

УДК: 579.8 : 591.5

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ И ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ ПО ВОЗРАСТНОМУ СОСТАВУ И ТЕМПАМ РОСТА У *RANA TEMPORARIA* И *R. ARVALIS*

С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова

*Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis*. — С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова. — С помощью определения репродуктивных характеристик, длины тела и возраста изучали географическую изменчивость репродуктивных стратегий и выраженности половых различий по темпам роста и размерам половозрелых травяных и остромордых лягушек, собранных в 5 пространственно разделенных популяциях. Характерные для каждого вида темпы роста и выраженность полового диморфизма по размерам изменяются в направлении с юго-запада на северо-восток. Репродуктивная стратегия самок каждого из видов зависят не только от длительности сезона активности данной популяции, но и от локальных условий, что обуславливает сильные различия даже между популяциями из местообитаний со сходной длительностью сезона активности.*

Ключевые слова: длина тела, возрастной состав, географическая изменчивость, половой диморфизм, плодовитость, диаметр яиц, относительная масса кладки

Адрес: 1199926 Россия, Москва, Ленинские Горы 12/1, МГУ, Биологический факультет.

*Geographical variation of reproductive strategies and sexual dimorphism in age distribution and growth rate in *Rana temporaria* and *R. arvalis*. — S. M. Lyapkov, Kornilova M. B. — Geographical variation of reproductive strategies and the degree of expression of sexual differences in growth rate and body size in matured *Rana temporaria* and *R. arvalis* collected in 5 spatially remote populations were studied by determination of reproductive characteristics, body length and age. Species-specific growth rate and degree of expression of sexual differences in size tend to change from south-west to north-east. The reproductive strategies in females of each species depend not only on duration of activity season of a given population but on local conditions, that caused distinctions even between populations from habitats with similar duration of activity season.*

Key words: body length, age distribution, geographical variation, sexual dimorphism, fecundity, egg diameter, relative clutch mass

Address: Lomonosov State University, Biological Faculty, Leninskie Gory 1/12, Moscow, 119992, Russia, e-mail: lyapkov@mail.ru

Введение

В большинстве батрахологических исследований географической изменчивости основное внимание уделяется длине тела и морфометрическим признакам [3, 4]. Гораздо реже анализируются такие особенности жизненного цикла как репродуктивные характеристики, темпы роста и полового созревания, возрастной состав размножающейся части популяции, а также половые различия названных демографических характеристик. Поэтому целью нашей работы был анализ географической изменчивости репродуктивных и демографических характеристик двух широкоареальных видов бурых лягушек. Был исследован ряд популяций, местообитания которых расположены по градиенту снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток. Следует также отметить, что два выбранных вида различаются не только размерами – травяные лягушки (*Rana temporaria*) в среднем крупнее остромордых (*R. arvalis*), – но и направленностью полового диморфизма: у травя-

ных лягушек крупнее самки, у остромордых – самцы.

Материал и методика

Взрослых травяных и остромордых лягушек собирали во время размножения в нерестовых водоемах 4 различных регионов: 1. Беларусь, Минская обл., Копыльский р-н, окр. с. Конюхи (далее для краткости – Минск), 53°09' с.ш., 27°26' в.д., 2006 г.; 2. Россия, Брянская обл., окр. заповедника «Брянский лес» (далее – Брянск), 52°27' с.ш., 33°53' в.д., 2001-2006 гг.; 3. Московская обл., вблизи Звенигородской биостанции МГУ (далее – ЗБС), 55°44' с.ш., 36°51' в.д., 1998-2004 гг.; 4. Кировская обл. (далее – Киров), 58°40' с.ш., 49°5' в.д., 1998-2006 гг. Кроме этих 4 популяций, использовали также ранее частично опубликованные данные [1, 5] по популяциям остромордой лягушки Чернобыльского р-на Киевской обл., Украина (далее – Чернобыль), исследованным в 1987-1992 гг.

Пары в амплексусе отлавливали в период размножения в нерестовых водоемах. У самцов и самок измеряли длину тела и определяли возраст по общепринятой скелетохронологической методике. У самок определяли также вес особей (MF), вес кладки (MCL), плодовитость и измеряли диаметр яиц. Величину репродуктивного усилия (E) рассчитывали по формуле: $E = F \cdot D^3 / SVL^3$, где: F – плодовитость; D – диаметр яйца, мм, SVL – длина тела, мм [подробнее см. 2].

