

УДК 597.828

doi: 10.17223/19988591/29/9

С.М. Ляпков¹, Р.В. Волонцевич²

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Формирование географической изменчивости размеров и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Работа выполнена при поддержке гранта
Российского научного фонда (проект № 14-14-00330).

Проведен сравнительный анализ возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик для ряда географически удаленных популяций остромордой лягушки в пределах ареала вида. Установлено, что в северо-восточных популяциях с минимальной длительностью сезона активности первое размножение большинства самок происходит после 4-й зимовки, реже – после 3-й зимовки; самки в возрасте 5 лет и старше редки. В центральных популяциях первое размножение происходит в двухлетнем возрасте, но крайне редко, большинство самок размножается в возрасте 3 или 4 лет, причем многие четырехлетние самки размножаются впервые, максимальная продолжительность жизни – 10 лет. В южных популяциях с максимальной длительностью сезона активности около половины всех самок размножается впервые после второй зимовки, остальные – после третьей зимовки. Доля 4-летних самок приблизительно равна доле 2-летних самок, а доля самок старше 4 лет очень низка. Показано, что средний диаметр яйца (и абсолютное значение, и скорректированное по длине тела) максимален у самок северо-восточной популяции. Различия в возрасте сильнее сказывались на размерах яиц, чем на плодовитости, и не влияли на относительную массу кладки. В южных популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален, причем увеличение репродуктивного усилия происходит благодаря одновременному увеличению плодовитости и размеров яиц. Во всех популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие намного больше вклада размеров яиц. Исключение – сильное снижение не только размеров яиц, но и плодовитости, выявленное у самых молодых впервые размножающихся самок.

Ключевые слова: *Rana arvalis*; географическая изменчивость; длина тела; возраст; плодовитость; репродуктивное усилие.

Введение

Принято считать, что по мере увеличения широты (или высоты) местобитаний популяций амфибий происходит увеличение средних размеров взрослых особей, среднего возраста первого размножения, а также размеров

яиц и абсолютной плодовитости самок [1]. Вместе с тем исследования последних 10 лет выявили многочисленные исключения, не подтверждающие выявленные ранее закономерности [2–5]. Другое, еще более существенное несоответствие этим тенденциям состоит в том, что изменение среднепопуляционных размеров [6] и возрастов [7] взрослых амфибий с увеличением высоты и широты местности происходит по-разному. Выявление характера межпопуляционной изменчивости репродуктивных характеристик особенно интересно в связи с тем, что они определяются и размерами самок, и их возрастом. Например, более крупные размеры яиц у *R. sylvatica* [8] обусловлены более крупными в среднем размерами самок горной популяции в сравнении с таковыми равнинной популяции, что было следствием не более быстрого роста, а большего среднего значения возраста самок горной популяции. При этом плодовитость в среднем более крупных самок горной популяции выше, однако нормированная по длине тела плодовитость меньше, чем у более мелких самок равнинной популяции.

У остромордой лягушки была выявлена положительная корреляция плодовитости и размеров яиц с длиной тела, а также статистически значимая положительная аллометрия характера зависимости плодовитости от длины тела, причем как в центре европейской части России [9, 10], так и в более южных [4] и в северо-восточных частях ареала [11, 12]. Поэтому средняя плодовитость самок более северных популяций, характеризующихся сравнительно мелкими средними размерами [3], должна быть меньше в сравнении с более южными популяциями. Вместе с тем различия между популяциями по относительным (т.е. не зависимым от размеров самок) величинам плодовитости и других репродуктивных характеристик остаются неисследованными. Кроме того, репродуктивные характеристики могут изменяться и внутри популяции, что обусловлено изменчивостью размеров и возрастов, а также неодинаковыми условиями в различные годы [9, 12–14].

Кроме неоднозначности взаимосвязи размеров самок с плодовитостью и размерами яиц, необходимость исследования ряда репродуктивных характеристик объясняется тем, что репродуктивные стратегии представляют собой компромисс между преимуществами более раннего и более позднего достижения половой зрелости, а также между сравнительно высокой плодовитостью самки и сравнительно крупными размерами каждого ее потомка [15]. Литературные данные по взаимосвязям репродуктивных характеристик остромордой лягушки [5, 12, 16] подтверждают наличие таких компромиссов у этого вида.

В связи с рассмотренными взаимосвязями репродуктивных характеристик с размерами и возрастным составом самок целью нашей работы было выявление характера географической изменчивости возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки, а также взаимосвязи между этими характеристиками по данным исследования нескольких географически удаленных популяций этого вида.

Материалы и методики исследования

Материал собран в нескольких регионах Украины, Беларуси и России, где имеются различия в длительности сезона активности остромордой лягушки (т.е. периода от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью): Киевская область, Чернобыльский р-н, 51°05' N; 30°24' E (с 1987 по 1992 г., исследовано 5 локальных популяций, представлены объединенные данные, далее для краткости – **Чернобыль**, длительность сезона активности 7,5 мес); Минская обл., Копыльский р-н, 53°09' N, 27°26' E (2006–2007 гг., далее – **Минск**, 7 мес); Брянская обл., окрестности заповедника «Брянский лес» (52°27' N; 33°53' E, 2001–2012 гг., для краткости – **Брянск**, 7 мес); Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ (1987–2005 гг., 55°44' N, 36°51' E, для краткости – **ЗБС**, 6 мес); Кировская обл., Орловский р-н, 58°40' N, 49°5' E (1998–2007 гг., далее – **Киров**, 5 мес); Томская обл. (2009–2012 гг., 56°24' N; 84°59' E, далее – **Томск**, 4,5 мес). Во всех названных локалитетах половозрелых самок отлавливали во время размножения в нерестовых водоемах или вблизи них. Кроме того, для оценки темпов роста и размеров половозрелых самок, использованы летние сборы 2007–2009 гг. (74 особи) в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре, основная часть материала собрана в заказнике «Сорумский», 63°54' N, 68°24' E (**ХМАО**, 3,8 мес) [17]. Всего было исследовано 2483 половозрелых самки.

