

ТЕМПЫ ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ ВБЛИЗИ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА ПО ДАННЫМ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИИ

А. В. Матковский¹, С. М. Ляпков², В. П. Стариков¹

¹ Сургутский государственный университет
Россия, 628412, Сургут, просп. Ленина, 1

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, Биологический факультет
E-mail: lyapkov@mail.ru

Поступила в редакцию 17.02.2011 г.

Исследовали различия по возрастному составу и длине тела между тремя популяциями остромордой лягушки, обитающими в Ханты-Мансийском автономном округе – Югры (ХМАО) вблизи северной границы западносибирской части ареала вида. Эти три популяции сравнивали с популяциями двух более южных регионов европейской части России (Кировской и Московской обл.). Для определения возраста и обратного расчисления длины тела, соответствующей уходу в зимовку, использовали метод скелетохронологии. Различия между тремя популяциями ХМАО по средним значениям возраста и длины тела, а также по возрасту и длине тела по достижении половой зрелости были незначительными. В популяциях ХМАО первое размножение наблюдалось после 3-й, но чаще – после 4-й зимовки; особи старше 4 лет встречаются редко, что указывает на однократное размножение большинства особей. Высокая гибель взрослых лягушек может быть обусловлена экстремальными условиями зимовок и влиянием хищников во время размножения. Выявленная максимально высокая скорость роста у особей ХМАО необходима для сравнительно быстрого достижения половой зрелости и является результатом действия отбора, направленного против градиента условий внешней среды. Скорость роста особей популяции Кировской обл. была несколько ниже, чем в популяциях ХМАО, а у популяции Московской обл. – самой низкой. Однако длина тела особей ко времени ухода в 1-ю и далее – в каждую следующую зимовку была максимальной в более южной популяции Московской обл. и минимальной в популяциях ХМАО. Средние для популяций размеры половозрелых особей также снижаются по мере уменьшения длительности сезона активности в их местообитаниях. Максимальные размерные половые различия наблюдались в популяции Московской обл., отсутствие таких различий – в популяциях ХМАО. Вместе с тем возрастные половые различия (взрослые самки были в среднем старше самцов в каждой из популяций) сохранялись по мере уменьшения длительности сезона активности.

Ключевые слова: остромордая лягушка, возрастной состав, скорость роста, межпопуляционная и географическая изменчивость, половые различия по длине тела, скелетохронология, обратное расчисление длины тела, отбор против градиента среды.

ВВЕДЕНИЕ

Размеры бесхвостых амфибий подвержены географической изменчивости, причиной которой могут быть как климатические условия, так и различия в возрастном составе, отчасти также связанные с климатом (см. обзор: Morrison, Negro, 2003). Вместе с тем известно, что правило Бергмана, сформулированное Реншем для внутривидовой изменчивости эндотермных животных (Watt et al., 2010), проявляется редко у эктотермных животных, и в том числе амфибий (Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007; Adams, Church, 2008). Обширное исследование, проведенное на сорока видах безлегочных саламандр Plethodontidae (Adams, Church, 2008), показало, что правило Бергмана проявляется только у трёх видов. По-

добных исследований с использованием выборок с большей части ареала данного вида не было выполнено ни на одном из видов бесхвостых амфибий (см. обзор: Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007). Это касается и остромордой лягушки – наиболее широко распространенного в Евразии вида группы бурых лягушек (см. обзор: Ляпков и др., 2010 а). Межпопуляционная изменчивость другого, тоже широко распространенного вида бурых лягушек – травяной лягушки, была проанализирована в трех аналогичных исследованиях, но с использованием данных только по западноевропейской части ареала этого вида. У обоих этих видов бурых лягушек не было выявлено выраженных направленных закономерностей изменения длины тела (Miaud et al., 1999; Laugen et al., 2005; Bancila et al., 2009). Следует

отметить, что значительно раньше П. В. Терентьевым были рассмотрены случаи отсутствия однонаправленных изменений размеров у ряда близких видов (т.е. относящихся к одному роду или к одному семейству) амфибий и рептилий. На основании таких данных им было сделано заключение о том, что правило Бергмана не является универсальным и его следует заменить «правилом оптимума» (Терентьев, 1951).

С другой стороны, в последнее время стала уже общепринятой концепция, согласно которой направленная географическая изменчивость размеров в пределах видов экотермных животных формируется под влиянием отбора против градиента условий среды в пространственно разделенных популяциях, населяющих местообитания, расположенные вдоль этого градиента. Такой отбор контролирует среднепопуляционные значения любого количественного признака, влияющего на приспособленность, а также обуславливает генетические различия по данному признаку между популяциями. Так, средние значения скорости роста в одинаковых лабораторных условиях выше у особей из более северных популяций, в то время как в природе средние значения их скорости роста обычно бывают ниже (см. обзор: Ляпков и др., 2009). Точнее, направленная географическая изменчивость данного количественного признака (в том числе и размеров) есть следствие влияния не только такого отбора, но средовых (прежде всего – температурных) ограничений, делающих невозможным неограниченное направленное изменение в каждой из локальных популяций (Stillwell, 2010). В связи с изложенным выше особенно интересно исследование популяций широко распространенных видов вблизи северной границы их ареалов. Это позволяет оценить влияние на формирование длины тела особей более высокой скорости роста, с одной стороны, и ограничения продолжительности сезона активности – с другой.

Размерный половой диморфизм у бесхвостых амфибий обычно считают следствием не только полового, но и других форм отбора, в первую очередь – отбора на плодовитость самок (Monnet, Cherry, 2002), обуславливающего их более крупные размеры. У подавляющего большинства видов бурых лягушек умеренной зоны Евразии, а также у североамериканской *R. sylvatica* (Berven, 1982; Leclair et al., 2000) самки крупнее самцов (см. обзор: Ляпков и др., 2010 б). Однако у наиболее широко распространенной в Евразии остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nil-

sson, 1842) самцы обычно крупнее самок (Ищенко, 1978; см. обзор: Ляпков и др., 2010 а). В европейских популяциях этого вида характер размерных половых различий формируется по достижении половой зрелости и сохраняется по мере дальнейшего роста: в каждом данном возрасте самцы обычно крупнее самок (Lyarkov, 2008). Причиной половых различий по средней длине тела часто считают половые различия в возрастном составе, обусловленные, в свою очередь, различиями в выживаемости. Согласно такой точке зрения, самки многих видов крупнее потому, что их средний возраст больше, чем у самцов (Monnet, Cherry, 2002). Направленность и степень выраженности половых различий в размерах может быть подвержена географической изменчивости также вследствие половых различий темпов роста и созревания при различиях в длительности сезона активности (Ляпков и др., 2010 б).

