

**ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ  
ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ  
(*RANA TEMPORARIA*) ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ  
С ЭКСТРЕМАЛЬНО КОРОТКИМ СЕЗОНОМ АКТИВНОСТИ<sup>1</sup>**

**Аннотация.**

*Актуальность и цели.* Объект – особи травяной лягушки из популяций с различной длительностью сезона активности. Цель работы – выявление адаптаций темпов постметаморфозного роста, связанных с сокращением сезона активности в местообитаниях ряда популяций.

*Материалы и методы.* Материал – травяные лягушки из двух популяций с коротким сезоном активности и из трех популяций со сравнительно длительным сезоном активности. Методика – скелетохронология, т.е. изготовление окрашенных срезов трубчатых костей, их исследование, промеры линий склеивания, соответствующих зимовкам, и обратное расчисление длины тела особи в каждом из возрастов.

*Результаты.* Исследован возрастной состав и качественные особенности постметаморфозного роста ряда популяций травяной лягушки, получены количественные оценки величины ежегодных приростов и скорости роста.

*Выводы.* Сильное ограничение роста в популяциях травяной лягушки с коротким сезоном активности приводит к сравнительно небольшим размерам в конце каждого сезона роста и к невысоким средним значениям длины тела взрослых особей, а также к отсутствию половых различий. Только в одной из двух исследованных популяций выявлены эффекты отбора против градиента условий среды, заключающиеся в сравнительно высокой скорости ежегодных приростов.

**Ключевые слова:** травяная лягушка, Камчатка, ХМАО – Югра, скелетохронология, обратное расчисление длины тела, постметаморфозный рост.

S. M. Lyapkov

**AGE COMPOSITION AND GROWTH CHARACTERISTICS  
OF *RANA TEMPORARIA* FROM POPULATIONS  
WITH EXTREMELY SHORT ACTIVITY SEASON**

**Abstract.**

*Background.* *Rana temporaria* specimens from populations with different duration of activity season. The purpose is the revealing of adaptations in postmetamorphic growth rate as reaction to shortening of duration of activity season in habitats of several populations.

*Materials and methods.* The material are *Rana temporaria* frogs from two populations with short activity season and three populations with relatively long activity

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01771).

© Ляпков С. М., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

season. Method is skeletochronology, i.e. making of stained cross-sections of long bones, its study and measurements of LAGs and back-calculations of body lengths corresponded each of ages.

*Results.* Age composition and qualitative characteristics of postmetamorphic growth are studied, estimations of yearly body length increments and growth rate are revealed.

*Conclusions.* Strong constraints of growth in *R. temporaria* populations with short activity season are resulted in relatively small size at the end of each growth season and in low mean values of body length of adult frogs as well as in absence of sexual differences. In one of two studied populations only, the effects of counter-gradient selection, i.e. the relatively high rate in yearly increments were revealed.

**Keywords:** *Rana temporaria*, Kamchatka, Khanty-Mansiysk Autonomous area – Ugra, skeletochronology, back-calculation of body length, postmetamorphic growth.

### Введение

Изменчивость, направленная против градиента условий среды, наблюдается в тех случаях, когда межпопуляционные фенотипические различия оказываются прямо противоположными генетическим изменениям, возникающим как адаптация в популяциях, местообитания которых расположены вдоль данного градиента внешних условий (обзор см. [1]). Такая направленность маскирует формирующиеся адаптивные генетические изменения, выявить которые становится возможным лишь в полевых экспериментах по реципрокным межпопуляционным переносам особей или в одинаковых условиях лабораторных опытов.

В результате выпуска на юге Камчатки 150 неполовозрелых травяных лягушек, собранных весной в Московской обл., произошло успешное формирование новой популяции, обладающей рядом новых адаптаций (подробнее – [2]). Поэтому задачей данного исследования было определение возраста особей этой и еще одной популяции с коротким сезоном активности методом скелетохронологии и выявление особенностей их постметаморфозного роста в условиях сильного ограничения продолжительности сезона активности, с использованием ранее полученных автором данных [1] по росту травяных лягушек из популяций с более длительным сезоном активности из Московской, Брянской и Кировской областей.