Возраст лягушек оценивали методом скелетохронологии, который основан на сезонных изменениях темпов роста, включая его полную остановку во время зимовки [18]. Поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха, изготавливали из середины диафиза голени. Далее у всех особей определяли возраст по линиям склеивания, которые исследовали на полученных срезах с помощью микроскопа с увеличением 10×10 и 10×40.

У всех лягушек измеряли длину тела (далее для краткости – L), а также (кроме материала из ХМАО) определяли плодовитость (F) путем взвешивания кладки и ее фрагмента, содержащего около 100–200 яиц, подсчета числа яиц в этом фрагменте и вычислением числа яиц во всей кладке. Диаметр яйца (D) измеряли под биноклем с помощью линейки окуляра-микрометра с точностью до 0,05 мм. В качестве характеристики для дальнейшего анализа брали среднее значение, полученное на выборке из 20 яиц от каждой кладки (поскольку внутрикладочная изменчивость существенно ниже межкладочной [19]). Величину относительной массы кладки (RC) рассчитывали как отношение массы кладки к массе самки. Поскольку мы не имели возможности взвешивать самок и кладки в популяциях Чернобыля, для характеристики величины вклада репродукции (кроме RC) использовали также репродуктивное усилие (E), которое рассчитывали по формуле $E = FD^3/L^3$ [19].

Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ StatSoft STATISTICA 8.0 for Windows. Для оценки статистической значимости различий между популяциями, а также между возрастными и различными годами

сбора в пределах каждой популяции использовали различные схемы дисперсионного анализа и последующих множественных сравнений (подробнее – в соответствующих разделах «Результатов»). Для учета возможного влияния размеров самок на репродуктивные характеристики применен ковариационный анализ с длиной тела в качестве ковариансы и последующим вычислением скорректированных по длине тела средних значений. Согласно предварительному анализу наших данных коэффициенты детерминации и оценки изменчивости, объясняемые линейной и аллометрической зависимостями каждой из репродуктивных характеристик от длины тела, оказались сходными (результаты не приводятся). Поэтому в данной работе нами использована линейная модель для анализа зависимости репродуктивных характеристик от длины тела.

Авторы благодарны за помощь в сборе материала в Кировской обл. Ю.А. Кабардиной, в Киевской обл. – В.Г. Черданцеву и Е.М. Черданцевой (Московский государственный университет), в Минской обл. – Е.В. Корзуну и Р.В. Новицкому (Центр по биоресурсам НАН Беларуси, г. Минск), в ХМАО – А.В. Матковскому (Сургутский государственный университет).

Результаты исследования

1. Изменчивость возрастного состава и длины тела самок каждой из исследованных популяций остромордой лягушки

1.1. *Чернобыль.* В этой популяции с максимальным по длительности сезоном активности значительная часть самок начинает размножаться в 2-летнем возрасте, т.е. уже после второй зимовки. Большинство самок размножается в возрасте 3 лет (причем часть из них – впервые), доля 4-летних самок меньше доли 2-летних самок. 5-летние самки уже редки, максимальный возраст – 6 лет. В итоге средний возраст самок составил 2,89 года (табл. 1).

Длина тела половозрелых самок, пойманных в нерестовых водоемах, характеризовалась минимальным (по сравнению с другими популяциями) средним значением (47,9 мм) и высокой изменчивостью: от 34,5 до 69 мм, при максимальном значении коэффициента вариации (CV, табл. 1). Поскольку ни одна из локальных популяций Чернобыля не была исследована во все годы сборов, влияние межгодовых различий на длину тела анализировали на материале двух наиболее полно представленных популяций. Для обеих популяций (П1 и П2, табл. 2) влияние межгодовых различий на возраст и длину тела статистически значимо.

1.2. *Минск.* В отличие от популяций Чернобыля и Брянска, большинство самок популяции Минска размножается впервые уже после 2-й зимовки. Доля 3-летних особей несколько выше доли 4-летних, более старших возрастов не выявлено, что скорее всего обусловлено сравнительно малым объемом выборки (см. табл. 1). Среднее значение возраста 2,62 года.