Результаты и обсуждение

Возрастной состав и средний возраст

Самое раннее достижение половой зрелости (и размножение) у особей обоих видов отмечено в возрасте 2-х лет, точнее, после 2-й зимовки. У травяной лягушки при продвижении на северо-восток

наблюдается снижение доли 2-летних особей (табл. 1). Во всех популяциях (за исключением Брянска) модальным возрастным классом остаются 3-летние особи. Вместе с тем, доля 4-летних особей постепенно возрастает. Особи в возрасте 5 и более лет встречаются редко и отмечены нами только в двух северных популяциях (ЗБС и Киров). В соответствии с этими изменениями возрастного состава, средний возраст увеличивается в направлении от южных популяций к северным. В двух южных популяциях половые различия по средним возрастам (самцы старше самок) оказались недостоверными, в популяции ЗБС самки достоверно старше самцов, однако в популяции Кировской обл. самцы достоверно старше самок. Таким образом, и средний возраст каждого пола, и половые различия зависят от географического положения популяций.

Таблица 1. Географическая и возрастная изменчивость длины тела и репродуктивных характеристик травяной лягушки

Популяция	Возраст, годы Признак	2	3	4	5	6	все вместе
Минск	%♂	5,26	78,95	15,79			3,11
	%♀	14,29	76,19	9,52			2,95
	SVL♂	64,00	69,80	75,33			69,12
	SVL♀	65,33	70,25	74,50			68,54
	F	1383	974	850			1106
	D	1,52	1,67	1,69			1,65
	MCL/MF	0,2612	0,2905	0,2645			0,2867
	E	0,0162	0,0131	0,0106			0,0148
Брянск	%♂	40,63	31,25	28,13			2,88
	%♀	43,75	37,50	18,75			2,75
	SVL♂	68,15	76,80	82,44			74,88
	SVL♀	66,29	76,67	82,50			73,22
	F	1716	1732	2332			1845
	D	1,51	1,71	1,70			1,62
	MCL/MF	0,2542	0,2503	0,2775			0,2574
	E	0,0193	0,0189	0,0197			0,0192
ЗБС	%♂	16,82	48,58	27,73	5,69	0,71	3,26
	%♀	3,42	51,05	33,16	10,00	2,37	3,57
	SVL♂	68,04	72,08	76,61	80,52	80,41	73,27
	SVL♀	68,63	72,61	78,39	83,37	85,99	75,74
	F	1970	1737	2092	2227	2302	1920
	D	1,51	1,69	1,77	1,83	1,81	1,72
	MCL/MF	0,2511	0,2777	0,3072	0,3086	0,2899	0,2894
	E	0,0200	0,0204	0,0232	0,0244	0,0221	0,0217
Киров	%♂	3,69	41,23	30,77	17,85	5,23	3,84
	%♀	0,94	51,89	32,08	11,95	2,52	3,65
	SVL♂	64,56	69,15	71,79	76,46	77,98	71,57
	SVL♀	63,00	68,12	74,33	78,10	84,18	71,73
	F	1096	1444	1654	1798	2256	1566
	D	1,62	1,65	1,76	1,78	1,80	1,70
	MCL/MF	0,2386	0,2605	0,2858	0,2874	0,3152	0,2730
	E	0,0187	0,0202	0,0216	0,0212	0,0212	0,0207

Примечание. % ♂ (♀) – доля (%) самцов (самок) данного возраста, в столбце «все вместе» приведены средние для популяций значения возраста. Обозначения остальных признаков см. в тексте.

Таблица 2. Географическая и возрастная изменчивость длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки.