Задачами данной работы были: 1) проанализировать различия по темпам постметаморфозного роста и полового созревания между исследованными популяциями, обитающими вблизи северной границы западносибирской части ареала остромордой лягушки; 2) проанализировать различия между этими популяциями по возрастному и размерному составу; 3) исследовать межпопуляционную изменчивость выраженности полового диморфизма по возрастному и размерному составу; 4) для исследования общей картины географической изменчивости вида провести сравнение полученных данных исследованных северных популяций с полученными ранее данными по более южным популяциям умеренной зоны – из Московской и Кировской областей (частично опубликованными – Ляпков и др., 2010 а), характеризующимся более длительным сезоном активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остромордых лягушек отлавливали с помощью ловчих канавок и заборчиков в течение весенне-летнего сезона активности (с 15 мая по 15 сентября) в 2007 – 2009 гг. в местообитаниях трех различных популяций Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (далее для краткости – ХМАО): в заказнике «Сорумский» (63°54' с.ш., 68°24' в.д.; объём выборки $n = 92$), в природном парке «Сибирские Увалы» (62°50' с.ш., 81°25' в.д.; $n = 12$) и в окрестностях вахтового пос. Северный (62°55' с.ш., 72°14' в.д.; $n = 77$). Кроме того, взрослых остромордых лягушек собирали во время размножения в нерестовых во-

доёмах в двух различных регионах европейской части России: в Кировской обл., 58°40' с.ш., 49°05' в.д. (далее – КО) в 1998 – 2002 гг. ($n = 180$) и в Московской обл., вблизи Звенигородской биостанции МГУ, 55°44' с.ш., 36°51' в.д. (далее – ЗБС) в 1998 – 2002 гг. ($n = 560$). Различие в длительности сезона активности (т.е. времени от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью) между местообитаниями популяций ЗБС и КО составляет не менее 1 месяца, популяций КО и ХМАО – не менее 1.5 месяцев.

У всех собранных особей измеряли длину тела (L) с точностью до 1 мм; у всех особей из популяций ХМАО также определяли степень развития гонад, на основании этих данных особей относили к неполовозрелым или половозрелым. Далее у всех особей определяли возраст по ростовым слоям, которые исследовали на окрашенных гематоксилином Эрлиха поперечных срезах, изготовленных из середины диафиза голени. Для определения числа резорбированных линий склеивания диаметр костномозговой полости на срезах сопоставляли с минимальным (0.51 мм) и максимальным (0.77 мм) значениями наружного диаметра срезов голени особей, недавно завершивших первую зимовку, т.е. с оценками размеров линии склеивания, соответствующими 1-й зимовке. Полная резорбция линии склеивания, соответствующая 1-й зимовке, наблюдалась в популяциях ХМАО у 22% половозрелых особей, частичная резорбция (настолько сильная, что измерить первую линию склеивания было невозможно) – у 87% особей (аналогичные данные по популяциям ЗБС и КО см.: Ляпков и др., 2009). Размер внешнего диаметра голени и диаметра каждой из линий склеивания определяли как среднее между минимальным и максимальным диаметрами, измеренными на срезах. Обратное расчисление длины тела проводили с использованием аллометрического уравнения $L = a \times D^b$, где L – оцененная длина тела в данном возрасте, D – диаметр соответствующей линии склеивания (Смирин, 1983). Параметры a и b определяли из уравнения $L_x = a \times D_x^b$, где L_x – длина тела особи при поимке, D_x – внешний диаметр голени. Для лучшего совпадения с данными промеров особей применяли поправку (Ryser, 1988):

$$L_i = L \times (L_x/L_{ex}),$$

где L_{ex} – длина тела, оцененная в возрасте x , т. е. при поимке. Ранее было показано существование различий в относительной скорости роста трубчатых костей в ширину не только между попу-

ляциями, но и между полами (см. обзор: Marunouchi et al., 2000). Наши данные (см. ниже) также позволили выявить подобные различия, поэтому параметры a и b определяли отдельно для каждой из популяций трех регионов, а также отдельно для самцов и самок. По рассчитанным длинам тела перед данной (L_{i+1}) и предыдущей (L_i) зимовками были вычислены ежегодные приросты: $L_{i+1} - L_i$, а по ним – скорость прироста за данный сезон: $(L_{i+1} - L_i)/t$, где t – средняя длительность теплого сезона в местообитании данной популяции, мес. Эта величина составила для популяций ЗБС 6 мес. (с начала апреля до начала октября), КО – 5 мес. (с конца апреля до конца сентября), ХМАО – 3.5 мес. (с конца мая до начала сентября).

Поскольку в популяциях ХМАО сбор материала проводили в течение всего теплого сезона, а в популяциях двух других регионов – только весной, до начала роста животных, темпы роста сравнивали на основании данных по рассчитанной длине тела.

Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.). Достоверность различий между популяциями (или между регионами) и между полами по среднему возрасту и по средней длине тела, а также по средней длине тела, рассчитанной для каждого данного возраста, и по средним значениям приростов оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы: популяция и пол, фиксированные эффекты) и последующих множественных сравнений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Возраст и длина тела по достижении половой зрелости

1.1. Различия между популяциями ХМАО

Во всех трех исследованных популяциях ХМАО значительная часть самок и самцов в возрасте более трех зимовок являются половозрелыми (табл. 1 и рис. 1), однако поскольку большинство этих особей собрано уже после сезона размножения, невозможно указать точное число особей, которые размножались впервые уже после 3-й зимовки. В популяции пос. Северный численность 4-летних самок даже превышала численность 3-летних (см. рис. 1). Межпопуляционных различий по средним возрастам между особями одного пола не выявлено, как среди неполовозрелых, так и среди половозрелых особей. Межпопуляционные различия по минималь-

Таблица 1

Межпопуляционные различия по длине тела и возрасту

Популяция	Пол	Группа	Признак						
			Измеренная длина тела, мм				Возраст, число зимовок		
			<i>n</i>	<i>x</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>x</i>	<i>min</i>	<i>max</i>
СОР	♀♀	sad	13	39.03	31.4	45.6	2.00		2
		ad	30	48.21	39.5	63.3	3.59	3	6
		вместе	43	45.29	31.4	63.3	3.10	2	6
	♂♂	sad	16	40.41	24.9	50.5	1.88	1	2
		ad	33	47.80	40.7	56.0	3.27	3	7
		вместе	49	45.39	24.9	56.0	2.82	1	7
СУ	♀♀	sad	1	43.00	43.0	43.0	2.00		2
		ad	9	50.89	43.0	59.0	4.00	3	6
		вместе	10	50.10	43.0	59.0	3.80	2	6
	♂♂	sad	6	35.83	21.0	47.0	1.67	1	2
		ad	6	50.00	42.0	54.0	3.33	3	4
		вместе	12	42.92	21.0	54.0	2.50	1	4
СЕВ	♀♀	sad	3	32.24	24.1	42.7	1.67	1	2
		ad	35	47.66	40.2	57.9	3.74	3	5
		вместе	38	46.44	24.1	57.9	3.58	1	5
	♂♂	sad	4	41.17	25.7	49.1	1.75	1	2
		ad	34	47.63	42.6	56.9	3.44	3	5
		вместе	39	46.89	25.7	56.9	3.23	1	5
ХМАО	♀♀	все ¹	91	46.37	24.1	63.3	3.40	1	6
	♂♂	все ¹	100	45.68	21.0	56.9	2.94	1	7
	♀♀	ad	74	48.28	39.5	63.3	3.73	3	6
	♂♂	ad	73	47.90	40.7	56.9	3.36	2	7
Киров	♀♀	ad	77	50.85	41.9	61.0	3.56	2	6
	♂♂	ad	103	50.99	42.0	61.0	3.17	2	5
ЗБС	♀♀	ad	280	55.73	45.7	65.0	4.09	2	10
	♂♂	ad	280	57.10	48.5	65.0	3.83	2	8

Примечание. *n* – объем выборки, *x* – среднее значение, *min* – минимальное значение, *max* – максимальное значение. Популяции: СОР – заказник «Сорумский», СУ – природный парк «Сибирские Увалы», СЕВ – пос. Северный. Группа: sad – неполовозрелые, ad – половозрелые, ¹ – объединенные данные по всем группам ХМАО. По средней длине тела все три популяции ХМАО достоверно не различаются между собой, и у самок, и у самцов обеих возрастных групп, одно исключение выделено серой заливкой. По средней длине тела все три региона достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов (при сравнении использовались ad из ХМАО). По среднему возрасту особи ЗБС достоверно больше особей двух других регионов, и у самок, и у самцов. Достоверные различия между самками и самцами (в пределах одной популяции или одного региона) выделены жирным шрифтом.