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Популяция [Population]	Возраст [Age]	%	Длина тела, мм [Body length, mm]			Плодовитость [Clutch size]			Диаметр яйца, мм [Egg diameter, mm]			E		RC	
			n	x	CV	x	CV	x	x	CV	x	x	CV	x	CV
	7	1,2	15	57,92	6,95	1035	20,48	1,76	4,79	0,029	17,46	0,332	7,26		
	8	0,1	1	54,00	0,00	495	0,00	1,86	0,00	0,020	0,00				
	9	0,1	1	62,00	0,00	855	0,00	1,75	0,00	0,019	0,00				
	10	0,1	1	61,20	0,00	1992	0,00	1,72	0,00	0,044	0,00	0,362	0,00		
	Все [All]	4,17	1365	54,02	6,78	978	28,38	1,71	5,01	0,031	24,25	0,332	11,91		
Брянск [Bryansk, 52°27' N; 33°53' E]	2	34,4	64	45,71	10,26	826	45,20	1,51	4,28	0,029	39,20	0,284	21,21		
	3	46,2	86	52,06	8,39	1131	45,93	1,60	4,76	0,031	29,82	0,314	21,60		
	4	16,1	30	58,47	9,76	1734	42,22	1,66	5,31	0,038	29,04	0,371	17,67		
	5	3,2	6	62,83	8,74	1744	38,12	1,74	2,96	0,035	26,87	0,374	19,96		
	все	2,88	232	51,55	12,28	1215	47,98	1,57	6,18	0,032	31,25	0,316	21,20		
Минск [Minsk, 53°09' N; 27°26' E]	2	57,1	12	48,04	10,41	763	46,28	1,57	7,70	0,027	47,36	0,320	18,18		
	3	23,8	5	53,20	10,67	945	33,11	1,65	5,22	0,028	29,55	0,355	20,66		
	4	19,0	4	50,75	10,47	655	23,43	1,49	8,32	0,014		0,278	1,47		
	Все [All]	2,62	21	49,79	10,88	800	41,18	1,58	7,48	0,027	43,04	0,324	18,93		
	2	29,8	113	42,44	8,28	617	40,98	1,52	4,53	0,028	30,99				
Чернобыль [Chernobyl, 51°05' N; 30°24' E]	3	54,1	205	48,30	8,36	960	40,93	1,59	5,19	0,033	29,44				
	4	13,2	50	56,25	6,32	1460	35,39	1,65	5,02	0,037	30,10				
	5	2,6	10	59,00	4,59	1849	38,59	1,61	6,58	0,038	41,27				
	6	0,3	1	64,00	0,00	1839		1,73		0,036					
	Все [All]	2,89	402	47,89	12,82	932	51,84	1,58	5,59	0,032	32,06				

Примечание. В ячейках с заголовком “все” (в столбце “%”) приведены средние значения возраста.
[Note. n - sample size, E - reproductive effort, RC - relative clutch mass. The cells with the heading “all” (in the column “%”) show mean values of age].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Влияние межгодовых различий на возраст и длину тела самок
в популяциях *Rana arvalis***

[Influence of interannual differences on age and body length of females in *Rana arvalis* populations]

Характеристика [Characteristic]	Возраст [Age]			Длина тела [Body length]		
Популяция [Population]	d.f.	F	p	d.f.	F	p
Томск [Tomsk]	3	33,1	0,000	3	5,8	0,001
Киров [Kirov]	6	4,1	0,001	10	3,7	0,001
ЗБС [ZBS]	16	32,1	0,000	17	22,1	0,000
Брянск [Bryansk]	7	4,0	0,000	8	18,9	0,000
Минск [Minsk]	1	3,4	0,083	1	0,0	0,837
Чернобыль, П1 [Chernobyl, P1]	3	7,3	0,000	3	11,8	0,000
Чернобыль, П2 [Chernobyl, P2]	4	11,1	0,000	4	31,1	0,000

Примечание. Результаты однофакторного дисперсионного анализа: d.f. – число степеней свободы; F – F-критерий; p – уровень значимости.

[Note. The results of one-way ANOVA: d.f. - the number of degrees of freedom; F - F-test; p - significance level)].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Сравнение среднепопуляционных значений возраста
половозрелых самок *Rana arvalis*
[Comparison of population means of age in *Rana arvalis* mature females]**

Популяция [Population]	ХМАО [KhMAO]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Чернобыль [Chernobyl]
ХМАО [KhMAO]		—	*	**	**	**	**
Томск [Tomsk]			**	**	**	**	**
Киров [Kirov]				**	**	**	**
ЗБС [ZBS]					**	**	**
Брянск [Bryansk]						—	—
Минск [Minsk]							—

* $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$.

Длина тела половозрелых самок характеризовалась не столь высокой, как у двух других южных популяций, изменчивостью (от 37 до 58 мм, среднее – 49,8 мм, CV, см. табл. 1). Межгодовые различия не оказывали значимого влияния на возраст и длину тела (табл. 3).

1.3. *Брянск.* Относительно высокая доля самок популяции Брянска размножается впервые уже после второй зимовки, доля 3-летних самок немно-

го выше, доля более старших возрастов низкая, максимальный отмеченный возраст – 5 лет (см. табл. 1). Среднее значение возраста 2,88 года.

Размеры половозрелых самок отличаются высокой изменчивостью: длина тела варьировала от 37 до 70 мм, коэффициент вариации высокий, как у самок Чернобыля (табл. 1). Среднее значение длины тела – 51,6 мм. Межгодовые различия оказывали статистически значимое влияние на возраст и длину тела самок (см. табл. 3).

I.4. *ЗБС*. В этой популяции первое размножение в двухлетнем возрасте происходит редко. Чаще всего размножающиеся самки имеют возраст 3–4 года. Доля 5-летних самок лишь немного меньше доли 3-летних, доля самок в возрасте более 5 лет низкая. Среднее значение возраста 4,17 года, максимальный возраст 10 лет.

Средняя длина тела половозрелых самок 54,02 мм. Размеры самок характеризовались не столь высокой изменчивостью, как в южных популяциях (от 40 до 65 мм).

I.5. *Киров*. Доля самок, размножающихся впервые в возрасте 2 и 3 лет (см. табл. 1), существенно ниже, чем в трех южных популяциях, однако выше, чем в популяции ЗБС, даже если сравнивать с возрастным распределением самок ЗБС только сравнительно поздних лет сборов (со средним возрастом 3,95 года), соответствующих низкому уровню численности популяции (подробнее см. [10]). Доля 4-летних самок ниже доли 3-летних, что указывает на более низкую (чем у самок ЗБС) выживаемость в возрасте от 3 до 4 лет. Максимальное (6 лет) и среднее значение возраста (3,41 года) также ниже, чем у самок ЗБС.