### Материалы и методы

Местообитание камчатской популяции травяной лягушки находится вблизи поселения «Гольгинские ключи» (51°51'35"N, 157°1'49"E) Усть-Большерецкого района Камчатского края (далее для краткости – Камчатка). С момента интродукции в 2005 г. численность самок, размножавшихся этой сформированной популяции в 2015 г., составила около 2650 особей, причем для размножения вблизи места выпуска первых лягушек используются практически все небольшие стоячие водоемы, как постоянные, так и временные, пересыхающие (подробнее – [2]). Длительность сезона активности (т.е. промежуток времени от выхода взрослых лягушек с зимовки и до ухода в следующую зимовку) в местообитании этой популяции – 4 месяца, что приблизительно на 2 месяца короче, чем в местообитании «материнской» популяции в Московской области. В конце мая 2015 г. эта популяция впервые была исследована автором и собрана первая выборка половозрелых и неполовозре-

лых лягушек. Повторное, также кратковременное, исследование этой популяции было проведено в середине июля 2018 г. Тогда же была собрана вторая выборка особей. Возраст был определен всего у 115 особей.

Для получения сравнительных данных была исследована еще одна популяция с коротким сезоном активности, населяющая местообитание в устье р. Толья (63°18' N и 60°26' E.) Березовского района ХМАО – Югры (далее для краткости – ХМАО). Длительность сезона активности – 3,7 месяца, возраст был определен у 47 особей.

Постметаморфозный рост изучали с помощью данных по длине тела и возрасту неполовозрелых и взрослых особей из тех же популяций. У всех этих особей измеряли длину тела и определяли возраст путем изготовления срезов середины диафиза голени, окрашенных гематоксилином Эрлиха. Размер внешнего диаметра голени и каждой из линий склеивания определяли как среднее между минимальным и максимальным диаметрами, измеренными на срезах. Обратное расчисление длины тела проводили с использованием наиболее часто используемого уравнения Даля – Лео [3]:  $L_i = L \times D_i / D_{\text{внеш}}$ , где  $L_i$  – рассчитанная длина тела в данном возрасте  $i$ ;  $D_i$  – диаметр соответствующей линии склеивания;  $D_{\text{внеш}}$  – внешний диаметр среза, измеренный у пойманной особи;  $L$  – длина тела пойманной особи. 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:  $v(i - i + 1) = (L_{i+1} - L_i) / t$ , где  $t$  (мес.) – средняя длительность сезона активности в местообитании данной популяции. Для более южных популяций Брянской, Московской и Кировской областей (с которыми сравнивали данные по популяциям Камчатки и ХМАО) эта величина составила соответственно 7, 6 и 5 месяцев [1]. Следует отметить, что поскольку в популяциях Камчатки и ХМАО большинство особей становится половозрелыми только после 3-й зимовки (см. Результаты), рассчитанные значения длины тела позволяют оценить размеры перед 1-й и 2-й зимовками, используя выборки большего объема в сравнении с выборками неполовозрелых особей с измеренной длиной тела. Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 8.0.

## **Результаты и обсуждение**

### **1. Возрастной состав и качественные особенности постметаморфозного роста**

Особи популяции Камчатки достигают половой зрелости и впервые размножаются обычно после 4-й зимовки, существенно реже – после 3-й зимовки. Возраст 5 лет был выявлен всего у 4 самок и 4 самцов, особей более старших возрастов не найдено. Не выявлено также половых различий в возрастном составе. В популяции ХМАО были выявлены такие же возраста первого размножения, но максимальный возраст составил лишь 4 года. Следует отметить, что в обеих исследованных нами популяциях не были выявлены максимально высокие значения возраста, свойственные другим северным и горным популяциям вида (до 17 зимовок – обзор см. [4; 5]). Линия первой зимовки была полностью (или почти полностью, что исключало возможность ее измерений) резорбирована у 69,6 % особей популяции Камчатка (рис. 1 и 3) и у 27,7 % особей популяции ХМАО (рис. 5). Линия второй зимовки – резорбирована соответственно у 14,8 и 4,3 % особей.

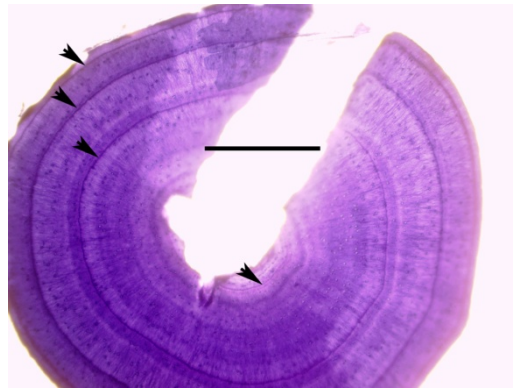


Рис. 1. Камчатка, ♀,  $L = 85$  мм, 4 зимовки.  $L$  – длина тела.  
Отрезок на этом и всех остальных рисунках соответствует 1 мм

Многие особи обеих исследованных популяций характеризовались медленным ростом и имели возраст 1 или 2 года при сравнительно небольшой длине тела и отсутствии признаков половой зрелости (рис. 2 и 4).

