

# Содержание

<i>Предисловие</i> .....	12
<i>Введение</i> .....	13
<i>Благодарности</i> .....	16
<b>Глава I. Материал и методика</b> .....	17
I.1. Краткое описание исследованных популяций остромордых и травяных лягушек и их местообитаний.....	17
I.2. Методика.....	24
<b>Глава II. Географическая изменчивость возрастного состава, длины тела и темпов постметаморфозного роста</b> .....	30
II.1. Литературные данные: введение.....	31
II.2. Литературные данные: остромордая лягушка.....	33
II.2.1. Географическая изменчивость возрастного состава и средних для популяций значений возраста и ее вклад в различия между популяциями по длине тела.....	35
II.2.2. Закономерности географической изменчивости длины тела, с учетом изменчивости возрастного состава.....	37
II.2.3. Географическая изменчивость направленности и выраженности половых различий по возрасту и длине тела.....	41
II.3. Литературные данные: травяная лягушка.....	45
II.3.1. Географическая изменчивость возрастного состава и средних для популяций значений возраста и ее вклад в различия между популяциями по длине тела.....	48
II.3.2. Закономерности географической изменчивости длины тела, с учетом изменчивости возрастного состава.....	51
II.3.3. Географическая изменчивость направленности и выраженности половых различий по возрасту и длине тела.....	55
II.4. Результаты: остромордая лягушка.....	59
II.4.1. Географическая изменчивость возрастного состава, возраста первого размножения и среднепопуляционных значений возраста.....	59
II.4.2. Межпопуляционные различия скорости ежегодных приростов и средневозрастных значений длины тела.....	64
II.4.3. Межпопуляционные различия по длине тела и закономерности ее географической изменчивости.....	78
II.4.4. Половые различия по возрасту, скорости ежегодных приростов, длине тела и закономерности географической изменчивости направленности и выраженности этих различий.....	80
II.4.5. Обсуждение.....	82

II.5. Результаты: травяная лягушка.....	88
II.5.1. Географическая изменчивость возрастного состава, возраста первого размножения и среднепопуляционных значений возраста.....	88
II.5.2. Межпопуляционные различия скорости ежегодных приростов и средневозрастных значений длины тела .....	94
II.5.3. Межпопуляционные различия по длине тела и закономерности ее географической изменчивости.....	107
II.5.4. Половые различия по возрасту, скорости ежегодных приростов, длине тела и закономерности географической изменчивости направленности и выраженности этих различий .....	109
II.5.5. Обсуждение .....	111
II.6. Сравнение двух видов.....	117
II.6.1. Закономерности географической изменчивости, сходные у двух видов.....	117
II.6.2. Различия между видами .....	120
II.6.3. Климатическая температура и другие факторы межпопуляционной изменчивости возрастного состава и размеров бесхвостых амфибий .....	123
II.7. Основные итоги главы II .....	124
<b>Глава III. Географическая изменчивость репродуктивных характеристик.....</b>	<b>126</b>
III.1. Остромордая лягушка.....	127
III.1.1. Особенности изменчивости репродуктивных характеристик самок каждой из исследованных популяций остромордой лягушки.....	127
III.1.2. Межпопуляционные различия по репродуктивным характеристикам и по характеру их зависимости от возраста и длины тела.....	141
III.1.3. Популяционные особенности взаимосвязей репродуктивных характеристик.....	146
III.1.4. Сопоставление репродуктивных характеристик с приростами .....	150
III.1.5. Обсуждение .....	151
III.2. Травяная лягушка.....	167
III.2.1. Особенности изменчивости репродуктивных характеристик самок каждой из исследованных популяций травяной лягушки .....	167
III.2.2. Межпопуляционные различия по репродуктивным характеристикам и по характеру их зависимости от возраста и длины тела.....	178
III.2.3. Популяционные особенности взаимосвязей репродуктивных характеристик.....	182
III.2.4. Сопоставление репродуктивных характеристик с приростами .....	185
III.2.5. Обсуждение .....	187
III.3. Итоги главы III .....	198
III.3.1. Сопоставление репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек: сходство.....	198
III.3.2. Сопоставление репродуктивных характеристик травяной и остромордой лягушек: различия.....	200

---

Глава IV. Заключение.....	203
IV.1. Сопоставление травяной и остромордой лягушек по размерам, темпам постметаморфозного роста и репродуктивным характеристикам.....	203
IV.2. Выводы.....	204
Список литературы.....	206