Длина тела половозрелых самок (среднее значение 51,2 мм) характеризовалась относительно невысокой изменчивостью (от 42 до 61 мм). Межгодовые различия оказывали статистически значимое влияние на возраст и длину тела самок (см. табл. 3).

I.6. *Томск*. В этой популяции с относительно коротким сезоном активности минимальный возраст впервые размножавшихся самок составил уже не 2, а 3 года. Как и в популяции ЗБС, доля 4-летних особей выше доли 3-летних, однако доля 5-летних самок существенно ниже, что также указывает на более низкую выживаемость. Среднее значение возраста 3,96 года, максимальный возраст 9 лет.

Длина тела половозрелых самок (среднее значение 52,1 мм) характеризовалась большим (чем у популяции Кирова) интервалом значений (от 35 до 68 мм), но сходной величиной CV (см. табл. 1). Межгодовые различия статистически значимо влияли на возраст и длину тела самок (табл. 3).

I.7. *ХМАО*. Сборы половозрелых особей популяции ХМАО, в отличие от всех остальных популяций остромордой лягушки, проведены не во время

размножения, а позднее, в течение сезона летней активности. Тем не менее данные по возрастному составу и скорости роста половозрелых особей сравнимы с аналогичными данными, полученными для других популяций. В возрасте 3 лет впервые размножаются лишь немногие самки (со средней длиной тела 46,2 мм), доля 4-летних самок приблизительно такая же, как всех 3-летних, т.е. большая часть самок размножается впервые в возрасте 4 лет (при средней длине тела 48,8 мм [17]). Доля 5- и 6-летних особей сравнительно низкая (средняя длина тела 51,8 и 57,1 мм соответственно), что указывает на высокую смертность и позволяет предположить, что значительная часть самок размножается всего один раз. Средняя длина тела самок этого региона 48,3 мм, средний возраст 3,73 года, максимальный возраст 6 лет.

Средняя длина тела самок ХМАО (48,3 мм) минимальная (среди исследованных популяций со сравнительно коротким сезоном активности, см. табл. 1), с интервалом значений от 39,5 до 63 мм, что объясняется не столько низким средним значением возраста, сколько минимальными годовыми приростами [17].

II. Межпопуляционные сравнения по возрастному составу и длине тела самок

Общая тенденция изменения минимального возраста первого размножения состоит в его увеличении от 2 до 4 лет по мере сокращения длительности сезона активности (см. табл. 1). Это проявляется прежде всего в снижении доли 2-летних и увеличении доли 3-летних самок, а у северных популяций – 4-летних самок. Среднепопуляционные значения возраста также постепенно увеличивались по мере сокращения длительности сезона активности. У самок Чернобыля, Брянска и Томска эти значения не различаются между собой и статистически значимо ниже, чем у самок всех более северных популяций. В свою очередь, средний возраст самок Кирова статистически значимо ниже, чем у самок Томска и ХМАО. От этой тенденции сильно отклоняется только среднее значение популяции ЗБС, которое статистически значимо выше, чем у всех остальных популяций (табл. 4). Однако если использовать для сравнения среднее значение выборки только сравнительно поздних лет сборов (3,95 года), лучше всего соответствующее другим популяциям по уровню численности взрослых самок, то выявленная тенденция становится более выраженной (подробнее см. [3]). Отметим также, что низкая доля возрастов старше 4 лет во всех более северных, чем ЗБС, популяциях обусловлена низкой выживаемостью взрослых особей [12, 17].

Выявленные сильные межпопуляционные различия в возрастной структуре указывают на необходимость сравнения длины тела половозрелых особей в пределах каждого из возрастов.

У самок остромордой лягушки наименьшим средним значением длины тела после второй зимовки характеризовались особи популяции ХМАО (табл. 5), сходные с ними низкие значения отмечены и для неполовозрелых (и не включенных в анализ) самок популяции Томска. Среди половозрелых

самок минимальными средними размерами характеризовались особи популяции Чернобыля, более крупными были 2-летние самки не только двух других южных популяций (Брянска и Минска), но и популяции Кирова.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Сравнение среднепопуляционных значений длины
тела половозрелых самок *Rana arvalis*
[Comparison of population means of body length in *Rana arvalis* mature females]**

Популяция [Population]	ХМАО [KhMAO]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Чернобыль [Chernobyl]
2 года (выше диагонали), 3 года (ниже диагонали) [2 years (above the diagonal), 3 years (below the diagonal)]							
ХМАО [KhMAO]			**	*	**	**	**
Томск [Tomsk]	**						
Киров [Kirov]	**	—		—	—	—	**
ЗБС [ZBS]	**	**	**		—	—	—
Брянск [Bryansk]	**	**	**	—		—	**
Минск [Minsk]	**	*	*	—	—		**
Чернобыль [Chernobyl]	**	**	—	**	**	**	
4 года (выше диагонали), 5 лет (ниже диагонали) [4 years (above the diagonal), 5 years (below the diagonal)]							
ХМАО [KhMAO]		**	**	**	**	—	**
Томск [Tomsk]	—		—	**	**	—	**
Киров [Kirov]	*	—		—	**	—	**
ЗБС [ZBS]	*	—	—		**	—	**
Брянск [Bryansk]	**	**	**	**		**	**
Минск [Minsk]							**
Чернобыль [Chernobyl]	**	**	—	**	*		
Все возрасты вместе [All ages together]							
ХМАО [KhMAO]		**	**	**	**	—	—
Томск [Tomsk]			—	**	—	*	**

О к о н ч а н и е т а б л. 4 [Table 4 (end)]

Попу- ляция [Popu- lation]	ХМАО [KhMAO]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Черно- быль [Chernobyl]
Киров [Kirov]				**	—	—	**
ЗБС [ZBS]					**	**	**
Брянск [Bryansk]						—	**
Минск [Minsk]							—

Примечание. * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$; отсутствие обозначений – нет данных для сравнения.