ному значению длины тела между особями одного пола были очень слабыми (см. табл. 1). Половых различий, как среди неполовозрелых, так и среди половозрелых особей в пределах каждой популяции не выявлено. Вместе с тем среднее значение возраста у половозрелых самок было ненамного (недостоверно) больше, чем у самцов той же популяции, что указывает на тенденцию созревания самцов в несколько более раннем возрасте.

Выявленные слабые (и недостоверные) межпопуляционные различия были основанием для объединения данных по всем трем популяциям ХМАО. Эти объединенные данные далее сравнивали с данными по двум другим исследованным регионам с большей продолжительностью теплого сезона (КО и ЗБС).

1.2. Различия между тремя регионами

В отличие от популяций ХМАО, в популяциях ЗБС и КО первое размножение может происходить не после 3-й, а уже после 2-й зимовки, причем не только у самцов, но и у самок (рис. 2 и см. табл. 1). Достижение половой зрелости в более позднем возрасте у особей ХМАО подтверждается их более длительным периодом сравнительно быстрого роста (табл. 2), о чем можно судить по большему увеличению костномозговой полости на поперечных срезах диафизов голени в виде более сильного увеличения костномозговой полости и, соответственно, более частой полной (или почти полной) резорбцией первой линии склеивания в периостальной части кости (рис. 3). Частичная резорбция линии

склеивания, соответствующая 1-й зимовке (настолько сильная, что измерить первую линию склеивания было невозможно), наблюдалась в популяциях ХМАО у 87% особей, в популяции КО – у 28%, в популяции ЗБС – у 44% (данные отдельно по самцам и самкам, а также по трем популяциям ХМАО приведены в табл. 2). Соответствующие данные по резорбции 2-й линии склеивания составили в популяциях ХМАО 29%, в популяции КО – 0%, в популяции ЗБС – 0.4%. Ко времени достижения половой зрелости особи из двух более южных регионов достигали больших значений минимальной длины тела, чем в популяциях ХМАО. Средние значения расчисленной длины тела после 2-, 3- и 4-й зимовки (см. табл. 2), и у самок, и у самцов достоверно различаются между тремя регионами, при этом средние значения у особей ЗБС были больше, чем у особей КО, а у тех, в свою очередь, – больше, чем у особей ХМАО. Учитывая, что особи ХМАО размножаются впервые после 3-й или после 4-й зимовки, можно сделать вывод, что половое созревание достигается у них настолько быстро, насколько позволяет их короткий сезон летней активности, несмотря на небольшие размеры, достигаемые к первому размножению.

2. Возрастное распределение и средний возраст

2.1. Различия между популяциями ХМАО

Анализ объединенных данных (неполовозрелые и половозрелые – см. рис. 1) не выявил принципиальных различий в возрастном распределении между тремя популяциями ХМАО. Единственной особенностью популяции поселка Северный было преобладание 4-летних особей среди самок, в то время как у самцов и у обоих полов двух других популяций модальный возрастной класс представлен 3-летними особями. По средним значениям возраста (см. табл. 1) и самки, и самцы трех популяций достоверно не различались между собой (как неполовозрелые, так и половозрелые). Влияние факторов «популяция» и «пол» было оценено с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами обоих факторов. Влияние на возраст обоих факторов и их взаимодействия было недостоверным у неполовозрелых особей (значения F -критерия и уровня значимости p составили, соответственно: «популяция» – $F = 1.24$ и $p = 0.30$; «пол» – 0.61 и 0.44; взаимодействие – 0.45 и 0.64). У половозрелых особей влияние по-

ловых различий было достоверным (соответственно, 0.45 и 0.70; 6.93 и 0.009; 0.31 и 0.73), что объясняется большим значением среднего возраста самок (различия у особей популяции природного парка «Сибирские Увалы» достоверны).

Для сравнения с выборками из двух других регионов данные по возрастам половозрелых особей из трех этих популяций были объединены в одну совокупность.

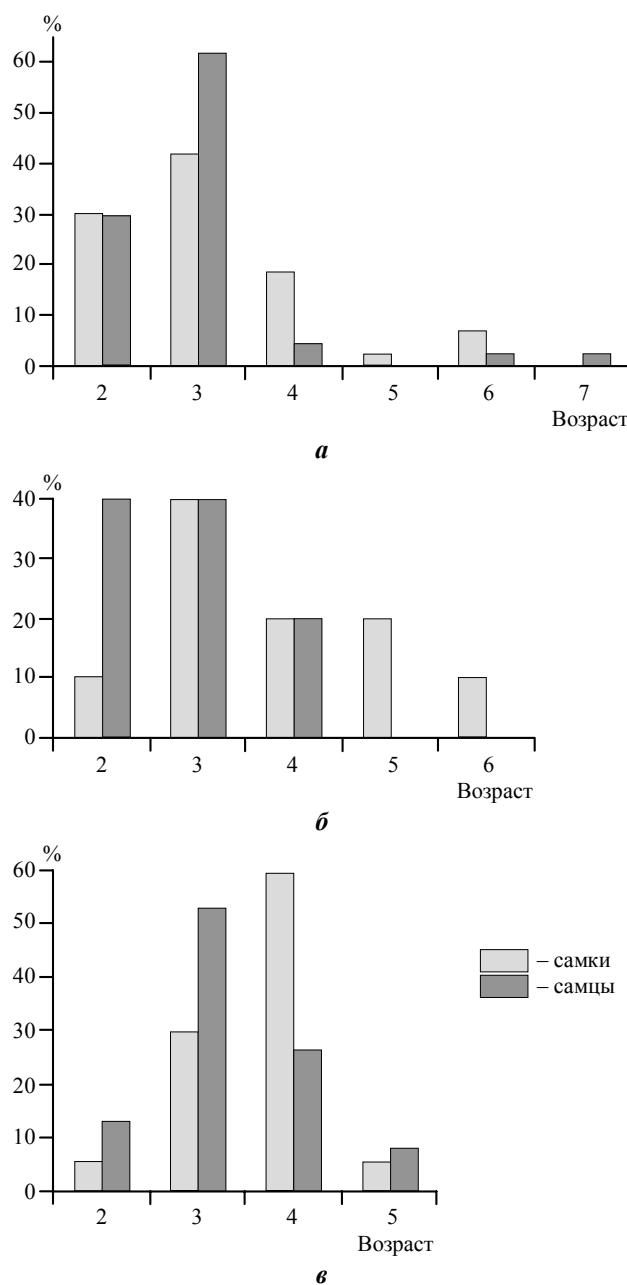


Рис. 1. Распределение возрастов в трех исследованных популяциях ХМАО, объединенные данные по неполовозрелым и половозрелым особям : а – заказник «Сорумский», б – природный парк «Сибирские Увалы», в – пос. Северный