# Contents

<i>Foreword</i> .....	12
<i>Introduction</i> .....	13
<i>Acknowledgements</i> .....	16
<b>Chapter I. Materials and Methods</b> .....	17
I.1. Brief description of the studied <i>Rana arvalis</i> and <i>R. temporaria</i> populations and their habitats .....	17
I.2. Methods .....	24
<b>Chapter II. Geographic variation in age distribution, body length, and postmetamorphic growth rates</b> .....	30
II.1. Literature data: introduction.....	31
II.2. Literature data: <i>Rana arvalis</i> .....	33
II.2.1. Geographic variation in age distribution and population mean age, and its contribution to differences in body length between populations .....	35
II.2.2. Patterns of geographical variation in body length, taking into account the variation of the age composition .....	37
II.2.3. Geographical variation in the direction and intensity of sex differences in age and body length .....	41
II.3. Literature data: <i>Rana temporaria</i> .....	45
II.3.1. Geographic variation in age distribution and population mean age, and its contribution to differences in body length between populations .....	48
II.3.2. Patterns of geographical variation of body length, taking into account the variation of the age composition .....	51
II.3.3. Geographical variation in the direction and intensity of sex differences in age and body length .....	55
II.4. Results: <i>Rana arvalis</i> .....	59
II.4.1. Geographic variation in age distribution, age at first reproduction and population mean age .....	59
II.4.2. Among-population differences in annual body length increment rate and age-specific body length means .....	64
II.4.3. Among-population differences in body length and patterns of its geographical variation .....	78
II.4.4. Sexual differences in age, annual body length increment rate, body length and trends of geographical variation in the direction and intensity of these sex differences .....	80
II.4.5. Discussion .....	82
II.5. Results: <i>Rana temporaria</i> .....	88
II.5.1. Geographic variation in age distribution, age at first reproduction and population mean age .....	88
II.5.2. Interpopulation differences in annual body length increment rate and age-specific body length means .....	94

II.5.3. Interpopulation differences in body length and patterns of its geographical variation .....	107
II.5.4. Sexual differences in age, annual body length increment rate, body length and trends of geographical variation in the direction and intensity of these sex differences .....	109
II.5.5. Discussion .....	111
II.6. Comparisons of two species .....	117
II.6.1. Patterns of geographical variation similar in two species .....	117
II.6.2. Различия между видами .....	120
II.6.3. Climatic temperature and other factors of interpopulation variation in the age composition and body size of anurans .....	123
II.7. Main results of the chapter II .....	124
<b>Chapter III. Geographic variation in reproductive characters .....</b>	<b>126</b>
III.1. <i>Rana arvalis</i> .....	127
III.1.1. Features of the variation in the reproductive characteristics of females of each of the studied <i>R.arvalis</i> populations .....	127
III.1.2. Interpopulation differences in reproductive characteristics and its dependence on age and body length.....	141
III.1.3. Population features of the relationship between reproductive characteristics .....	146
III.1.4. Revealing the relationship of reproductive characteristics with annual body length increments .....	150
III.1.5. Discussion.....	151
III.2. <i>Rana temporaria</i> .....	167
III.2.1. Features of the variation in the reproductive characteristics of females of each of the studied <i>R. temporaria</i> populations .....	167
III.2.2. Interpopulation differences in reproductive characteristics and its dependence on age and body length.....	178
III.2.3. Population features of the relationship between reproductive characteristics .....	182
III.2.4. Revealing the relationship of reproductive characteristics with annual body length increments .....	185
III.2.5. Discussion.....	187
III.3. Main results of the chapter III.....	198
III.3.1. Comparison of reproductive characteristics of <i>Rana arvalis</i> and <i>R.temporaria</i> : similarity.....	198
III.3.2. Comparison of reproductive characteristics of <i>Rana arvalis</i> and <i>R.temporaria</i> : differences .....	200
<b>IV. Conclusion .....</b>	<b>203</b>
IV.1. Comparison of <i>Rana arvalis</i> and <i>R.temporaria</i> in body length, postmetamorphic growth rate, and reproductive characteristics .....	203
IV.2. Conclusions.....	204
<b>References .....</b>	<b>206</b>

# Предисловие

Предлагаемая читателю книга посвящена исследованию внутри-, межпопуляционной и географической изменчивости возрастного состава, постметаморфозного роста, размеров взрослых особей, и половых различий по этим характеристикам, а также репродуктивных характеристик самок, и их взаимосвязи с возрастом и размерами самок. В качестве сравниваемых, выбраны два широкоареальных евразийских вида, остромордая и травяная лягушки. Исследование возрастного состава, роста и размеров двух этих видов проведено с целью выявления возможных онтогенетических и эволюционных механизмов формирования внутри- и межпопуляционной изменчивости.

Исследование автора основано на многолетнем изучении возрастного состава, размеров и репродуктивных характеристик ряда популяций остромордой и травяной лягушек, из различных регионов их обширных ареалов, сильно различающихся длительностью сезонов активности, что является важным фактором, формирующим особенности каждой из исследованных популяций.