[Note. * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$; Absence of symbols - no data for comparison].

В возрасте 3 лет более крупные значения свойственны самкам Минска, Брянска и ЗБС, статистически значимо превышавшие размеры самок ХМАО, Томска и Кирова, а также Чернобыля. После 4-й и 5-й зимовок статистически более крупные размеры наблюдались среди самок Брянска и Чернобыля. В каждом из этих возрастов самые мелкие размеры также среди особей популяции ХМАО, несколько более крупные размеры – у особей популяций Томска и Кирова.

В целом максимальной скоростью роста характеризуются самки двух южных популяций (Брянска и Чернобыля), несколько меньшей – популяций Минска и ЗБС, еще меньшей – более северных популяций Кирова и Томска, и минимальной – ХМАО. Однако из-за сильных межпопуляционных различий в возрастном составе и средних возрастах (см. табл. 1) среднепопуляционное значение длины тела максимально у самок популяции ЗБС (в сравнении со всеми остальными популяциями), несколько меньше – популяции Томска (статистически значимо не отличаясь от популяции Брянска) и минимально – в популяции Чернобыля (статистически значимо не отличаясь от популяций ХМАО и Минска). Следовательно, с одной стороны, по мере увеличения длительности сезона активности в пределах ареала вида средние размеры самок должны увеличиваться благодаря увеличению ежегодных приростов, а с другой – уменьшаться из-за снижения продолжительности жизни и среднего возраста. Итогом двух этих разнонаправленных процессов может быть наличие некоего максимального среднепопуляционного значения длины тела в популяциях с промежуточным значением длительности сезона активности, что и наблюдается у самок популяции ЗБС [3].

Кроме того, у самок южных популяций можно ожидать увеличения межпопуляционной изменчивости размеров, поскольку в некоторых из этих популяций выявлены низкие значения средней длины тела самок младших возрастов (2- и 3-летних), но высокие значения – у старших возрастов. Такой «проигрыш» в размерах у младших возрастов может быть объяснен конку-

ренцией между процессами роста и размножения [19] и перераспределением большей части ресурсов на размножение.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Статистическая значимость влияния (p) межгодовых (фактор «год») и возрастных (фактор «возраст») различий на длину тела самок (L), плодовитость (F), диаметр яйца (D), репродуктивное усилие (E) и относительную массу кладки (RC)
[Significance of influence (p) of interannual (factor "year") and age (factor "age") differences on female body length (L), clutch size (F), egg diameter (D), reproductive effort (E) and relative clutch mass (RC)]

Популяция [Population]	Схема анализа [Outline of analysis]	ANOVA					ANCOVA			
	Признак [Characteristic] Фактор [Factor]	L	F	D	E	RC	F	D	E	RC
Томск [Tomsk]	Год (1) [year]	—	—	**	—	—	—	*	—	—
	Возраст (2) [age]	**	—	**	—	—	—	*	—	—
	1×2	*	—	—	—	—	—	—	—	—
	L						**	**	—	—
Киров [Kirov]	Год (1) [year]	—	—	**	*	—	—	**	**	—
	Возраст (2) [age]	**	—	*	—	—	—	—	—	—
	1×2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	L						**	—	—	—
ЗБС [ZBS]	Год (1) [year]	**	**	**	**		**	**	**	
	Возраст (2) [age]	**	**	**	*		**	**	*	
	1×2	*	*	**	—		**	**	—	
	L						**	**	—	
Брянск [Bryansk]	Год (1) [year]	**	**	—	**	**	**	**	**	**
	Возраст (2) [age]	**	**	**	—	**	—	*	—	—
	1×2	—	—	**	*	—	*	**	*	—
	L						**	**	—	**
Минск [Minsk]	Год (1) [year]	—	—	*	—	*	—	*	—	—
	Возраст (2) [age]	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1×2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	L						*	—	—	—
Чернобыль [Chernobyl]	Год (1) [year]	**	**	**	**		**	**	**	
	Возраст (2) [age]	**	**	**	**		—	—	—	
	1×2	**	**	*	*		**	**	*	
	L						**	**	**	

Примечание. * p < 0,01; ** p < 0,05; «—» p > 0,05, отсутствие обозначений — нет данных для сравнения. По результатам дисперсионного анализа (ANOVA) и ковариационного анализа (ANCOVA) коварианса — длина тела (L).

[Note. * p < 0,01; ** p < 0,05; «—» p > 0,05, absence of symbols-no data for comparison. According to the results of ANOVA and ANCOVA, with body length (L) as covariate].

III. Особенности изменчивости репродуктивных характеристик самок каждой из исследованных популяций остромордой лягушки

III.1. *Чернобыль*. Плодовитость (F) варьирует в диапазоне от 140 до 3 185 яиц. Диаметр яйца (D) от 1,28 до 1,87 мм, причем значения менее 1,4 мм выявлены только в этой и двух других южных популяциях (Брянска и Минска) и только у 2-летних самок. Репродуктивное усилие (E) от 0,0074 до 0,0620. Второй показатель вклада в репродукцию, относительная масса кладки, использован во всех популяциях, кроме Чернобыля (см. табл. 1).