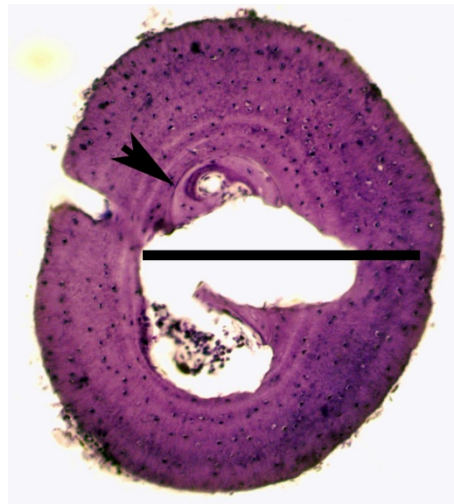


Рис. 2. Камчатка,  $L = 37$  мм, 1 зимовка

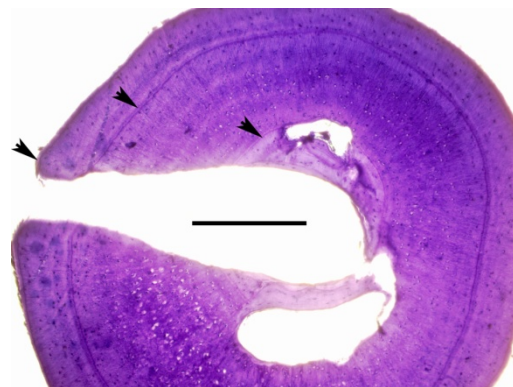


Рис. 3. Камчатка, ♂,  $L = 79$  мм, 3 (4?) зимовки

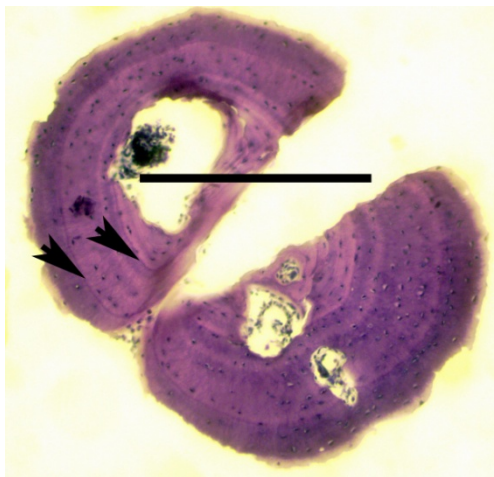


Рис. 4. ХМАО,  $L = 38$  мм, 2 зимовки

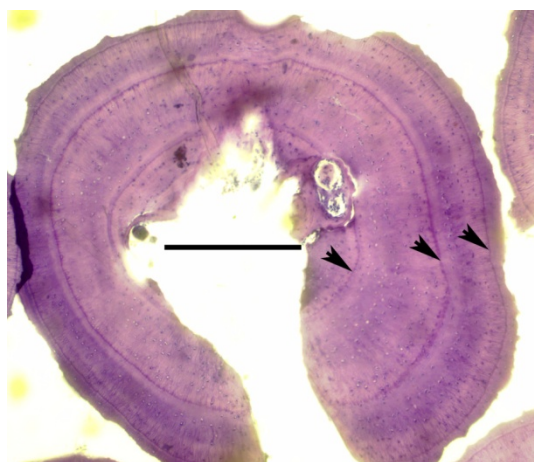


Рис. 5. ХМАО, ♂,  $L = 61$  мм, 4 зимовки

## **2. Количественные оценки величины ежегодных приростов и скорости роста**

Особи популяции Камчатка характеризовались сравнительно небольшими размерами перед уходом в первую зимовку, а также небольшим приростом после 1-й зимовки и, соответственно, небольшими размерами перед 2-й зимовкой (табл. 1). Далее рост ускорялся, и перед 3-й зимовкой размеры особей были сравнительно крупнее (табл. 2). В пределах каждого возраста половые различия не были выявлены. Следует также отметить, что у особей этой популяции наблюдается более сильное замедление роста после достижения половой зрелости и первого размножения в отличие от особей популяции Московской области, которые к тому же доживают до более высоких предельных возрастов (максимум – 9 лет у самок и 8 лет у самцов). Вероятно, вследствие такого сильного замедления роста у особей популяции Камчатки не наблюдается размерных половых различий, хотя в большинстве популяций вида самки существенно и статистически достоверно крупнее самцов (обзор – [5]).

