяных и остромордых лягушек от возраста в популяциях ЗБС и Кировской области.

В Кировской обл. доля мелких самцов на нересте выше, перед уходом в зимовку обнаружены половозрелые самцы с длиной тела 48,3-56 мм. Этот результат подтверждает концепцию отбора против градиента условий среды. СППА впервые размножающихся травяных лягушек в Кировской обл. (2-летних) около 7,5 мес. (2,5+5 мес), в Московской - 9 мес. (3+6 мес.) (см. главу II). Ускорение созревания травяных лягушек в Кировской обл. приводит к половому созреванию при меньшей или сходной СППА и созреванию при меньшей длине тела по сравнению с лягушками Московской обл.

Большинство литературных данных по длине тела приводится, в основном, для травяных лягушек тех возрастов, при которых СППА равна 20 - 40 мес. Эти данные образуют три группы. Минимальная длина тела у лягушек из самой южной популяции, максимальная длина тела - у лягушек с той же СППА из альпийской популяции. Остальные популяции занимают промежуточное положение по продолжительности теплого сезона (от 3 до 8 мес), и длина тела лягушек из этих популяций при СППА, равной 20-40 мес, также промежуточная. Средняя длина тела лягушек из разных популяций увеличивается с сокращением продолжительности теплого сезона, но в популяциях со средней продолжительностью длина тела варьирует. Отбор против градиента среды подтверждается тем, что минимальная СППА не изменяется с сокращением продолжительности теплого сезона (рис. 1а), а минимальная длина тела увеличивается в северных и горных популяциях. С сокращением продолжительности теплого сезона минимальная длина тела увеличивается и у самок ($r_s = -0,53$, $n = 32$, $p < 0,01$), и у самцов ($r_s = -0,60$, $n = 24$, $p < 0,01$),

средняя - у самок ($r_s = -0,57$, $n = 31$, $p < 0,001$). Выявленные нами обратные зависимости совпадают с результатами, полученными ранее при объединении данных по разным популяциям травяной лягушки (Miaud et. al., 1998).

Абсолютные размеры отделов конечностей и частей головы более интенсивно увеличиваются до наступления половозрелости, затем их рост замедляется. На протяжении всей жизни лягушек относительный размер признаков головы уменьшается (коэффициент аллометрии $b = 0,8$). Индексы признаков конечностей у самок достоверно уменьшаются к моменту полового созревания, у самцов - увеличиваются. У половозрелых животных индексы признаков конечностей достоверно не изменяются ($b = 1$). У 2-3-летних лягушек популяции ЗБС и лягушек 4 лет и старше из Кировской обл. длина тела и значения коэффициентов аллометрии сходны. У сеголеток, неполовозрелых, 3-х и 4-летних самцов и самок популяции ЗБС длина тела и абсолютные величины признаков больше, чем у особей того же пола из популяции Кировской обл. Большинство различий по индексам наблюдается между популяциями у сеголеток и неполовозрелых особей одного пола, а у половозрелых животных большинство признаков достоверно не различается.

В разделе *IF.1.2* рассматривается изменчивость морфометрических признаков, зависящая от пола травяных лягушек. По абсолютным значениям признаков сеголетки обоих полов из обеих популяций и неполовозрелые лягушки из Кировской обл. не различаются. У неполовозрелых самок ЗБС величина большинства признаков больше, чем у самцов, но к моменту полового созревания *Lbrach.* и *Lantbr.* у самцов популяции ЗБС больше, чем у самок, при равной средней длине тела. У половозрелых самцов в обеих популяциях более длинные плечо и предплечье, $l^{\wedge}$./больше у самок, у лягушек старше 5 лет различий нет. Длина отделов задней конечности также больше у самцов в обеих популяциях (достоверно только в 3-летнем возрасте). По *См/*, и *С.int./L* различий между полами не выявлено. Относительные длины отделов конечностей самцов достоверно больше, чем самок. Коэффициенты аллометрии для признаков конечностей у самцов популяции ЗБС больше, чем у самок. В популяции Кировской обл. это так только для *Lbrach.* и *Lantbr.*, по остальным признакам конечностей значения коэффициентов *b* сходны или выше у самок. В обеих популяциях *Dig.J/L.* в 3 года достоверно больше у самок, чем у самцов, поскольку на рост 1-го пальца у самцов влияет формирование брачной мозоли. По признакам головы оба пола в обеих популяциях имеют близкие значения коэффициента *b*.