С возрастом наблюдалось увеличение F , а также D (см. табл. 1), но не показателей вклада в репродукцию. Однако возрастные различия самок связаны в значительной мере с различиями в их размерах. Следовательно, для проведения корректных сравнений репродуктивных характеристик как внутри данной популяции, так и между популяциями необходим учет не только возраста, но и длины тела. Результаты дисперсионного анализа влияния возраста и межгодовых различий на репродуктивные характеристики, а также ковариационного анализа с добавлением длины тела самок в качестве ковариансы приведены в табл. 5. У самок Чернобыля влияние на F , а также на все другие репродуктивные характеристики обоих факторов и их взаимодействие статистически значимо. Однако согласно результатам ковариационного анализа влияние возраста незначительно, в то время как длина тела (коварианса) оказывала значимое влияние на все репродуктивные характеристики, т.е. влияние возрастных различий сводилось целиком к различиям в размерах.

Увеличение плодовитости по мере увеличения длины тела происходит быстро (максимально быстро – в популяции Брянска – см. коэффициент b линейной регрессии, табл. 6). Корреляция плодовитости с возрастом сильная, положительная и статистически значимая, но слабее, чем с длиной тела (табл. 7). Увеличение плодовитости по мере увеличения возраста также происходит быстро, особенно при переходе от 2-летних к 3-летним самкам (см. табл. 1), однако скорректированные по длине тела средние значения плодовитости увеличиваются не столь резко и статистически незначимо (табл. 8 и 9). Увеличение D по мере увеличения длины тела происходит существенно медленнее, чем плодовитости (значение коэффициента b линейной регрессии минимально в сравнении с другими популяциями, см. табл. 6). Увеличение D по мере взросления также происходит медленнее, за исключением перехода от 2-летних к 3-летним самкам (см. табл. 1), при этом вообще не наблюдается увеличения скорректированных по длине тела средних значений диаметра яйца (табл. 8 и 9). Корреляция D с возрастом и с длиной тела положительная, но слабее, чем в случае плодовитости (табл. 7). Увеличение E по мере увеличения длины тела происходит медленно (в сравнении с увеличением F и D), но быстрее, чем в остальных популяциях (значение коэффициента b линейной регрессии максимально в сравнении с другими

популяциями – см. табл. 6). Корреляция *E* с возрастом и с длиной тела также положительная (и статистически значимая), но еще слабее, чем в случае *F* и *D* (см. табл. 7). Увеличение *E* по мере взросления также происходит медленно, за исключением перехода от 2-летних к 3-летним самкам (см. табл. 1), однако увеличения скорректированных по длине тела средних значений *E* вообще не происходит (см. табл. 8 и 9).

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Параметры линейной регрессии ($Y=a+bL$) каждой из репродуктивных характеристик (*Y*) по длине тела (*L*) *Rana arvalis*
[Parameters of linear regression ($Y=a+bL$) of each reproductive characteristic (*Y*) on body length (*L*) in *Rana arvalis*]

Характеристика [Characteristic]	F		D		E		RC	
Популяция [Population]	a	b	a	b	a	b	a	b
Томск [Tomsk]	–997,9	41,48	1,242	0,0093	0,0503	–0,00015	0,1997	0,00163
Киров [Kirov]	–1935,6	56,40	1,143	0,0104	–0,0011	0,00066	0,0887	0,00436
ЗБС [ZBS]	–1297,5	42,23	1,117	0,0110	0,0196	0,00021	0,2226	0,00196
Брянск [Bryansk]	–2784,8	77,33	1,164	0,0079	–0,0034	0,00069	–0,0384	0,00686
Минск [Minsk]	–779,2	31,56	1,009	0,0116	0,0230	0,00007	0,1170	0,00415
Чернобыль [Chernobyl]	–2221,8	66,06	1,212	0,0077	–0,0049	0,00077		

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения *b*, статистически значимо отличающиеся от 0.

[Note. Significant values of *b* are in bold].

III.2. *Минск*. *F* варьирует в диапазоне от 323 до 1 441 яиц, *D* – от 1,39 до 1,78 мм, причем, как уже отмечалось, значения менее 1,4 мм выявлены только у 2-летних самок. *E* – от 0,0113 до 0,0563; относительная масса кладки (*RC*) – от 0,199 до 0,422.

С возрастом наблюдалось увеличение *F* и *D* (см. табл. 1), но у показателей вклада в репродукцию *RC* и *E* это увеличение выявлено только при переходе от 2 к 3 годам, выражено слабо и статистически незначимо. Результаты дисперсионного и ковариационного анализов влияния возраста и межгодовых различий на репродуктивные характеристики приведены в табл. 5. Влияние на *F*, а также на другие репродуктивные характеристики (кроме фактора «годы» на *D*) обоих факторов и их взаимодействия незначимо. Согласно результатам ковариационного анализа влияние обоих факторов оставалось статистически незначимым (кроме фактора «годы» на *D* и *RC*), причем длина тела (коварианса) оказывала статистически значимое влияние только на *F*, т.е. влияние возрастных различий не может быть целиком сведено к различиям в размерах.

Таблица 7 [Table 7]

Корреляции репродуктивных характеристик с возрастом и длиной тела самок в пределах каждой из локальных популяций *Rana arvalis*
[Correlations of reproductive characteristics with age and body length of females within each local *Rana arvalis* population]

Корреляция [Correlation]	Возраст [Age]				Длина тела, мм [Body length, mm]			
Характеристика [Characteristic]	F	D	E	RC	F	D	E	RC
Популяция [Population]								
Томск [Tomsk]	0,252	0,266	–0,012	–0,007	0,516	0,364	–0,00518	0,075
Киров [Kirov]	0,213	0,419	0,040	0,091	0,771	0,486	0,287	0,275
ЗБС [ZBS]	0,087	0,421	0,015	0,147	0,553	0,460	0,106	0,190
Брянск [Bryansk]	0,504	0,627	0,272	0,415	0,841	0,560	0,429	0,652
Минск [Minsk]	0,036	–0,008	–0,128	–0,046	0,523	0,542	0,034	0,368
Чернобыль [Chernobyl]	0,604	0,426	0,297		0,808	0,528	0,444	

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения коэффициента корреляции Пирсона, статистически значимо отличающиеся от 0.