До настоящего времени, существует лишь небольшое число исследований по скелетохронологии, целью которых является не только определение точного возраста, но и получение ретроспективных оценок длины тела и величины и скорости ежегодных приростов. Также довольно редко проводятся комплексные исследования популяционной экологии амфибий, включающих в себя изучение не только демографических, но и репродуктивных характеристик. Кроме того, существует немного исследований внутривидовой изменчивости амфибий путем сравнения ряда популяций из различных регионов по демографическим и репродуктивным характеристикам.

Автор надеется, что все эти пробелы будут хотя бы частично закрыты изданием предлагаемой книги.

# Введение

Одним из главных разделов эволюционной биологии традиционно считается исследование географической изменчивости животных, и объектом такого изучения являются как общие размеры особей выбранных видов и популяций, так и отдельные морфологические признаки, имеющие большое значение для выживания и репродукции, т.е. представляющих собой компоненты приспособленности. Не меньший интерес заключается в выявлении обуславливающих формирование этих признаков причин, таких как внешние факторы, а также онтогенетические механизмы. Среди экотермных позвоночных, широкоареальные виды амфибий уже давно принято относить к наиболее удобным объектам таких исследований, благодаря их зависимости от внешних факторов среды и их высокой пластичности. Кроме географической изменчивости размеров и морфологических признаков, также общепринято изучение возрастного состава, поскольку различия в размерах взрослых амфибий, рост которых обычно не прекращается в течение всей жизни, возникают вследствие не только неодинаковой скорости роста, но и различий в возрастном составе (Morgison, Negro, 2003). Необходимо учитывать также размерные половые различия, которые у бесхвостых амфибий обусловлены не только половым, но и другими формами отбора (прежде всего — отбором на плодовитость), обуславливающих более крупные размеры самок у большинства видов (Shine, 1989). И размеры, и возрастной состав большинства видов амфибий демонстрируют высокий уровень изменчивости, причем не только межпопуляционной, но и внутривидовой: обычно даже внутри одной популяции выявляются половые различия, как по темпам роста, так и по возрасту достижения половой зрелости. Считается, что причина половых различий в темпах роста — различный вклад самок и самцов в репродукцию, однако величина и направленность этих различий остаются слабо изученными. В связи с этим, большой интерес представляет изучение репродуктивных характеристик, в первую очередь самок, репродуктивные стратегии которых могут изменяться не только в различных популяциях широкоареальных видов, но и внутри одной популяции.

В качестве широкоареальных видов амфибий, нами были выбраны два вида бурых лягушек, остромордая и травяная. У обоих видов считаются хорошо изученными не только популяционная экология, демография, репродуктивные характеристики, но и поведение, внутривидовая систематика, филогеография и история формирования ареала, а также успешно продолжается начатое сравнительно недавно исследование молекулярно-генетических основ количественных признаков, имеющих большое значение для эволюции жизненного цикла. Другими словами, оба этих вида по праву относятся к модельным. Эти два вида, имеющие обширные ареалы, причем без четко выраженной подвидовой дифференциации на большей части своих ареалов (Glandt, 2014; Gollmann et al., 2014), представляются нам наиболее подходящими для сравнительного анализа. Необходимо также отметить, что ареал остромордой лягушки — вероятно, рекордно большой, не только среди бурых лягушек, но и среди

всех бесхвостых амфибий Евразии. Несмотря на происхождение видов из различных регионов (европейского и азиатского — обзор см. Glandt, 2014; Gollmann et al., 2014; Jansen van Rensburg et al., 2021), большая часть их современных ареалов перекрывается, и кроме того, во многих локальностях этой общей части своих ареалов виды обитают полностью или частично синтопически (обзор см. Кутенков, 2017).

Вместе с тем, в сравнении с другими евразийскими бурыми лягушками, остромордая лягушка — вид уникальный, в том отношении, что обладает выдающимися видовыми особенностями, часть которых до сих пор остаются необъясненными:

1. Самцы этого вида крупнее самок практически во всех хорошо изученных популяциях, либо, в более редких случаях, такие различия отсутствуют (Лятков, 2008), и эта направленность половых различий по размерам сохраняется на всем обширном ареале вида. Насколько можно судить по имеющейся литературе, такая направленность размерных половых различий не описана ни для одного евразийского вида (у которых самки обычно крупнее самцов), а также для североамериканской лесной лягушки *Rana sylvatica* (Berven, 1988).