Обнаруженные различия между полами по признакам конечностей являются результатом отбора на увеличение репродуктивного успеха самцов. При захвате и удержании самок в амplexусе более успешными должны быть самцы с более развитыми передними конечностями. Литературных данных по географической изменчивости диморфных признаков (за исключением длины тела) травяной лягушки обнаружить не удалось. Поэтому выявление такой изменчивости возможно только при сравнении популяций ЗБС и Кировской обл. (раздел *IKJ.J*). Ускорение роста

одних и замедление роста других частей тела происходит одновременно и приводит к формированию различий между особями, принадлежащими к различным популяциям, и к формированию различий между полами, внутри каждой из популяций. Для каждой из 4 возрастных групп (сеголеток, неполовозрелых, половозрелых 2-3-летних и животных 4 лет и старше) был проведен линейный дискриминантный анализ. Сеголетки и неполовозрелые лягушки по совокупности абсолютных и относительных величин морфометрических признаков в первую очередь различаются между популяциями. Различия между полами менее ярко выражены, в популяции ЗБС они достоверны, в кировской популяции - нет. У половозрелых животных по совокупности абсолютных и относительных значений признаков в первую очередь выявляются различия между самцами и самками каждой из популяций (по признакам конечностей, имеющих адаптивную ценность у самцов) и' только потом - между популяциями. У половозрелых животных меньшее количество признаков вносит существенный вклад в различение групп.

В разделе 1У.2.1 рассматривается возрастная и географическая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки. Интенсивное увеличение длины тела лягушек происходит в обеих популяциях до момента полового созревания (рис. 2). У половозрелых животных рост замедляется, достоверное увеличение длины тела у самцов прекращается после 4-й зимовки, у самок - после 5-й зимовки в обеих популяциях. В популяции ЗБС длина тела самцов больше, чем самок; в популяции Кировской обл. только неполовозрелые самцы достоверно крупнее самок. Самые мелкие самки в обеих популяциях размножались в возрасте 3-х лет (в популяции ЗБС - 44,8 ММ Кировской обл. - 41,1 мм). 2-летние самки в Кировской обл. были длиной от 42,7 до 54,3 мм. Два 2-летних самца в популяции ЗБС (48,9 мм и 52,5 мм) были не самыми мелкими: был пойман 3-летний самец длиной 47,9 мм. В Кировской обл. 2-летний самец был самым мелким (43,5 мм).

В популяции ЗБС у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых лягушек обоих полов средняя длина тела достоверно больше, чем у лягушек популяции Кировской обл. Видимо, вследствие действия отбора против градиента условий среды остромордые лягушки обоих полов в Кировской обл. созревают при меньшей длине тела и СППА, чем в популяции ЗБС. Созревание лягушек в Кировской обл. происходит при минимальной СППА около 7,5 мес. (2,5+5 мес), в Московской - 9 мес. (3+6 мес). Для оценки географической изменчивости темпов роста можно привести только данные по остромордой лягушке из Киевской обл. (Lyarkov, 1999). При СППА, равной 20 мес, самая маленькая средняя длина тела у самок в этой более южной популяции, но к 28-30 мес различия между самками из Кировской, Московской и Киевской обл. исчезают. Коэффициенты корреляции минимальной, средней и максимальной длины тела с продолжительностью теплого сезона, вычисленные по литературным данным, для лягушек обоих полов недостоверны.

Достоверное увеличение абсолютных значений морфометрических признаков

большинства отделов конечностей и головы отмечается у остромордых лягушек до 5 лет. Индексы признаков головы уменьшаются на протяжении всей жизни. Индексы конечностей достоверно увеличиваются до наступления половозрелости, в дальнейшем не изменяются. Значения коэффициента b для отделов конечностей больше, чем для частей головы. Как правило, скорость роста различных частей тела у сеголеток и неполовозрелых животных оказывается больше, чем у половозрелых.

Длина тела и большинства абсолютных значений признаков лягушек популяции ЗБС больше, чем лягушек того же пола и возраста популяции Кировской обл., у 5-летних животных эти различия становятся недостоверными. По индексам признаков различий между популяциями не выявлено. Вероятно, в связи с меньшими размерами тела, значения коэффициента аллометрии b для большинства признаков конечностей и головы у лягушек популяции Кировской обл. больше, чем у лягушек ЗБС.