2.2. Различия между тремя регионами

При сравнении данных по трем регионам для популяций ХМАО мы использовали данные только по половозрелым особям. В возрастном распределении обоих полов (см. табл. 1 и рис. 2)

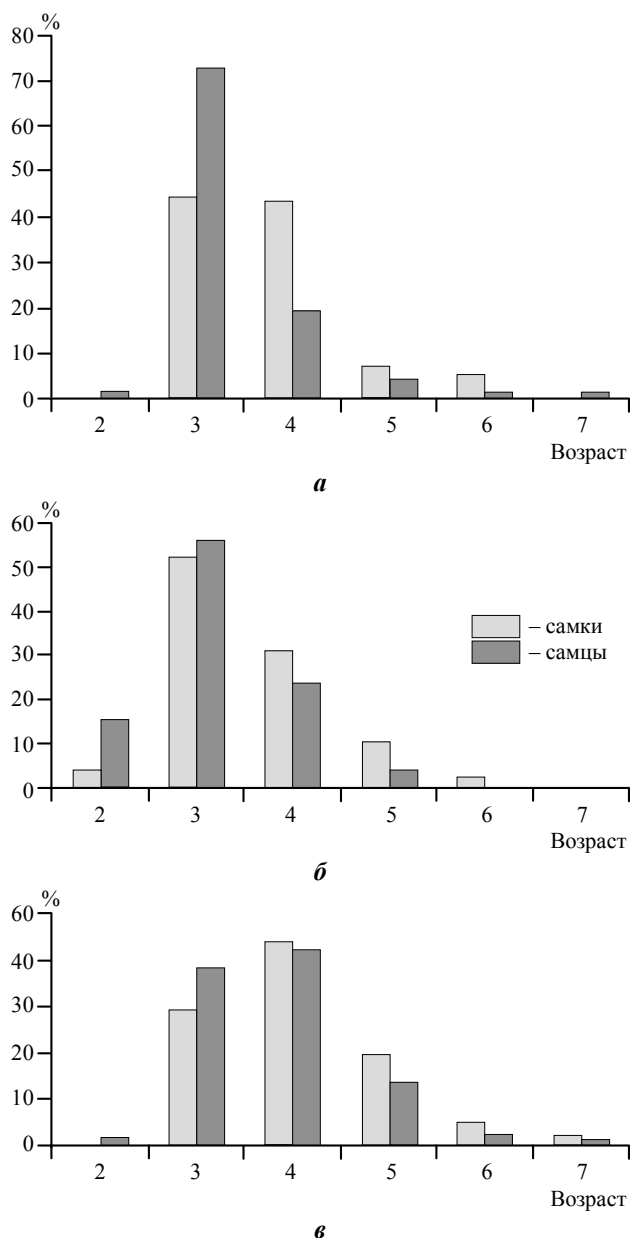


Рис. 2. Распределение возрастов половозрелых особей в популяциях трех регионов : *а* – популяции Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (объединенные данные по трем популяциям), *б* – популяция Кировской области, *в* – популяция Звенигородской биостанции (Московская область)

наблюдается преобладание 3-летних особей (наиболее отчетливо выраженное у самцов), поскольку, как уже отмечалось, большинство половозре-

лых особей было собрано не в период размножения, а позднее, в середине и конце лета.

Влияние факторов «регион» и «пол» было оценено с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с фиксированными эффектами обоих факторов. Влияние на возраст этих факторов было достоверным, а их взаимодействия – недостоверным (значения F -критерия и уровня значимости p составили соответственно: «регион» – $F = 34.81$ и $p = 0.00$; «пол» – 22.95 и 0.00 ; взаимодействие – 0.37 и 0.63). Средний возраст (и у самок, и у самцов) популяции ЗБС был достоверно больше, чем у особей двух других регионов. Направленность половых различий была сходной: самки популяций всех трех регионов были достоверно старше самцов.

3. Средняя длина тела

и зависимость длины тела от возраста

3.1. Различия между популяциями ХМАО

По средним значениям длины тела (см. табл. 1) и самки, и самцы трех популяций достоверно не различались (как неполовозрелые, так и половозрелые), максимальные и минимальные значения также были сходными. У неполовозрелых особей влияние на длину тела факторов «популяция» ($F = 0.50$; $p = 0.61$), «пол» ($F = 0.10$; $p = 0.75$) и их взаимодействия ($F = 1.56$; $p = 0.22$) было недостоверным, у половозрелых (соответственно, 2.35 и 0.10 ; 0.22 и 0.64 ; 0.07 и 0.94) – также недостоверным. Как и в случае анализа изменчивости возраста, данные по длине тела половозрелых особей из трех этих популяций были объединены для сравнения с выборками из двух других регионов.

Средняя длина тела, при которой особи уходят в 1-, 2- и 3-ю зимовку, достоверно не различается между тремя популяциями ХМАО (см. табл. 2, верхняя часть), однако в возрасте четырех лет и самки, и самцы заказника «Сорумский» становятся достоверно крупнее особей того же пола популяции поселка Северный. Половых различий не было выявлено ни в одном из возрастов и ни в одной из трех исследованных популяций.

3.2. Различия между тремя регионами

Влияние на длину тела фактора «регион» ($F = 321.7$; $p = 0.00$) было достоверным, фактора «пол» ($F = 1.4$; $p = 0.24$) – недостоверным, а их взаимодействия ($F = 3.7$; $p = 0.03$) – достоверным.

Таблица 2

Межпопуляционные различия по рассчитанной длине тела

Популяция	Пол	Возраст					
		1		2	3	4	5
		х	%	х	х	х	х
СОР	♀♀	26.33	11.63	35.96	42.63	49.88	52.53
	♂♂		0.00	36.92	43.44	51.21	52.58
СУ	♀♀	24.40	30.00	35.94	44.27	47.39	51.49
	♂♂	27.01	20.00	36.92	44.61	51.87	
СЕВ	♀♀	28.98	24.32	35.85	42.37	46.79	54.93
	♂♂	31.08	13.16	37.36	44.47	46.37	47.69
ХМАО	♀♀	27.40	18.89	35.92	42.71	47.77	52.94
	♂♂	29.92	7.37	37.12	44.02	48.13	49.65
КО	♀♀	25.76	88.31	40.43	48.48	53.31	56.01
	♂♂	27.13	59.22	43.00	50.63	53.55	58.07
ЗБС	♀♀	31.02	64.64	44.81	52.95	56.46	59.06
	♂♂	32.64	47.86	45.82	54.88	58.33	58.83

Примечание. х – среднее значение, % – доля особей, у которых полностью (или почти полностью) сохранилась и была измерена линия склеивания, соответствующая 1-й зимовке. Условные обозначения популяций см. табл. 1. По значению % особи ХМАО достоверно меньше двух других регионов, и у самок, и у самцов. По рассчитанной длине тела три популяции ХМАО достоверно не различаются между собой, и у самок, и у самцов обеих возрастных групп, кроме случаев, выделенных серой заливкой. По рассчитанной длине тела в возрасте 2, 3 и 4 лет особи трех регионов достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов, в возрасте 5 лет – тоже, кроме самцов ЗБС и КО.