[Note. The significant Pearson correlation coefficients are in bold].

Увеличение *F* по мере увеличения длины тела происходит медленнее, чем у самок двух других южных популяций (см. коэффициент *b* линейной регрессии в табл. 6). Скорректированные по длине тела средние значения *F* увеличиваются также только в возрасте от 2 до 3 лет и статистически незначимо (см. табл. 8 и 9). Увеличение *RC* и *E* по мере увеличения длины тела происходит медленно (в сравнении с увеличением *F* и *D* – табл. 6). Увеличение по мере взросления скорректированных по длине тела средних значений *RC* и *E* вообще не происходит (см. табл. 8 и 9).

III.3. *Брянск.* *F* варьирует в диапазоне от 194 до 2 996 яиц. *D* – от 1,22 до 1,81 мм, как в двух других южных популяциях, значения менее 1,4 мм выявлены только у 2-летних самок. *E* – от 0,0051 до 0,0841, *RC* – от 0,075 до 0,473.

С возрастом наблюдалось увеличение *F* и *D* (см. табл. 1), для обеих характеристик статистически значимое в интервале от 2 до 4 лет. У показателей вклада в репродукцию (т.е. *RC* и *E*) выявлено такое же увеличение в возрасте от 2 до 4 лет. Согласно результатам дисперсионного анализа (табл. 5), влияние обоих факторов на каждую из репродуктивных характеристик (кроме фактора «годы» на *D* и фактора «возраст» на *E*) статистически значимо. Согласно результатам ковариационного анализа (см. табл. 5) влияние фактора «годы» на все характеристики значимо, а фактора «возраст» – значи-

мо только на ***D***. При этом длина тела (коварианса) оказывала статистически значимое влияние на все характеристики, кроме ***E***. Это означает, что только влияние возрастных различий на ***D*** не может быть сведено к различиям в длине тела.

Т а б л и ц а 8 [Table 8]

Скорректированные по длине тела средние значения репродуктивных характеристик самок различных популяций *Rana arvalis*
[Mean values of reproductive characteristics of females from different *Rana arvalis* populations, adjusted for body length]

Популяция [Population]	Возраст [Age]	Плодовитость ±95%CI [Clutch size ± 95%CI]	Диаметр яйца, мм [Egg diameter, mm]	E	RC
Томск [Tomsk]	3	1357±62	1,72±0,018	0,045±0,002	0,301±0,016
	4	1257±51	1,74±0,015	0,042±0,002	0,298±0,013
	5	1196±94	1,77±0,026	0,042±0,003	0,266±0,024
	Все [All]	<i>1107</i> ±36	1,72±0,010	0,042±0,001	0,285±0,008
Киров [Kirov]	3	1174±130	1,66±0,037	0,033±0,004	0,323±0,033
	4	1162±172	1,72±0,050	0,037±0,006	0,345±0,042
	5	928±257	1,70±0,075	0,029±0,009	0,279±0,073
	Все [All]	<i>951</i> ±83	1,68±0,024	0,033±0,003	0,316±0,020
ЗБС [ZBS]	3	1065±33	1,68±0,009	0,031±0,001	0,332±0,014
	4	1023±23	1,70±0,007	0,032±0,001	0,330±0,012
	5	921±31	1,74±0,009	0,031±0,001	0,318±0,018
	Все [All]	824±17	1,69±0,005	0,030±0,001	0,316±0,008
Брянск [Bryansk]	3	1254±56	1,61±0,016	0,032±0,002	0,324±0,014
	4	1467±97	1,63±0,028	0,036±0,003	0,355±0,024
	5	1226±212	1,68±0,062	0,032±0,007	0,340±0,053
	Все [All]	<i>1184</i> ±35	1,57±0,010	0,032±0,001	0,318±0,008
Минск [Minsk]	3	892±278	1,62±0,105	0,028±0,012	0,348±0,055
	4	572±439	1,50±0,157	0,014±0,026	0,267±0,087
	Все [All]	<i>865</i> ±120	1,60±0,036	0,027±0,004	0,334±0,028
Чернобыль [Chernobyl]	3	1307±42	1,64±0,012	0,036±0,001	
	4	1342±76	1,63±0,022	0,036±0,003	
	5	1573±172	1,57±0,050	0,036±0,006	
	Все [All]	<i>1127</i> ±28	1,61±0,008	0,033±0,001	

Примечание. После среднего значения приводятся верхняя и нижняя границы 95% доверительного интервала (95%CI). Одинаковым выделением (жирный шрифт, курсив или подчеркивание) отмечены значения, статистически значимо различающиеся между собой.

[*Note.* After mean value, the upper and lower limits of 95% confidence interval (95%CI) are given. Values statistically different from each other are marked identically (in bold, in italics or underlined)].