Наибольшие различия между полами по морфометрическим признакам (раздел /K2.2) отмечаются по длине конечностей, что является результатом отбора на увеличение репродуктивного успеха самцов. В обеих популяциях длина тела и абсолютные величины признаков самцов больше, чем у самок того же возраста. Индексы признаков головы не различаются у особей разных полов в обеих популяциях. У сеголеток популяции ЗБС индексы отделов задних конечностей самцов больше, чем самок, у неполовозрелых животных различия между полами возникают по $L.brach./L$ и $L.antbr./L$., сохраняются по $T./L$ и $t./L$ и исчезают по $Fm./L$ и $C.int./Z$. У половозрелых самцов популяции ЗБС индексы отделов конечностей больше, чем у самок, за исключением $C.M./L$. Различия по $Dig.X$ обнаружены только у сеголеток и неполовозрелых лягушек популяции ЗБС. У кировских сеголеток и неполовозрелых лягушек различий по индексам признаков нет, половой диморфизм по индексам отделов конечностей проявляется только у половозрелых животных. В обеих популяциях значения коэффициентов аллометрии b для признаков конечностей самцов больше, чем самок. В изменениях коэффициентов аллометрии признаков головы трудно установить четкие тенденции, у всех лягушек в 4 года увеличивается скорость роста головы в ширину.

С помощью линейного дискриминантного анализа мы получили более общую картину формирования различий между полами внутри популяции и между популяциями и выделили признаки, вносящие наибольший вклад в различия между этими группами (раздел IV.2.3). Среди сеголеток и неполовозрелых лягушек, по совокупности абсолютных и относительных значений признаков в первую очередь различаются особи одного пола, принадлежащие к разным популяциям. Различия между полами менее выражены: у сеголеток и неполовозрелых лягушек популяции ЗБС они достоверны, в кировской популяции - достоверны различия по абсолютным значениям признаков у неполовозрелых лягушек. У половозрелых животных в первую очередь выявляются различия между самцами и самками каждой из популяций (по признакам конечностей, имеющих адаптивную ценность у самцов) и

только потом - между особями одного пола из разных популяций. У половозрелых животных меньшее количество признаков вносит существенный вклад в различие групп.

В разделе IV.3 рассматриваются различия между двумя видами лягушек по морфометрическим признакам. Травяные лягушки обоих полов больше остромордых по длине тела и абсолютным значениям большинства признаков, в том числе пропорций головы и длины пяточного бугра. Индексы признаков, характеризующих длину головы, больше у остромордой лягушки обоих полов в обеих популяциях, $Sp.c.r./L.$ (характеристика поперечного размера головы) больше у травяной лягушки в обеих популяциях. Индекс $Cint/L.$ был больше у неполовозрелых и более старших остромордых лягушек, чем у травяных, в обеих популяциях независимо от пола, и уменьшался с возрастом у обоих видов.

Замедление роста тела в Кировской обл. происходит у двух видов в одинаковом возрасте - после 5 лет. В популяции ЗБС рост замедляется у самцов травяной лягушки после 3-й зимовки, у самцов остромордой - после 4 лет, у самок обоих видов на год позже, чем у самцов того же вида. У обоих видов наблюдаются большие минимальные, максимальные и средние значения длины тела лягушек в популяции ЗБС по сравнению с Кировской обл. (табл. 1). В популяции с меньшей продолжительностью теплого сезона созревание обоих полов происходит при меньшей длине тела.

Травяная лягушка вырастает крупнее остромордой в обеих популяциях, и в Московской обл. оба вида достигают большей длины тела, чем в Кировской обл. Величины индексов отделов конечностей были сходными у самцов двух видов и больше, чем у самок своего вида. Различия между полами оказались сильнее выражены у остромордой лягушки. Менее выраженный половой диморфизм у травяной лягушки, по сравнению с остромордой, уже отмечался в других исследованиях (Obradovic, Janev, 1997; Топоркова, 1970).

Глава V. Изменчивость репродуктивных характеристик травяных и остромордых лягушек

Для выявления общей картины зависимости плодовитости, диаметра яйца и относительной массы кладки травяных лягушек от их длины тела и возраста и различий между популяциями мы использовали объединенные по всем генерациям выборки (раздел V.I). В обеих популяциях $F.$ сильнее коррелировала с $Z.$ (ЗБС: $r=0,61$, $n=171$, $p<0,001$; Кировская обл.: $r=0,67$, $n=160$, $p<0,01$), чем с возрастом; $Degg$ - с возрастом (ЗБС: $r=0,66$; Кировская обл.: $r=0,67$), а $MclMf$ - с K (ЗБС: $r=0,71$; Кировская обл.: $r=0,59$). Аллометрические зависимости репродуктивных характеристик от длины тела различны: у Γ - положительная, у $Degg$ - отрицательная, у $MclMf$ - изометрия. При вычислении частных корреляций с исключением влияния длины тела, в популяции ЗБС наиболее сильные корреляции отмечаются между $F.$ и $Degg$ ($r=0,58$, $p<0,001$) и между $F.$ и $MclMf$ ($r=0,59$, $p<0,001$),

в популяции Кировской обл. - между возрастом и $Degg$ ($r=0,62, p<0,001$) и между F и Mcl/Mf ($r=0,49, p<0,001$). С возрастом /Г и Mcl/Mf в целом, увеличиваются в обеих популяциях. Влияние факторов "возраст" и "популяция" на формирование каждой из репродуктивных характеристик достоверно, их взаимодействия - нет. В обеих популяциях наиболее сильные частные корреляции (с исключением влияния возраста) отмечаются между F и L . (ЗБС $r=0,64$; Кировская обл. $r=0,72, p<0,001$) и между F и Mcl/Mf (ЗБС $r=0,7$; Кировская обл. $r=0,57, p<0,001$).