Наиболее крупными размерами (см. табл. 1, нижняя часть) характеризовались особи более южного региона (ЗБС), наиболее мелкими – самого северного региона ХМАО). Достоверные половые различия (более крупные размеры самцов) были выявлены только у особей ЗБС, чем и объясняется недостоверное влияние фактора «пол», но достоверное влияние взаимодействия «регион» × «пол».

Средняя длина тела особей, уходящих в 1-ю зимовку, достоверно не различается между тремя регионами (см. табл. 2, нижняя часть). Однако уже ко времени ухода во 2-ю зимовку особи ЗБС достигают достоверно более крупных размеров, чем особи двух других регионов, а особи КО обгоняют особей ХМАО. Эти различия между регионами сохраняются по мере дальнейшего роста вплоть до 5-й зимовки. При этом следует учитывать сильные различия в длительности сезона активности в трех этих регионах (см. «Материал и методы»). Таким образом, особи северного региона (ХМАО) характеризуются мини-

мальными размерами в каждом из возрастов, однако причиной выявленных различий может быть не только сравнительно низкая скорость роста, но и короткий сезон активности, в течение которого происходит рост. Поэтому в следую-

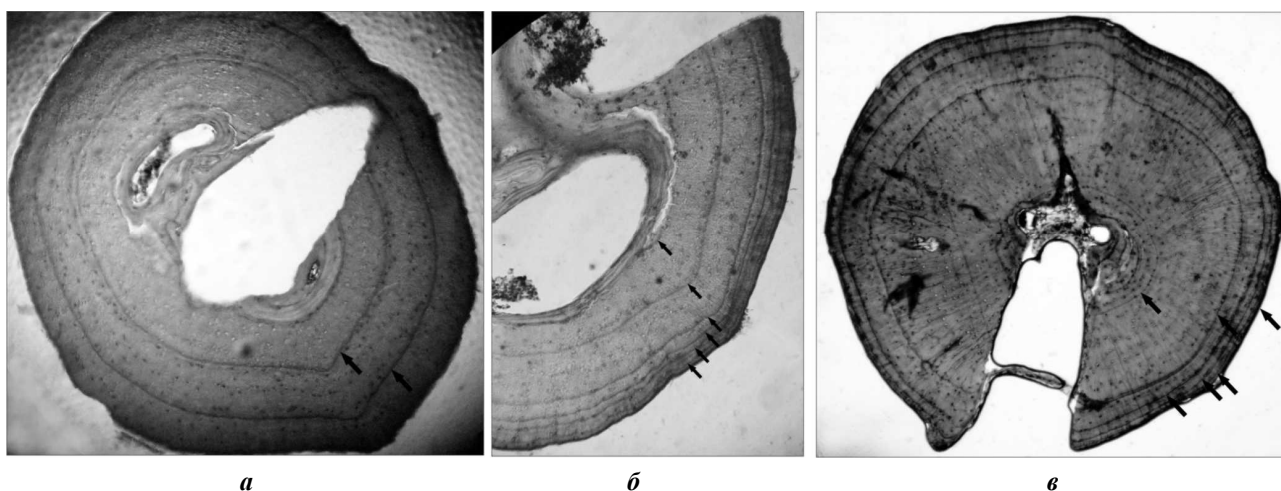


Рис. 3. Микрофотографии поперечных срезов середины диафизов голени: а – 3-летний самец из популяции заказника «Сорумский», стрелками отмечены линии, соответствующие 2-й и 3-й зимовкам; б – 6-летний самец из популяции заказника «Сорумский», стрелками отмечены линии, соответствующие 1-й – 6-й зимовкам; в – 6-летний самец из популяции ЗБС, стрелками отмечены линии, соответствующие 1-й – 6-й зимовкам. 6-й зимовке соответствует внешняя граница среза. Увеличение: 7 (окуляр) × 8 (объектив). Стрелками указаны линии склеивания

щем разделе анализируются различия в скорости роста между особями из трех регионов.

4. Темпы роста

4.1. Различия между популяциями ХМАО

Скорость роста между 1-й и 2-й зимовками была несколько выше у самок популяции заказника «Сорумский», чем у самок популяции поселка Северный, однако в более поздние периоды роста достоверных различий между популяциями не выявлено (см. табл. 3, верхняя часть). Половых различий в каждой из трех популяций также не выявлено.

4.2. Различия между тремя регионами

Максимальная скорость роста между 1-й и 2-й зимовками была выявлена у особей КО, а скорость роста особей самого северного (ХМАО) и самого южного региона (ЗБС) достоверно не различалась. Однако уже после 2-й зимовки особи ХМАО характеризовались максимальной скоростью роста, а скорость роста особей КО была достоверно выше, чем у особей ЗБС. Такое же соотношение темпов роста сохранялось в период между 3-й и 4-й зимовками, а также между 4-й и 5-й зимовками (в последнем случае достоверно только у самок). Такое преимущество в скорости роста особей ХМАО подтверждает сделанное ранее предположение (см. Введение) о том, что вблизи северной границы ареала темпы роста должны быть максимальными, а сравнительно мелкие размеры, характеризующие эту популяцию, – следствие только лишь короткого (в среднем) сезона активности.

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Межпопуляционная изменчивость остромордой лягушки в Западной Сибири вблизи северной границы ареала

У особей всех трех исследованных популяций ХМАО первое размножение происходит не ранее чем после 3-й зимовки. Различие между полами состоит в том, что самки чаще, чем самцы, размножаются после 4-й зимовки.

Анализ межпопуляционной изменчивости минимальных и средних значений длины тела и возраста у особей одного пола показал, что различия между тремя исследованными популяциями ХМАО наблюдаются крайне редко (см. Результаты). Единственное исключение состояло в том, среди 4-летних лягушек, и самки, и самцы

природного парка «Сибирские Увалы» были достоверно крупнее особей того же пола из популяции поселка Северный. Так же редко наблюдались и половые различия в пределах каждой из популяций. Исключением был существенно более высокий, чем у самцов, средний возраст самок популяции природного парка «Сибирские Увалы», что связано с выявленной общей тенденцией созревания самок в несколько более позднем возрасте. Выявленные слабые различия между тремя популяциями ХМАО, вероятно, обусловлены слабыми климатическими различиями их местообитаний.

Таблица 3

Межпопуляционные различия по скорости роста, мм/мес.

Популяция	Пол	v1-2	v2-3	v3-4	v4-5
СОР	♀♀	3.065	1.952	1.871	0.375
	♂♂		2.024	1.281	0.529
СУ	♀♀	2.562	2.549	1.396	0.852
	♂♂	1.465	2.498	1.421	
СЕВ	♀♀	1.958	2.009	1.446	0.639
	♂♂	2.275	2.202	1.033	0.596
ХМАО	♀♀	2.390	2.063	1.557	0.597
	♂♂	2.043	2.171	1.134	0.569
КО	♀♀	2.921	1.685	0.934	0.380
	♂♂	2.996	1.686	0.570	0.361
ЗБС	♀♀	2.407	1.357	0.554	0.225
	♂♂	2.396	1.528	0.551	0.219

Примечание. v1-2 – скорость роста между 1-й и 2-й зимовками (среднее значение); v2-3 – скорость роста между 2-й и 3-й зимовками; v3-4 – скорость роста между 3-й и 4-й зимовками; v4-5 – скорость роста между 4-й и 5-й зимовками. Условные обозначения популяций см. табл. 1. По показателю v1-2 все три популяции ХМАО достоверно не различаются между собой, и у самок, и у самцов, одно исключение выделено серой заливкой. По показателю v1-2 особи КО достоверно больше двух других, и у самок, и у самцов. По показателю v2-3 все три региона достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов. По показателю v3-4 все три региона достоверно различаются между собой, и у самок, и у самцов, кроме самцов ЗБС и КО. По показателю v4-5 у самок все три региона достоверно различаются между собой, у самцов – различаются только ЗБС и ХМАО.