Популяция	Возраст, годы Признак	2	3	4	5	6	все вместе
Минск	%♂		66,67	25,00	8,33		3,42
	%♀	45,45	27,27	27,27			2,82
	SVL♂		52,00	58,67	60,00		54,33
	SVL♀	47,60	50,67	51,67			49,55
	F	688	569	1102			754
	D	1,47	1,59	1,49			1,50
	MCL/MF	0,2872	0,2569	0,3264			0,2892
	E	0,0202	0,0191	0,0310			0,0213
Чернобыль	%♂	14,74	50,53	22,37	10,79	1,58	3,34
	%♀	29,82	54,09	13,19	2,64	0,26	2,89
	SVL♂	46,04	50,30	56,73	59,46	60,33	52,32
	SVL♀	42,44	48,30	56,25	59,00	64,00	47,89
	F	617	960	1460	1849	1839	932
	D	1,52	1,59	1,65	1,61	1,73	1,58
	E	0,0276	0,0333	0,0366	0,0379	0,0360	0,0318
Брянск	%♂	16,67	33,33	27,78	11,11	5,56	3,72
	%♀	36,84	42,11	21,05			2,84
	SVL♂	51,00	55,83	61,00	62,00	60,00	54,25
	SVL♀	46,86	54,50	60,25			50,03
	F	882	1329	1685			1018
	D	1,49	1,63	1,58			1,56
	MCL/MF	0,2905	0,3187	0,3348			0,2859
	E	0,0291	0,0345	0,0301			0,0292
ЗБС	%♂	1,57	37,70	43,46	13,87	2,09	3,81
	%♀	0,26	33,77	44,50	15,97	3,66	3,95
	SVL♂	50,43	54,26	57,94	59,22	59,52	56,54
	SVL♀	47,00	52,33	56,00	59,18	60,16	55,49
	F		1065	1191	1240	1400	1114
	D		1,65	1,72	1,79	1,78	1,70
	MCL/MF		0,3229	0,3340	0,3356	0,3506	0,3319
	E		0,0331	0,0352	0,0345	0,0367	0,0344
Киров	%♂	13,91	53,91	27,83	4,35		3,23
	%♀	3,80	53,16	30,38	10,13	2,53	3,54
	SVL♂	47,36	50,48	53,60	58,66		51,39
	SVL♀	48,28	48,43	52,97	55,84	57,18	50,88
	F	1062,857	846,855	1111,135	981,259		988
	D	1,66	1,62	1,71	1,71		1,646
	MCL/MF	0,3051	0,2984	0,3395	0,2806		0,3095
	E	0,0366	0,0309	0,0366	0,0293		0,0326

Примечание. Обозначения признаков как в табл. 1.

Изменчивость выраженности размерного полового диморфизма

У травяной лягушки (табл. 1) половые различия по длине тела (как уже отмечалось, самцы мельче самок) в популяции ЗБС наблюдаются в возрасте 4 и 5 лет, поэтому различия по средней (для всей популяции) длине тела между самками и самцами ЗБС максимально выражены и достоверны. В популяции Кирова половой диморфизм отмечен

только у 4-летних особей, поэтому различия по средней длине тела выражены слабее и статистически недостоверны. Статистически недостоверны половые различия и в обеих южных популяциях (Минск и Брянск), причем самцы здесь немного крупнее самок, что, вероятно, объясняется, самыми высокими темпами роста самцов.

У остромордой лягушки (табл. 2) половые различия в каждой из трех южных популяций наблюдаются в возрасте 2-х и 3-х лет (то есть у большей

части половозрелых особей). В итоге, различия по средней длине тела также хорошо выражены и статистически достоверны, как и в популяции ЗБС. Причиной половых различий в южных популяциях могут быть не только более высокие темпы роста самцов, но и их больший средний возраст. Достоверных половых различий не наблюдалось только в северной популяции, вероятно, вследствие самых низких темпов роста самцов по сравнению с самками.

Зависимость репродуктивных характеристик самок от возраста и длины тела

У обоих видов по мере взросления наблюдается увеличение средних значений всех репродуктивных характеристик. У травяной лягушки (табл. 1) максимальные средние значения относительной массы кладки (MCL/MF) в каждом из возрастов выявлены в популяции Минска, однако средневозрастные значения плодовитости в той же популяции были минимальными. У остромордой лягушки (табл. 2) максимальные средние значения относительной массы кладки в каждом из возрастов выявлены в популяции ЗБС, а максимальные средние значения плодовитости – в популяции Брянска. В популяции Минска средние значения обеих этих характеристик минимальны. Такое «отставание» популяции Минска по репродуктивным характеристикам соответствует медленному росту особей этой популяции.