У самок популяции ЗБС величина репродуктивных характеристик и коэффициенты аллометрии больше, чем у самок того же возраста в кировской популяции. Для сравнения лягушек одного возраста и длины тела популяций ЗБС и Кировской обл. было взято 4 группы самок: 3-летних самок с длиной тела 65-70 мм и 70-75 мм и 4-летних самок с длиной тела 70-75 мм и 75-80 мм. Внутри каждой размерно-возрастной группы достоверные различия между популяциями по средней длине тела, F и Mcl/Mf отсутствовали, тогда как $Degg$ у самок ЗБС был больше, чем у самок Кировской обл. СППА самок и продолжительность теплого сезона в популяции ЗБС больше, чем в Кировской обл., что, видимо, и обусловило больший диаметр яйца. Литературных данных о сравнениях репродуктивных характеристик самок из разных популяций одного возраста и длины тела обнаружить не удалось.

Различные авторы расходятся во мнениях о направлении изменений величины репродуктивных характеристик с продвижением в горы и на север. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена средней, минимальной и максимальной величин F и $Degg$ с продолжительностью теплого сезона у травяной лягушки из разных популяций со всего ареала были недостоверны. Только средние значения Mcl/Mf достоверно коррелируют с продолжительностью теплого сезона. ($r_s=0,99, n=10, p<0,001$), минимальные и максимальные значения - не коррелируют.

В популяции ЗБС, независимо от возраста, размножающихся самок и от генерации, максимальные величины F и Mcl/Mf наблюдались, в 1999 г., сформировавшись в благоприятном 1998 г. $Degg$ был максимальным в 2000 г., при минимальной плодовитости самок всех генераций. С одной стороны это подтверждает наш вывод о существовании обратной зависимости между величиной F и $Degg$, с другой стороны, это показывает, что влияние возраста на величину $Degg$ сильнее, чем влияние F , так как в противном случае, диаметр яйца был бы минимальным в 1999 г. На самом деле происходит постепенное увеличение диаметра яйца по мере взросления самок каждой генерации. В популяции Кировской обл. разные генерации представлены, в выборке разными возрастами крайне неравномерно, поэтому статистически различия между генерациями подтвердить не удалось. Максимальная плодовитость наблюдается у самок разных возрастов и генераций в 1999 г., и ее среднегодовые значения также достоверно больше, чем в 1998 и 2000 гг. Величина Mcl/Mf самок одного возраста и ее среднегодовое значение в 1999 г. недостоверно больше, чем в 1998 и 2000 гг. Внутри каждой генерации у

более старших самок *Degg* больше независимо от года размножения. Таким образом, влияние условий теплого сезона 1998 г. благотворно сказалось на репродуктивных характеристиках самок обеих популяций, размножавшихся в 1999 г. Но в Кировской обл. этот эффект оказался не столь ярко выражен, как в Московской обл. Вероятно, это можно объяснить более коротким теплым сезоном в Кировской обл. и меньшей длиной тела самок.

В разделе У.2 обсуждаются исследования возрастной и географической изменчивости репродуктивных характеристик остромордой лягушки. В популяции ЗБС *F* сильно коррелировала с *L*. ($r=0,58$, $n=176$, $p<0,001$), *Degg* - почти в равной мере с *L*. ($r=0,6$), и с возрастом ($r=0,52$), Mcl/Mf -а с Γ ($r=0,64$). Вероятно, из-за малочисленности выборки самок в Кировской обл. достоверными оказались только 3 коэффициента корреляции: *L* и *F*. ($r=0,8$, $n=15$, $p<0,001$), Γ Mcl/Mf ($r=0,53$) и *Z* и Mcl/Mf ($r=0,62$). С увеличением длины тела наибольшая положительная аллометрия наблюдается у *F*, *Degg* Mcl/Mf связаны с длиной тела отрицательной аллометрией в обеих популяциях. У самок Кировской обл. коэффициент аллометрии *b* для *F* и Mcl/Mf больше, чем у самок популяции ЗБС, а для *Degg* - меньше. У самок ЗБС частные корреляции (при исключении влияния длины тела) между возрастом и *F* и между *Degg* и *F* недостоверны. У лягушек Кировской обл. частные корреляции между *L* и *F*, *F* и Mcl/Mf , *L* и Mcl/Mf недостоверны. С возрастом в популяции ЗБС *F* и *Degg* увеличиваются, величина Mcl/Mf не изменяется. Коэффициенты частной корреляции (с исключением влияния возраста) между всеми признаками у самок ЗБС уменьшаются, но остаются достоверными. В Кировской обл. разные возрастные группы представлены очень малым числом особей, поэтому о возрастных тенденциях судить сложно. Частные корреляции (с исключением влияния возраста) *F* с длиной тела и с Mcl/Mf достоверны. Таким образом, репродуктивные характеристики остромордой лягушки в большей степени зависят от длины тела, чем от возраста, а Mcl/Mf не зависит от возраста вообще.