Во всех трех исследованных популяциях ХМАО особи старше 4 лет (т.е. возраста первого размножения) встречаются редко, а, следовательно, большинство особей размножается не более двух раз. Высокая гибель может быть обусловлена, среди прочего, и экстремальными условиями зимовок: согласно нашим наблюдениям в Сорумском заказнике, и неполовозрелые и

взрослые лягушки зимуют в водоёмах, в том числе и в используемых весной для размножения. В условиях сильного промерзания верхнего слоя почвы зимовка в воде более выгодна, чем на суше (см. обзор: Ляпков, 1997), однако часть водоёмов может промерзнуть полностью, и в них гибель лягушек должна быть также высокой. Другая возможная причина более высокой гибели взрослых лягушек связана с их более ранним выходом из зимовки и менее осторожным поведением во время размножения (особенно самцов), что делает их легкой добычей хищников (см. обзор: Ляпков и др., 2007).

2. Различия между популяциями ХМАО и более южными популяциями

Как уже отмечалось, большая часть особей из ХМАО была собрана после размножения, в течение теплого сезона, вплоть до ухода в зимовку. Во всех трех популяциях ХМАО модальным возрастным классом были 3-летние особи (за исключением самок популяции пос. Северный – см. Результаты). Очевидно, не все особи, которые зимовали 3 раза, могли участвовать в размножении. В целом по возрастному распределению популяции ХМАО более сходны с популяцией КО: популяции этих регионов, в отличие от ЗБС, характеризуются сравнительно низкой долей особей старше 4 лет (см. рис. 2). Это отличие популяции ЗБС от популяций двух других регионов указывает на более высокую смертность старших возрастов не только в популяциях ХМАО, но и КО. Наиболее вероятной причиной является сравнительно высокая гибель взрослых особей популяции КО во время зимовки (поскольку они зимуют на суше, а температурный режим менее благоприятен, чем в Московской обл.), а также в нерестовых водоёмах (согласно нашим наблюдениям, охотящиеся весной на взрослых лягушек хищные птицы и млекопитающие более обильны, чем в Московской обл.). С другой стороны, небольшое преобладание 4-летних особей над 3-летними в популяции ЗБС указывает на то, что даже в этой популяции со сравнительно длительным сезоном активности существенная часть особей размножается впервые после 4-й, а не после 3-й зимовки (подробнее см.: Ляпков и др., 2007). Такое позднее достижение половой зрелости может быть связано с особенностями местообитаний популяции ЗБС: недостатком водоемов с благоприятными условиями личиночного развития, сравнительно поздним завершением метаморфоза, а также

плотностно-зависимой скоростью постметаморфозного роста (Ляпков и др., 2006, 2007). Таким образом, только лишь возрастных характеристик (возраста первого размножения, среднего возраста и доли особей старших возрастов) недостаточно для выявления межпопуляционных различий. Поэтому для выявления различий между тремя регионами мы использовали также данные по длине тела и темпам роста.

Из-за различий в сроках сбора материала прямое сравнение по длине тела особей ХМАО и популяций КО и ЗБС (собранных весной во время размножения) было бы некорректным, и единственным способом получения сравнимых результатов было проведение обратного расчисления длины тела особей ХМАО, соответствующей прекращению роста в связи с последней и каждой из предыдущих зимовок. Таким образом, собранный вне сезона размножения материал можно использовать для сравнения с особями, собранными во время размножения, только с применением метода обратного расчисления длины тела по данным скелетохронологии.

Наибольшее сходство в размерах между популяциями трех регионов наблюдается ко времени ухода в первую зимовку. Рассчитанные сравнительно крупные размеры особей ХМАО перед 1-й зимовкой подтверждаются данными по промерам особей незадолго до ухода в первую зимовку в заказнике «Сорумский» (от 19.0 до 24.1 мм, среднее 21.15 мм – Стариков, Матковский, 2008). Такие сравнительно крупные размеры (учитывая небольшую длительность сезона постметаморфозного роста) объясняются сравнительно крупными размерами особей, завершивших метаморфоз (от 14.1 до 17.8 мм, среднее 16.0 мм). Завершившие метаморфоз особи КО характеризовались более мелкими размерами, а особи ЗБС – такими же размерами, как у особей ХМАО, однако уже перед первой зимовкой особи ЗБС (Ляпков и др., 2009) были несколько крупнее (недостаточно), чем особи КО и ХМАО. Перед 2-й зимовкой соотношение средних для трех регионов размеров устанавливается в соответствии с длительностью сезона активности: максимальное значение – у особей ЗБС, минимальное – у особей ХМАО. Это соотношение сохраняется и у особей более старших возрастов, вплоть до ухода в 5-ю зимовку.

В противоположность выявленным размерным различиям между регионами особи популяций ХМАО обладают более высокими темпами роста (см. табл. 3). Скорость роста между

1-й и 2-й зимовками у этих особей меньше, чем у особей двух более южных популяций, однако в следующем сезоне (между 2-й и 3-й зимовками) их скорость роста остается такой же высокой, как в предыдущем активном сезоне, и достоверно превышает таковую популяций КО и ЗБС, причем скорость роста особей ЗБС ниже, чем у особей КО. Очевидно, причиной такого сильного замедления скорости роста является половое созревание особей этих двух более южных популяций. Такое же соотношение наблюдалось и в следующем сезоне (между 3-й и 4-й зимовками), что также подтверждает более поздний возраст первого размножения у большинства особей ХМАО.

Рассмотренные различия между тремя регионами не только по размерам, достигнутым ко времени ухода на зимовку, но и по скорости приростов в каждом из сезонов активности, позволяют выявить ряд особенностей популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала. Максимально высокая скорость роста наблюдалась у особей популяций ХМАО, местообитания которых характеризуются самым коротким сезоном активности. Аналогичные данные были получены при сравнении популяции травяной лягушки Полярного Урала с более южными популяциями (Ishchenko, 2005). Следовательно, такие отличия от популяций более южных регионов представляют собой изменчивость, направленную против градиента условий внешней среды, и, согласно общепринятым представлениям (см. обзор: Conover et al., 2009), такая изменчивость адаптивна и формируется под действием отбора на ускорение темпов постметаморфозного роста и развития в северной части ареала (подробнее – Ляпков и др., 2009). Можно предположить, что в случае отсутствия различий по скорости роста между северными и более южными популяциями, особи популяций ХМАО достигали бы половой зрелости еще позднее – после 4-й или 5-й зимовки. Далее, поскольку возрастная гибель в популяциях ХМАО остается высокой (особи старше 4 лет встречаются редко), численность размножающей части популяции оставалась бы сравнительно низкой. Таким образом, максимально высокая скорость роста обеспечивает особям ХМАО сравнительно быстрое достижение половой зрелости и тем самым – относительно высокую численность популяций.