Таблица 1

Расчитанная длина тела, мм ( $L1$  – сразу после 1-й зимовки,  $L2$  – после 2-й,  $L3$  – после 3-й,  $L4$  – после 4-й зимовки) у травяной лягушки из популяций Камчатки и ХМАО

Популяция	Пол	$L1$	$n$	$\frac{\min}{\max}$	$L2$	$n$	$\frac{\min}{\max}$	$L3$	$n$	$\frac{\min}{\max}$	$L4$	$n$	$\frac{\min}{\max}$
Камчатка	♀	19,25	18	$\frac{12,7}{24,7}$	34,07	44	$\frac{18,7}{50,0}$	55,26	29	$\frac{43,0}{65,2}$	69,50	10	$\frac{60,3}{76,1}$
Камчатка	♂	19,44	17	$\frac{12,7}{24,7}$	32,76	54	$\frac{19,9}{55,3}$	55,52	34	$\frac{43,0}{68,0}$	69,25	8	$\frac{64,8}{75,0}$
ХМАО	♀	22,00	22	$\frac{14,8}{27,9}$	34,21	29	$\frac{22,2}{49,6}$	46,58	16	$\frac{32,0}{59,4}$	57,57	3	$\frac{51,9}{66,6}$
ХМАО	♂	23,23	12	$\frac{16,2}{27,5}$	36,38	16	$\frac{24,0}{46,7}$	46,41	9	$\frac{36,3}{56,0}$	48,23	2	$\frac{42,1}{54,3}$

Таблица 2

Скорость роста, мм/мес. ( $v1-2$  – от выхода из 1-й зимовки до ухода во 2-ю зимовку,  $v2-3$  – от выхода из 2-й зимовки до ухода в 3-ю зимовку,  $v3-4$  – от выхода из 3-й зимовки до ухода в 4-ю зимовку) у травяной лягушки из популяций Камчатки и ХМАО, а также из трех более южных популяций [1]

Популяция	Пол	$v1-2$	$n$	$v2-3$	$n$	$v3-4$	$n$
Камчатка	♀	5,35	14	6,65	23	2,50	10
Камчатка	♂	5,22	14	7,14	30	3,24	8
ХМАО	♀	3,18	22	2,76	16	3,10	3
ХМАО	♂	3,87	10	3,15	9	1,33	2
Брянская область	♀	4,01		1,79		0,69	
Брянская область	♂	3,15		1,26		0,65	
Московская область	♀	4,72		2,16		0,97	
Московская область	♂	4,54		1,94		0,76	
Кировская область	♀	4,10		2,62		1,15	
Кировская область	♂	4,06		2,16		0,80	

Особи популяции ХМАО в целом росли медленно, в пределах каждого возраста половые различия также не были выявлены. Вместе с тем особи ХМАО характеризовались большими размерами перед 1-й зимовкой (чем камчатские, различия достоверные), но также достигали небольших размеров ко времени ухода во 2-ю зимовку (различия недостоверные). В дальнейшем рост особей ХМАО был медленнее (табл. 2) и размеры перед 3-й и 4-й зимовками – достоверно меньше, чем у камчатских (табл. 1). Это различие между популяциями в размерах перед 1-й зимовкой скорее всего объясняется необычно мелкими размерами метаморфов и поздними сроками их выхода на сушу в популяции Камчатки. По нашим наблюдениям, во 2-й половине июля метаморфоз начинался только в наиболее прогреваемых водоемах, а длина тела метаморфов составляла всего от 9 до 12 мм. В это же время в наиболее

холодных водоемах были обнаружены лишь головастики, из которых наиболее развитые должны были завершить метаморфоз не раньше чем через 2–3 недели. Растянутые сроки выхода на сушу, обусловленные разнообразием водоемов популяции Камчатки [2], объясняют высокую изменчивость размеров особей, как перед первой, так и перед следующими зимовками. В этом отношении камчатские лягушки сходны с особями из исследованной ранее популяции Московской области, отличающейся большим разнообразием условий нерестовых водоемов [6, 7].