Сравнение лягушек одного возраста из двух популяций возможно только для 3-летних самок. Все репродуктивные характеристики 3-летних самок ЗБС больше, чем самок Кировской обл. Для сравнения лягушек одного возраста с одинаковой длиной тела из популяций ЗБС и Кировской обл. было выбрано, соответственно, 17 и 6 самок (45-50 мм). Несмотря на разную величину СППА, репродуктивные характеристики лягушек из двух популяций с одинаковой длиной тела достоверно не различались.

По данным из опубликованных работ различных авторов, достоверных корреляций между репродуктивными характеристиками и продолжительностью теплого сезона нами обнаружено не было. Выявленные межпопуляционные различия по величине *F* не превышают масштаба изменчивости этого признака, обнаруженной в разных исследованиях одной и той же популяции ЗБС. Изменчивость *Degg* также довольно высока, хотя различия по продолжительности теплого сезона между тремя популяциями, для которых у нас есть данные, не превышают 2 мес. Выявленные нами

различия *Deggb* могут объясняться разной степенью влияния благоприятных условий теплого сезона 1998 г. на изменение *Deggb* двух исследованных популяций, *Mcl/Mf* имеет сходные значения во всех трех популяциях, по которым у нас есть данные. Выявленное довольно низкое значение *Mcl/Mf* у лягушек Кировской обл. заметно отличается от других данных для этой же популяции (Ляпков, 2004). Наш результат был получен на ограниченном количестве материала, и на его основе нельзя делать вывод об увеличении *Mcl/Mf* остромордой лягушки с увеличением продолжительности теплого сезона.

Для выявления межгодовых различий и для проверки существования межгенерационных различий мы разделили самок на генерации. В большинстве групп из популяции Кировской обл. было только по 1-2 особи одного возраста, принадлежащих к одной генерации. Максимальная численность такой группы - 6 самок 1997 г.р., размножавшихся в 2000 г. Поэтому для описания изменчивости популяции Кировской обл. мы использовали самок, пойманных на нересте, и самок, пойманных перед уходом на зимовку осенью предыдущего года (в 1998 г. - 38 шт., в 1999 - 11 шт., в 2000 г. - 14 шт.); для описания изменчивости *F* и *Deggb* - данные, полученные по собранным в водоемах кладкам, и по нерестящимся самкам; для описания изменчивости *Mcl/Mf* - данные, полученные на нерестящихся самках (1998 - 4 шт., 1999 - 5 шт., 2000 - 6 шт.). Средняя длина тела самок, пойманных на нересте в 1998 и 1999 гг., больше, чем в 2000 г., по возрасту достоверных различий не было. Средние значения *F* и *Deggb* 1999 г. достоверно больше, чем в 1998 и 2000 гг., что подтверждает благоприятность условий теплого сезона 1998 г. для формирования этих характеристик. По *Mcl/Mf* нет различий между самками, размножавшимися в разные годы. Среднегодовые значения длины тела, возраста и репродуктивных характеристик самок популяции ЗБС в 1999 и 2000 гг. выше, чем самок популяции Кировской обл., единственное исключение - отсутствие достоверных различий по *F* в 1999 г. В 1998 г. все характеристики лягушек из двух популяций имели сходные значения, только *Deggbvn* достоверно больше в популяции ЗБС. В популяции ЗБС *F* и *Deggb* 1999 г. были больше, чем в 1998, но в 2000 г. *F* осталась на прежнем уровне, а *Deggb* достоверно увеличился по сравнению со значениями 1999 г. Различия по *F* и *Mcl/Mf* самок, размножавшихся в разные годы в популяции ЗБС, сходны с изменениями их длины тела и среднего возраста, по которым достоверные различия между 1999 и 2000 гг. также отсутствовали. Увеличение *Deggb* не совпадает с динамикой изменения этих признаков. Чтобы исключить возможность того, что различия обусловлены преобладанием какой-либо одной генерации в популяции ЗБС, изменения признаков по годам были рассмотрены отдельно для каждой генерации. *F* и *Mcl/Mf* изменялись по-разному у разных генераций. Длина тела и *Deggb* с возрастом достоверно увеличиваются независимо от генерации. Максимальный *Deggb* лягушек всех генераций достигается в 2000 г. С одной стороны, это можно объяснить тем, что в 2000 г. самки каждой из генераций были старше, чем в 1998 и 1999 гг. С другой