3. Общие закономерности географической изменчивости среднепопуляционных размеров и выраженности размерных половых различий

У травяной лягушки нелинейное изменение среднепопуляционных значений длины тела по мере продвижения на север впервые было выявлено (Laugen et al., 2005) в результате анализа 12 шведских популяций, населяющих местообитания, из которых два наиболее удаленных друг от друга различались по широте на 14 градусов (самое южное – 55°30' с.ш., самое северное – 69°03' с.ш.). Максимум средней длины тела был отмечен у популяции, обитающей на 64° с.ш. Данные по наиболее северной из этих 12 популяций были также сопоставлены с данными по популяциям из Румынии, т.е. из южной части ареала (Bancila et al., 2009), что позволило авторам сделать вывод о соответствии характера изменчивости размеров правилу Бергмана, причем только у неполовозрелых, но не у взрослых особей. Однако в этом исследовании возраст особей не определяли и возможные сильные возрастные различия между южными и северными популяциями не учитывали. Изменчивость длины тела, возрастного состава, темпов роста и демографических характеристик были исследованы также в ряде западноевропейских равнинных и горных (на высотах до 2300 м н.у.м.) популяциях травяной лягушки (Miaud et al., 1999), но выраженных закономерностей не обнаружено.

Выявленные нами при сравнении популяций трех регионов различия не только по скорости роста и возрасту первого размножения, но и по возрастному составу и среднему возрасту позволяют установить причины такого нелинейного изменения средних размеров половозрелых особей бурых лягушек. Максимальные значения среднепопуляционной длины тела были выявлены у остромордой лягушки в центре умеренной зоны (ЗБС и Брянской обл.), т.е. при сравнительно длительном сезоне активности и высоких значениях среднего возраста (Ляпков и др., 2010 а). Популяции со сравнительно крупными в среднем половозрелыми особями могут встречаться и в южной части ареала, при условии сравнительно высокой доли старших возрастов в возрастном распределении половозрелых лягушек (Ляпков и др., 2010 б), однако в большинстве случаев в южных популяциях наблюдались сравнительно мелкие размеры из-за более раннего наступления половой зрелости (у большинства особей уже после 2-й зимовки) и сравнительно низкой доли особей старше 3 лет (Ляпков и

др., 2010 а). Литературные данные по популяциям европейской части ареала подтверждают наличие такой тенденции изменения средних размеров, а также увеличения межпопуляционной изменчивости размеров в южных регионах (см. обзор: Ляпков и др., 2010 а). В пользу такого увеличения изменчивости указывают и данные по размерам остромордых лягушек шести популяций северо-запада Румынии (Sas et al., 2007): в двух из них были отмечены максимальные (из известным нам по литературным данным) значения средних размеров у обоих полов (средняя длина тела 68.14 мм у самок и 69.08 мм у самцов, для сравнения см. данные по другим южным популяциям: Ляпков и др., 2010 а), в двух других – сходные с популяцией ЗБС, а у остальных – существенно более мелкие размеры, сходные с популяциями КО и ХМАО. С другой стороны, в более северных (чем ЗБС) популяциях наблюдаются более мелкие размеры, достигаемые к концу каждого из сезонов активности (даже вопреки более высокой скорости роста), что приводит к более мелким средним размерам, причем и в тех случаях, когда средний возраст существенно не уменьшается. Выявленной тенденции полностью соответствуют данные по росту популяции остромордой лягушки южного Ямала, т.е. также вблизи северной границы ареала (Ishchenko, 2005), причем, судя по возрастному распределению (Ishchenko, 1996), большинство особей этой популяции достигают половой зрелости после 4-й или даже 5-й зимовки. Таким образом, у остромордой лягушки средние для популяций размеры половозрелых особей снижаются по мере уменьшения длительности сезона активности, т.е. в направлении от центральной части ареала к северной границе, в то время как в направлении к южной границе ареала такого закономерного снижения размеров не наблюдается. Выявленный характер географической изменчивости не соответствует правилу Бергмана, а также полностью не совпадает с предложенным П. В. Терентьевым (1951) «правилом оптимума».

Как уже отмечалось, одной из основных причин половых различий в размерах принято считать половые различия в возрастном составе. Так, при исследовании шведских популяций травяной лягушки (Laugen et al., 2005) особенно сильные половые различия длины тела наблюдались в более высоких широтах, где средний возраст самок был существенно выше, чем у самцов. С другой стороны, известно, что самцы ста-

новятся крупнее самок благодаря более высоким темпам роста в период между завершением метаморфоза и первым размножением, причем у остромордой лягушки эти различия выявлены среди особей, относящихся к каждой из исследованных генераций популяции ЗБС (Ляпков и др., 2007, 2008). Как следствие половых различий в темпах постметаморфозного роста, формируются различия и в возрастном составе: в исследованных нами популяциях остромордой лягушки центра и юга умеренной зоны (Ляпков и др., 2010 а) самцы чаще, чем самки, достигают половой зрелости в возрасте 2 и 3 лет, поэтому в среднем самцы моложе.

Сравнение популяций трех различных регионов показало, что выраженность размерных половых различий также изменяется по мере уменьшения длительности сезона активности. В центральной части ареала ежегодные приросты самцов превышают таковые у самок, поэтому средние размеры самцов достоверно больше, чем у самок, даже несмотря на тенденцию к более высокому среднему возрасту самок (Ляпков и др., 2007). В направлении от центральной части ареала к северной границе у обоих полов наблюдаются более мелкие размеры, достигаемые к концу каждого из сезонов активности, ослабевают половые различия по скорости роста, но сохраняются различия по возрасту (самки в среднем старше). В результате этих изменений в более северных популяциях половые различия по средней длине тела практически полностью нивелируются. Следует также отметить, что, согласно литературным данным, в южных популяциях европейской части ареала наблюдаются как более крупные размеры самцов, так и отсутствие половых различий, а в редких случаях – более крупные размеры самок (см. обзор: Ляпков и др., 2010 а).

ВЫВОДЫ

1. Различия между тремя исследованными популяциями ХМАО по средним значениям возраста и длины тела, а также по возрасту и длине тела по достижении половой зрелости незначительны, вероятно, вследствие слабых климатических различий между их местообитаниями.

2. Популяции остромордой лягушки северной тайги (в пределах ХМАО) можно рассматривать в качестве единой географической (северо-таёжной) популяции.

3. Вблизи северной границы ареала остромордой лягушки в Западной Сибири первое раз-

множение происходит либо уже после 3-й, либо после 4-й зимовки.

4. Особи возраста старше 4 лет встречаются в популяциях ХМАО редко, и это означает, что большинство особей размножаются не более 2 раз. Высокая возрастная гибель может быть обусловлена экстремальными для вида условиями зимовок.

5. Данные, полученные по особям, собранным в течение сезона активности (позднее периода размножения), можно использовать для сравнения с данными, собранными во время размножения, но только применив метод обратного расчисления длины тела.

6. Выявленная максимально высокая скорость роста у особей ХМАО представляет собой изменчивость, направленную против градиента условий внешней среды. Такая скорость роста обеспечивает особям ХМАО достижение половой зрелости в том же возрасте, что и у особей более южных популяций, хотя и при более мелких размерах.