Еще одним отличием камчатских лягушек был более медленный рост между 1-й и 2-й зимовками и его «ускорение» – между 2-й и 3-й зимовками, что можно рассматривать как компенсацию исходно мелких размеров метаморфов и особей перед 1-й зимовкой (табл. 2). Такой особенности не было выявлено у лягушек популяции ХМАО, а также ни у одной ранее исследованной популяции более южных частей ареала вида [1]. При этом замедление роста в период от 2-й до 3-й зимовки было минимальным у лягушек ХМАО, что делает более сходными с популяцией Камчатки. Следует также отметить, что по сравнению с популяциями Брянской, Московской и Кировской областей особи Камчатки и ХМАО характеризовались минимальными значениями средней длины тела в каждом из возрастов, но при этом особи Камчатки выделялись максимальной скоростью роста вплоть до 4-й зимовки (табл. 2 – ср. с данными [1]). Таким образом, рост лягушек ХМАО в целом соответствует выявленной ранее тенденции его замедления по мере сокращения сезона активности, в то время как скорость роста камчатских особей превышает ожидаемо (при сходном коротком сезоне активности) низкую. Это означает, что четко выраженные эффекты отбора против градиента условий среды выявлены лишь в недавно сформированной популяции вида, которая была основана особями из популяции с более длительным сезоном активности.

### **Заключение**

1. Сильное ограничение роста травяной лягушки из популяций с коротким сезоном активности приводит к сравнительно небольшим размерам в конце каждого сезона роста и к низким средним значениям длины тела взрослых особей, а также к отсутствию половых различий.

2. Только в одной из двух исследованных популяций выявлены эффекты отбора против градиента условий среды, заключающиеся в сравнительно высокой скорости ежегодных приростов вплоть до 4-й зимовки. Эти эффекты проявились, вероятно, вследствие недавнего формирования камчатской популяции в новом местообитании с сильно сокращенным сезоном активности.

*Благодарности.* Автор выражает благодарность кандидату биологических наук А. В. Матковскому за предоставленный материал из ХМАО.

### **Библиографический список**

1. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек / С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова, И. А. Сербинова, Е. В. Корзун, Р. В. Новицкий // Современная герпетология. – 2009. – Т. 9, № 3/4. – С. 103–121.
2. **Ляпков, С. М.** Травяная лягушка (*Rana temporaria*) на Камчатке: формирование первой популяции / С. М. Ляпков // Современная герпетология. – 2016. – Т. 16, № 3/4. – С. 123–128.

3. **Marunouchi, J.** Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* / J. Marunouchi, T. Kusano, H. Ueda // *Current Herpetology*. – 2000. – Vol. 19. – P. 81–89.
4. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic / C. Patrelle, M. B. Hjernquist, A. Laurila, F. Soderman, J. Merila // *Polar Biology*. – 2012. – Vol. 35, № 10. – P. 1505–1513.
5. **Ляпков, С. М.** Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления / С. М. Ляпков // *Принципы экологии*. – 2012. – № 2. – С. 21–44.
6. **Смирин, Э. М.** О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни / Э. М. Смирин // *Зоологический журнал*. – 1980. – Т. 59, № 12. – С. 1831–1840.
7. **Ляпков, С. М.** Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек / С. М. Ляпков // *Зоологический журнал*. – 1995. – Т. 74, № 2. – С. 66–79.

### References

1. Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Serbinova I. A., Korzun E. V., Novitskiy R. V. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2009, vol. 9, no. 3/4, pp. 103–121. [In Russian]
2. Lyapkov S. M. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2016, vol. 16, no. 3/4, pp. 123–128. [In Russian]
3. Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. *Current Herpetology*. 2000, vol. 19, pp. 81–89.
4. Patrelle C., Hjernquist M. B., Laurila A., Soderman F., Merila J. *Polar Biology*. 2012, vol. 35, no. 10, pp. 1505–1513.
5. Lyapkov S. M. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2012, no. 2, pp. 21–44. [In Russian]
6. Smirina E. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1980, vol. 59, no. 12, pp. 1831–1840. [In Russian]
7. Lyapkov S. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1995, vol. 74, no. 2, pp. 66–79. [In Russian]

#### Ляпков Сергей Марленович

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, кафедра биологической эволюции, Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова (Россия, г. Москва, Ленинские горы, 1)

E-mail: lyapkov@mail.ru

#### Lyapkov Sergey Marlenovich

Candidate of biological sciences, leading researcher, sub-department of evolutionary biology, Lomonosov Moscow State University (1 Leninskiye Gory, Moscow, Russia)

#### Образец цитирования:

Ляпков, С. М. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (*Rana temporaria*) из популяций с экстремально коротким сезоном активности / С. М. Ляпков // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. – 2019. – № 1 (25). – С. 94–101. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-10.