стороны, у самок одного возраста диаметр яйца в 2000 г. больше, чем в 1998 и 1999 гг. Вероятно, происходит взаимодействие влияния условий года, предшествовавшего размножению и влияния возраста самок.

В разделе *ИЗ* рассмотрены межвидовые различия репродуктивных характеристик. У травяной лягушки *F.* сильнее коррелирует с длиной тела, *Degg*- с возрастом самки, у остромордой лягушки оба этих признака сильнее коррелируют с длиной тела самок. *Mcl/Mf* у самок" обоих видов сильнее коррелирует с *F.* У остромордой лягушки величина *Mcl/Mf*, вероятно, принимает максимальные значения при каждом значении длины тела независимо от возраста; у травяной лягушки зависимость *Mcl/Mf* от возраста существует, но она слабее, чем от длины тела, и обусловлена, вероятно, более сильной зависимостью длины тела от возраста (рис. 2). Частная корреляция (с исключением влияния возраста) /Г и *Deggu* травяной лягушки слабая отрицательная, у остромордой - слабая положительная.

Средняя величина *F.* у травяной лягушки в обеих популяциях больше, чем у остромордой (табл. 1). *Degg* у лягушек двух видов в популяции ЗБС имеет сходные значения, в Кировской обл. *Degg* у травяной лягушки больше, чем у остромордой. В обеих популяциях *Mcl/Mf* остромордой лягушки оказывается больше, чем травяной. У остромордой лягушки этот признак не зависит от продолжительности теплого сезона, в отличие от травяной лягушки. Другие репродуктивные характеристики не зависят от продолжительности теплого сезона у обоих видов.

Влияние условий теплого сезона 1998 г. благоприятно сказалось на репродуктивных характеристиках самок обоих видов, размножавшихся в 1999 г. У остромордой лягушки, в отличие от травяной, бблыпий, по сравнению с 1998 г. средний диаметр яйца, отмечался и в 1999 г., и в 2000 г. Наименее подвержена влиянию условий теплого сезона *Mcl/Mf* остромордой лягушки.

Заключение

Изменчивость темпов роста обуславливается возрастными изменениями скорости роста. Рост тела в целом и частей тела наиболее интенсивный в первые 2 года жизни, после наступления половой зрелости рост замедляется, причем для признаков головы замедление роста выражено сильнее. Различия между самцами и самками по темпам роста тела и признакам, имеющим адаптивную ценность у самцов при размножении, объясняются половой принадлежностью лягушек. Толщина голени у самцов обоих видов увеличивается быстрее, чем у самок, - это не описанная ранее черта, характеризующая половой диморфизм. Самки травяной лягушки растут быстрее самцов, достигая бблыпей длины тела во взрослом состоянии; самцы остромордой лягушки становятся крупнее самок до полового созревания. Рост передних и задних конечностей у самцов идет быстрее, чем у самок: относительная длина конечностей самцов обоих видов больше, чем самок.

Биотические и абиотические условия среды также определяют изменчивость темпов роста лягушек. Усвоение съеденной пищи у пойкилотермных животных

зависит от температурного режима окружающей среды, то есть от абиотических факторов. Абиотические условия среды различаются по длительности воздействия на животное. Кратковременным можно считать влияние условий среды в течение одного сезона роста. Степень этого воздействия на животное зависит от его возраста и определяет межгодовую и межгенерационную изменчивость роста. Межгодовая изменчивость выражается в том, что в течение благоприятного сезона лягушки обоих видов растут интенсивнее, но у животных моложе трех лет ускорение роста в благоприятные годы заметнее, чем у старых. Если в период наиболее интенсивного роста лягушек (до половозрелости) был благоприятный с точки зрения абиотических условий год, то стартовые условия генерации оказываются лучше (межгенерационная изменчивость). Межгодовая и межгенерационная изменчивость наиболее важна для репродуктивных характеристик лягушек.