7. Средние для популяций размеры половозрелых особей снижаются по мере уменьшения длительности сезона активности в их местобитаниях.

8. Выраженность размерных половых различий также снижается по мере сокращения сезона активности, т.е. в направлении к северной границе ареала вида.

Благодарности

Авторы благодарны Ю. А. Кабардиной за помощь в измерениях срезов у особей популяций ЗБС и КО, собранных в 1998 – 2000 гг., и Э. М. Смириной за консультации по вопросам определения возраста, а также за ценные замечания и дополнения к тексту рукописи статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-81027 и 10-04-90042).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ищенко В. Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М. : Наука. 148 с.
- Ляпков С. М. 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. Т. 76, вып. 3. С. 356 – 363.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85, вып. 9. С. 1128 – 1142.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. Т. 86, вып. 4. С. 475 – 491.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биологии. Т. 69, № 1. С. 25 – 43.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Корзун Е. В., Новицкий Р. В. 2009. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Совр. герпетология. Т. 9, вып. 3/4. С. 103 – 121.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Марченковская А. А., Мисюра А. Н., Гаско В. Я. 2010 а. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах : сб. науч. ст. / под ред. Т. Н. Дуйсебаевой / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия ; Союз охраны птиц Казахстана. Алматы. С. 150 – 165.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2010 б. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журн. общ. биологии. Т. 71, № 4. С. 337 – 358.
- Смирина Э. М. 1980. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни // Зоол. журн. Т. 59, вып. 12. С. 1831 – 1840.
- Смирина Э. М. 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. Т. 62, вып. 3. С. 437 – 444.
- Стариков В. П., Матковский А. В. 2008. Экологические аспекты размножения и развития остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в условиях северной тайги Западной Сибири // Северный регион. Сургут : Изд-во Сургут. гос. ун-та. С. 48 – 56.
- Терентьев П. В. 1951. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56, № 2. С. 14 – 23.
- Adams D. C., Church J. O. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule // Evolution. Vol. 62, № 2. P. 413 – 420.
- Ashton K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? // Canadian J. of Zoology Zool. Vol. 80, № 4. P. 708 – 716.
- Bancila R. I., Plaiasu R., Cogalniceanu D. 2009. Effect of latitude and altitude on body size in the common frog (*Rana temporaria*) populations // Studiisi Cercetari Biologie. Vol. 17. P. 43 – 46.
- Berven K. A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experi-

mental analysis of life history traits // *Evolution* Vol. 36, № 5. P. 962 – 983.

Conover D. O., Duffy T. A., Hice L. A. 2009. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients. Reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradients variation // *Annals of the New York Academy of Sciences*. Vol. 1168, № 6. P. 100 – 129.

Ishchenko V. G. 1996. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // *Rus. J. of Herpetology*. Vol. 3, № 2. P. 143 – 151.

Ishchenko V. G. 2005. Growth of brown frogs of fauna of Russia : some problems of study of growth in amphibians // *Rus. J. Herpetol. Suppl. Herpetologia Petropolitana* : Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. P. 153 – 157.

Laugen A. T., Laurila A., Jönsson K. I., Soderman F., Merilä J. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 7, № 5. P. 717 – 731.

Leclair R. Jr., Leclair M. H., Dubois J., Daoust J.-L. 2000. Age and size of wood frogs, *Rana sylvatica*, from Kuujjuarapik, northern Quebec // *Canadian Field-Naturalist*. Vol. 114, № 3. P. 381 – 387.

Lyapkov S. M. 2008. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // *Zeitschrift für Feldherpetologie*. Vol. 13, supplement : Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. P. 113 – 120.

Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal

bones : an assessment using data for *Rana japonica* // *Current Herpetology*. Vol. 19, № 2. P. 81 – 89.

Miaud C., Guyétant R., Elmberg J. 1999. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura) : a literature review and new data from the French Alps // *J. Zoology*, London. Vol. 249, № 1. P. 61 – 73.

Monnet J.-M., Cherry M. I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans // *Proc. of the Royal Society of London. Ser. B*. Vol. 269, № 1507. P. 2301 – 2307.

Morrison C., Hero J.-M. 2003. Geographic variation in the life-history characteristics of amphibians: a review // *J. Animal Ecology*. Vol. 72, № 2. P. 270 – 279.

Olalla-Tarraga M. A., Rodriguez M. A. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America : anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 16, № 5. P. 606 – 617.

Ryser J. 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeleto-chronology // *J. Zoology*, London. Vol. 216, № 4. P. 673 – 685.

Stillwell R. C. 2010. Are latitudinal clines in body size adaptive? // *Oikos*. Vol. 119, № 9. P. 1387 – 1390.

Sas I., Kovacs E.-H., Szeibel N., Radu N.-R., Toth A., Ferenti S. 2007. The populations of *Rana arvalis* Nills. 1842 from the Ier Valley (The Western Plain, Romania), Part II : sex ratio and body size distribution of some populations // *Herpetologica Romanica*. Vol. 1. P. 38 – 44.

Watt C., Mitchell S., Salewski V. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster? // *Oikos*. Vol. 119, № 1. P. 89 – 100.

POSTMETAMORPHIC GROWTH RATE AND AGE COMPOSITION IN *RANA ARVALIS* POPULATIONS NEAR THE NORTHERN LIMIT OF ITS RANGE ACCORDING TO SKELETOCHRONOLOGICAL DATA

A. V. Matckovskiy¹, S. M. Lyapkov², and V. P. Starikov¹

¹ *Surgut State University*

1 Lenina Prosp., Surgut 628412, Russia

² *Moscow State University*

Leninsky Gory, Biological Faculty, Moscow 119992, Russia

E-mail: lyapkov@mail.ru

Among-population differences in the age composition and body length were studied in three *Rana arvalis* populations inhabiting the Khanty-Mansiyskiy Avtonomnyy Okrug – Yugra (KMAO) near the northern limit of the West-Siberian part of the range. These three populations were compared with those of two southern regions in European Russia (Moscow and Kirov regions). Skeletochronology was used for age determination and back-calculation of the body length at every wintering. The differences among the three KMAO populations in average age and body length as well as in age and body length at maturity were insignificant. The first reproduction in the KMAO populations occurred after the 3rd wintering but frequently after the 4th one. The frogs of five years and older were rare, which indicated semelparity in most individuals. The higher adult mortality was apparently due to extremal wintering conditions and predation during the reproduction season. The maximum growth rate in the KMAO populations is necessary for earlier maturation and appears as a result of counter-gradient selection. The growth rate was somewhat lower in the Kirov regional population than in the KMAO populations, and was the lowest in the Moscow regional population. The body length at the first wintering (as well as at every subsequent one) was, however, maximal and minimal in the southern population (in the Moscow region) and in the KMAO populations, respectively. The population averages of adult body length decreased with the decrease of the activity season. The maximum sexual differences in body length were revealed in the Moscow region but no such differences were revealed in the KMAO populations. At the same time, the sexual differences in average adult age (with females older than males in every population) remained with the decrease of the activity season.

Key words: *Rana arvalis*, age composition, growth rate, among-population and geographic variation, sexual size dimorphism, skeletochronology, back-calculation of body length, counter-gradient selection.