2. Остромордая лягушка — единственный евразийский вид бурых лягушек, самцы которого в период размножения могут приобретать ярко-голубую окраску всего тела, кроме брюха, и конечностей, причем интенсивность этой окраски и ее покрытие может сильно варьировать как в одной популяции (Ries et al., 2008), так и в различных частях ареала. Так, в отдельных популяциях восточной и юго-восточной части ареала голубая окраска у самцов в период размножения может отсутствовать полностью (Dujsebayeva et al., 2021). Отметим сразу, что у самцов травяной лягушки в брачной окраске тоже присутствуют голубые тона, но эта окраска появляется только в области горла и барабанной перепонки, и этого, вероятно, достаточно для выполнения сигнальной функции в нерестовых водоемах (Szlatecsny et al., 2010). Хотя такая окраска самцов остромордой лягушки может иметь сигнальное значение в брачном поведении самцов (Szlatecsny et al., 2012), даже при спаривании у самцов с более интенсивной окраской нет очевидного преимущества, за исключением одного редкого случая, когда такое преимущество было выявлено среди мелких самцов (Hettyey et al., 2009). Фертильность, точнее количество спермы в семенниках, также не зависит от интенсивности окраски самцов (Hettyey et al., 2009a). Успешность оплодотворения кладки также зависит не от интенсивности окраски самцов, а от их размеров и степени генетического родства с самкой (Sagvik, Uller, 2008; Sherman et al., 2010; Rausch et al., 2014). Остается почти неизученным и вопрос о влиянии размеров и окраски самцов остромордой лягушки на качество потомства. Известно только, что головастики — потомки ярко-голубых самцов не крупнее потомства самцов, окрашенных не так интенсивно, но при этом более устойчивы к действию хищников (Sheldon et al., 2003). Таким образом, ответ на вопрос о значении такой окраски отсутствует до сих пор.

3. Остромордая лягушка — единственный евразийский вид бурых лягушек, облигатно зимующий на суше и, согласно недавним исследованиям, устойчив к промерзанию в довольно большом диапазоне отрицательных температур (Берман и др., 2017; Bergman et al., 2020). Здесь следует пояснить, что наземные зимовки бывают и у других видов бурых лягушек, но обычно в кожной части их ареалов, в отсутствие сильного промерзания верхних горизонтов почвы. В условиях более холодного климата эти виды предпочитают зимовать в воде.



Оба выбранных модельных вида характеризуются двумя фазами жизненного цикла, водной и наземной, а также сложной, до конца не изученной, взаимосвязью двух фаз. Этим объясняется необходимость исследовать обе эти фазы у каждого из изучаемых видов более или менее полно, если предметом исследования в рамках популяционной экологии являются достаточно общие задачи, такие как:

– соотношение между внутри- и межпопуляционной изменчивостью размеров, демографических и репродуктивных характеристик;

– закономерности географической изменчивости демографических и репродуктивных характеристик и выявление их причин, в том числе — факторов отбора против градиента условий среды;

– половые различия по размерам, морфологическим признакам и демографическим характеристикам и причины их формирования, роль полового отбора и других форм отбора;

– динамика популяций и определяющие ее факторы;

– экология и эволюция взаимосвязи водной и наземной фаз жизненного цикла, прямая и обратная связь двух этих фаз и определяющие ее факторы.

Как следует из подзаголовка этой книги, в ней рассмотрены лишь некоторые из этих вопросов, а именно — различные аспекты внутри- и межпопуляционной (географической) изменчивости размеров, демографических и репродуктивных характеристик двух модельных видов бурых лягушек. Основным подходом было использование методов скелетохронологии, не только для точного определения возраста, но и для получения ретроспективных оценок длины тела в каждом из возрастов и оценок величины и скорости ежегодных приростов.

В эту книгу не вошли результаты исследований автора по следующим направлениям:

– Длительное стационарное исследование одной популяции каждого из двух видов, на фоне сильного изменения численности взрослых особей и начальной численности генераций. Выживаемость до завершения метаморфоза.

– Динамика выживаемости от завершения метаморфоза до первого размножения, демографических и репродуктивных характеристик на основе данных такого многолетнего изучения популяций двух видов.

– Оценки репродуктивного успеха в течение всей жизни — «чистой скорости размножения» ( $R_0$ ) и различия по этому показателю между различными генерациями и внутригенерационными группами в пределах одной популяции.

– Взаимосвязь водной и наземной фаз жизненного цикла, прямая и обратная связь между характеристиками двух этих фаз.

– Географическая изменчивость особенностей роста и развития личинок до завершения метаморфоза и эффекты отбора против градиента условий среды на пред-метаморфозных стадиях жизненного цикла.

– Половые различия по морфологическим признакам и их взаимосвязь с длиной тела, роль полового отбора и отбора на плодовитость в формировании половых различий по этим признакам.

Всем этим темам планируется посвятить вторую книгу, завершающую наше исследование двух видов бурых лягушек.