Долговременное влияние условий среды отражается в географической изменчивости рассмотренных характеристик онтогенеза. Отбор против градиента среды приводит к ускорению постметаморфозного роста лягушек из популяций с небольшой продолжительностью теплого сезона. Также существует географическая изменчивость аллометрии роста отдельных частей тела. Как правило, оценка аллометрии роста производится на группе животных разных возрастов, но при оценке географической изменчивости это может привести к ошибочным выводам. Лягушки из разных популяций могут иметь сходную длину тела в разном возрасте, а поскольку замедление роста частей тела увеличивается с возрастом, то различия темпов роста могут иметь не географическую, а возрастную природу.

Географическая изменчивость длины тела и возраста травяной лягушки объясняется также различиями по продолжительности теплого сезона в различных частях ареала. У остромордой лягушки такую зависимость удалось выявить только для возраста полового созревания. Несмотря на различия условий обитания, минимальная СППА сходна у травяных и остромордых лягушек из разных частей ареала. Наибольшая СППА выявляется у лягушек обоих видов из южных популяций.

Из репродуктивных характеристик только географическая изменчивость Mcl/Ms травяной лягушки объясняется различиями продолжительности теплого сезона. Данные по географической изменчивости Mcl/Ms остромордой лягушки крайне ограничены и не позволяют выявить влияние продолжительности теплого сезона на этот признак. Так как зависимость Mcl/Ms остромордой лягушки от условий теплого сезона, предшествующего размножению, отсутствует, можно предположить, что от продолжительности теплого сезона она также не будет зависеть.

Величина F зависит от длины тела, возраста лягушек и погодных условий сезона, предшествующего размножению. В северных и горных популяциях длина тела и возраст размножающихся лягушек в среднем больше, чем в южных, что должно приводить к увеличению F . С другой стороны, в северных и горных популяциях меньше продолжительность теплого сезона и сумма температур, что должно вести к

уменьшению F Перечисленные факторы влияют на формирование величины плодовитости одновременно и противоположным образом. В результате плодовитость оказывается сходной в разных частях ареала и не имеет достоверной зависимости от продолжительности теплого сезона.

У величины F в пределах ареала наблюдается очень большая изменчивость, и вероятность того, что в результате сравнения выбранных случайным образом популяций будет обнаружена некая закономерность, довольно велика. Так, в нашей работе F лягушек оказалась больше в популяциях с большей продолжительностью теплого сезона. Корректное сравнение величины F (при устранении влияния длины тела и возраста) у лягушек из разных популяций доказывает отсутствие зависимости плодовитости от продолжительности теплого сезона.

Географическая изменчивость диаметра яйца травяной лягушки довольно высока. D_{egg} нелинейно изменяется при смене условий среды обитания различных популяций, уменьшаясь в популяциях со средней продолжительностью теплого сезона по сравнению с более северными и с более южными популяциями. У нас и в литературе имеются данные о средней величине D_{egg} остромордой лягушки всего для трех популяций, различающихся по продолжительности теплого сезона на 2 месяца. По таким данным выявить закономерность географической изменчивости этого признака остромордой лягушки невозможно.

Выводы

Выводы образуют на две группы. В первую группу входят результаты исследования возрастной структуры, темпов роста, морфометрических и репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек.

1. Географическая изменчивость суммарной продолжительности периодов активности травяной и остромордой лягушек не велика. Впервые размножающиеся лягушки из популяций с различной продолжительностью теплого сезона имеют сходную суммарную продолжительность периодов активности.
2. Травяная лягушка более чувствительна к продолжительности теплого сезона, чем остромордая. Созревание травяной лягушки, в среднем, происходит позже, чем остромордой в той части ареала, где продолжительность теплого сезона меньше 5,5 месяцев. При продолжительности теплого сезона более 5,5 месяцев доля рано созревающих травяных лягушек больше, чем остромордых.
3. Темпы роста до первого размножения травяных и остромордых лягушек из северных популяций выше, чем лягушек из южных популяций. С уменьшением продолжительности теплого сезона увеличивается минимальная длина тела размножающихся лягушек.
4. Различия по морфометрическим признакам между полами у двух видов лягушек имеют сходный характер, несмотря на то, что самки травяной лягушки крупнее, чем самцы, а у остромордой лягушки - наоборот. Независимо от географического положения популяции, самцы созревают раньше самок и относительная длина

передних и задних конечностей и толщина голени у них больше, чем у самок. У половозрелых животных различия между полами по этим признакам оказываются больше, чем различия между популяциями в пределах одного пола.

5. В масштабах всего ареала величина репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек не зависит от географического положения популяции. Только относительная масса кладки травяной лягушки увеличивается с увеличением продолжительности теплого сезона. Изменчивость репродуктивных характеристик очень велика, и межгодовая изменчивость может быть не менее существенной, чем межпопуляционная.
6. Главное различие между травяной и остромордой лягушками по репродуктивным характеристикам проявляется в величине относительной массы кладки и свойствах этого признака. Относительная масса кладки остромордой лягушки больше, чем травяной, слабо зависит от длины тела самки и не зависит от условий теплого сезона, предшествующего размножению, возраста самки и географического положения популяции.