Рост после достижения половой зрелости

Выявленные сильные различия в возрастной структуре в трех южных, центральной и северной популяциях указывают на необходимость сравнения длины тела половозрелых особей в пределах каждого из возрастов. У травяной лягушки (табл. 1) максимально быстрым ростом по достижении половой зрелости характеризуется популяция Брянска, однако, несмотря на большую продолжительность активного сезона, рост в другой южной популяции (Минск) был таким же медленным, как в северной популяции (Киров). У остромордой лягушки (табл. 2) самый быстрый рост отмечен также у особей из популяции Брянска, а темпы роста особей из популяций Минска и Чернобыля были несколько ниже, чем из популяции ЗБС.

У остромордой лягушки (табл. 2) наблюдается аналогичная закономерность географической изменчивости с тем лишь отличием, что популяция ЗБС (в которой модальным возрастным классом являются 4-летние особи) характеризуется максимальным средним возрастом. Однако направленность половых различий совершенно иная чем у травяной лягушки: во всех южных популяциях до-

ля 2-летних самок выше по сравнению с самцами. В итоге, самцы оказались в среднем старше самок (в популяциях Брянска и Чернобыля различия статистически достоверны), а в двух более северных популяциях напротив, самки были старше самцов. Следует также отметить, что, несмотря на существенно более крупные (в сравнении с остромордыми лягушками) размеры, травяные лягушки каждого из регионов (за исключением Кирова) в среднем моложе, что указывает на их более высокие темпы роста, как до, так после достижения половой зрелости.

Диаметр яиц – единственная репродуктивная характеристика, по которой у обоих видов отмечена направленная географическая изменчивость. У самок южных популяций средние значения этого признака достоверно не различаются, однако они достоверно меньше в сравнении с популяциями ЗБС и Кирова.

В целом же полученные результаты указывают на то, что репродуктивные стратегии самок каждого из видов зависят не только от длительности сезона активности данной популяции. В популяции травяной лягушки Брянска происходят быстрый рост и увеличение плодовитости, однако максимальный вклад в репродукцию наблюдается в другой южной популяции (Минск) на фоне медленного роста и низкой плодовитости. У самок остромордой лягушки из двух южных популяций наблюдаются сходные значения относительной массы кладки, что, однако, достигается разными способами: в популяции Брянска – за счет повышения плодовитости (т.е. массы кладки), а в популяции Минска – за счет ограничения размеров (массы) тела самок вследствие более медленного роста. Самый медленный рост отмечен у самок популяции Чернобыля, которые вместе с тем характеризуются большим репродуктивным усилием, чем в двух других южных популяций (табл.2). Причиной ограничения роста может быть низкая выживаемость, что подтверждается минимальным средним возрастом самок из популяции Минска. В такой ситуации оптимальной стратегией должно быть быстрое достижение половой зрелости и размножение большинства самок в раннем возрасте, что и характерно для самок всех южных популяций обоих видов. Различия в репродуктивных стратегиях лучше всего объясняют тот факт, что из всех исследованных характеристик у обоих видов наиболее лабильной оказывается скорость роста после достижения половой зрелости, которая сильно варьирует даже в популяциях из местообитаний со сходными климатическими условиями.

***Благодарности.** Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-БРФФИ № 06-04-81027. Авторы благодарны Э.М. Смириной за многочисленные консультации по вопросам определения возраста.*

1. Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. Соотношение географической и локальной изменчивости демографических и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Материалы III международной научной конференции «*ZOOCENOSIS-2005*». – Днепропетровск, 2005. – С. 368 – 371.
2. Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, № 9. – С. 1128 – 1142.
3. Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. Н., Писанец Е. М. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоол. – 2004. – Том 38, № 6. – С. 29 – 40.
4. Babik W., Rafinski J. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2000. – V. 38. – P. 239–247.
5. Lyapkov S. M. Geographical and local variation of age structure and reproductive characteristics in *Rana arvalis* // Current studies in Herpetology. – Chambery, 1999. – P. 186 – 190.

Отримано: 22 січня 2007 р.

Прийнято до друку: 12 березня 2007 р.