Ко второй группе относятся выводы методического характера.

7. При исследовании географической изменчивости длины тела, возраста и скорости роста травяной и остромордой лягушек, впадающих в зимнюю спячку, во время которой происходит задержка их роста, следует учитывать суммарную продолжительность периодов активности лягушек, то есть время, проведенное вне спячки, так как это может существенно изменить картину полученных различий.
8. При исследовании географической изменчивости аллометрического роста частей тела следует учитывать возраст лягушек и средний возраст особей в популяциях, так как изменение темпов роста происходит с возрастом, и полученные различия могут иметь не географическую, а возрастную природу.
9. При исследовании изменчивости репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек из-за сильного влияния длины тела, возраста и условий теплого сезона, предшествовавшего размножению, сравнения этих характеристик лягушек из разных популяций и даже из одной популяции, размножавшихся в разные годы, следует проводить только при устранении влияний перечисленных факторов.

* *

Я искренне благодарна моему научному руководителю и заведующему кафедрой биологической эволюции Биологического факультета МГУ профессору Алексею Сергеевичу Северцову. Осуществление всего задуманного стало возможным только благодаря чуткому руководству моего "полевого" научного руководителя Сергея Марленовича Ляпкина, его практической помощи, постоянной и кропотливой работе со мной, начавшейся еще во времена выполнения мной курсовой работы. Я также приношу благодарность Элле Моисеевне Смириной за неоднократные консультации по вопросам определения возраста и предоставленную уникальную литературу по исследованиям с помощью метода скелетохронологии. Выражаю свою признательность сотрудникам кафедры биологической эволюции за их терпеливое и

доброжелательное отношение к моей работе. Благодарю Г.С. Сурову и М.Б. Корнилову - за искренний интерес к моим исследованиям, ценные обсуждения и моральную поддержку в ходе работы, А.А. Сапожникова и В.Г. Гринькова - за консультации по статистической обработке материала и огромную моральную поддержку, значение которой трудно переоценить.

Я искренне благодарю моего мужа Льва Шварцберга за помощь в сборе полевого материала в суровых условиях Кировской области и терпение, проявленное в связи с моей постоянной занятостью в течение последнего времени. Особую благодарность я хочу выразить моим родителям - Наталье Николаевне и Александру Владиславовичу Кабардиным. Эта работа была выполнена только благодаря их безграничной вере в мои силы и безмерной моральной поддержке, которую я ощущала на протяжении всего периода работы над диссертацией. Эту работу я посвящаю моим родителям. Для них моя диссертация стала столь же важным этапом жизненного пути, что и для меня.

Публикации автора по теме диссертации

1. Kabardina YA., Lyapkov S.M., 1998. The development of sexually dimorphic morphometric characters in the process of postmetamorphic growth in the common frog (*Rana temporaria*) // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. V.3, pp. 123-142.
2. Kabardina У.И., 1999. The formation and adaptive value of dimorphic morphometric characters in common frog, *Rana temporaria* L. // Current studies in Herpetology. IX Ordinary General Meeting of SEN. Pp. 197-208.
3. Кабардина Ю.А., Ляпков С.М., 2001. Формирование полового диморфизма в процессе постметаморфозного роста и адаптивное значение диморфных морфометрических признаков у травяной лягушки // Труды Звенигородской Биологической Станции. Т. 3, с. 184-201.
4. Кабардина Ю.Л., Ляпков С.М., 2001. Межвидовые различия возрастной структуры популяций травяной (*Ranatemporaria*h.) и остромордой (*R arvalis*Nilss.) лягушек // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Материалы конференции, посвященной 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова и 90-летию Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского. С. 76.
5. Северцова Е.А., Корнилова М.Б., Северцов А.С., Кабардина Ю.А., 2001. Сравнительный анализ плодовитости травяной (*Ranatemporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек из популяций Москвы и Подмосквья//Зоол.журн. Т.81, N1, с.82-90.
6. Кабардина Ю.А., 2002. Формирование межвидовых различий по морфометрическим признакам травяной, *Rana temporaria*, и остромордой, *Я. arvalis*, лягушек// Зоол. журн. Т. 81, N 2, с. 221-233.
7. Кабардина Ю.А., Ляпков С.М., 2003. Соотношение географической и локальной изменчивости демографических характеристик двух видов бурых лягушек // Бюллетень "Самарская Лука". N 13/03, с. 336-338.

Отпечатано на ризографе
в ОНТИ ГЕОХИ РАН
Тираж 100 экз.

16453