Т а б л и ц а 9 [Table 9]

Скорректированные по длине тела средние значения репродуктивных характеристик самок южных популяций *Rana arvalis*

[Mean values of reproductive characteristics of females from southern *Rana arvalis* populations, adjusted for body length]

Популяция [Population]	Возраст [Age]	Плодовитость ±95%CI [Clutch size ±95%CI]	Диаметр яйца, мм [Egg diameter, mm]	E	RC
Брянск [Bryansk]	2	826 ±74	1,54 ±0,020	0,033±0,0026	0,329±0,0176
	3	1131 ±61	1,59 ±0,016	0,030±0,0020	0,313±0,0117
	4	1734±105	1,61±0,030	0,032±0,0037	0,322±0,0230
	Все [All]	<u>1083</u> ±40	1,56±0,011	0,031±0,0012	0,311±0,0069
Минск [Minsk]	2	763±163	1,58±0,043	0,029±0,0053	0,348±0,0319
	3	945±253	1,64±0,066	0,026±0,0082	0,346±0,0484
	4	655±400	1,50±0,104	0,013±0,0182	0,263±0,0765
Чернобыль [Chernobyl]	Все [All]	<u>786</u> ±137	1,58±0,036	0,027±0,0043	0,330±0,0236
	2	617 ±54	1,57 ±0,018	0,035±0,0023	
	3	960 ±40	1,60 ±0,011	0,035±0,0014	
	4	1460±83	1,61±0,023	0,032±0,0029	
	Все [All]	<u>1077</u> ±31	1,59±0,008	0,033±0,0009	

Примечание. После среднего значения приводятся верхняя и нижняя границы 95% доверительного интервала (95%CI). Одинаковым выделением (жирный шрифт, курсив или подчеркивание) отмечены значения, статистически значительно различающиеся между собой.

[Note. After mean value, the upper and lower limits of 95% confidence interval (95%CI) are given. Values statistically different from each other are marked identically (in bold, in italics or underlined)].

Возрастание **F** по мере увеличения длины тела происходит максимально быстро в сравнении с самками двух других южных популяций (см. коэффициент **b** линейной регрессии в табл. 6), увеличение **D** – существенно медленнее. Скорректированные по длине тела средние значения **F** значительно увеличиваются в возрасте от 2 до 4 лет (см. табл. 8). Статистически значимое увеличение **D** по мере взросления выявлено у самок в возрасте от 2 до 3 лет (см. табл. 8). Увеличение **RC** и **E** по мере увеличения длины тела происходит медленно (в сравнении с увеличением **F** и **D** – см. табл. 6), однако наклон линии регрессии значительно отличается от нулевого. По мере взросления не происходит увеличения скорректированных по длине тела средних значений **RC** и **E** (табл. 8 и 9).

III.4. ЗБС. **F** варьирует в диапазоне от 350 до 2 138 яиц, **D** – от 1,43 до 2,05 мм, **E** – от 0,0097 до 0,0693, **RC** – от 0,178 до 0,450.

С возрастом наблюдалось увеличение **F** и **D** (см. табл. 1), статистически значимое в интервале от 3 до 4 лет. У показателей вклада в репродукцию **RC** и **E** не выявлено такого же значимого увеличения в возрасте от 3 до 4 лет.

Согласно результатам дисперсионного анализа (см. табл. 5) влияние факторов «годы» и «возраст» на F и D значимое, а на E и RC – незначимое. Согласно результатам ковариационного анализа (см. табл. 5) влияние факторов «годы» и «возраст» статистически значимо на все характеристики, кроме RC . При этом длина тела (коварианса) оказывала значимое влияние только на F и D . Это означает, что влияние возрастных различий на E не может быть сведено к различиям в длине тела.

Рост F по мере увеличения длины тела происходит относительно медленно, особенно в сравнении с самками южных популяций (см. коэффициент b линейной регрессии в табл. 6), увеличение D – быстрее, чем у южных популяций. Скорректированные по длине тела средние значения F незначительно уменьшаются в возрасте от 3 до 5 лет (см. табл. 8). Вместе с тем значимое увеличение D выявлено у самок в возрасте от 3 до 5 лет (см. табл. 8). Увеличение RC и E по мере увеличения длины тела происходит медленно (в сравнении с увеличением F и D , см. табл. 12), но статистически значимо. По мере взросления не происходит увеличения скорректированных по длине тела средних значений RC и E (см. табл. 8).

III.5. *Киров*. F варьирует в диапазоне от 166 до 1 781 яиц, D – от 1,44 до 1,91 мм, E – от 0,0067 до 0,0549, RC варьирует от 0,119 до 0,412.

С возрастом наблюдалось увеличение D (статистически значимое – только в интервале от 3 до 5 лет). F и показатели вклада в репродукцию (RC и E) с возрастом не увеличивались (см. табл. 1). Согласно результатам дисперсионного анализа (табл. 5) значимо влияние фактора «годы» на D и E и фактора «возраст» на D . Согласно результатам ковариационного анализа, влияние фактора «годы» на D и E оставалось значимым, а фактора «возраст» на все характеристики незначимо. При этом длина тела (коварианса) оказывала статистически значимое влияние только на F . Это означает, что влияние возрастных различий на репродуктивные характеристики сводится к различиям в длине тела, однако связь каждой из них (кроме F) с длиной тела остается слабой.

Увеличение F по мере увеличения длины тела происходит не так быстро, как в популяциях Брянска и Чернобыля (см. коэффициент b линейной регрессии в табл. 1), увеличение D – несколько быстрее, чем в тех же популяциях. Скорректированные по длине тела средние значения D увеличиваются в возрасте от 3 до 4 лет. Скорректированные по длине тела средние значения F , RC и E с возрастом не изменяются (см. табл. 8). По мере увеличения длины тела не происходит увеличение RC и E : соответствующие коэффициенты b линейной регрессии не отличаются от нуля (см. табл. 6).

III.6. *Томск*. F варьирует в диапазоне от 272 до 2 292 яиц, D – от 1,43 до 1,99 мм, E – от 0,0109 до 0,0873, RC – от 0,088 до 0,429.

С возрастом наблюдалось увеличение D (значимое – только в интервале от 3 до 4 лет, см. табл. 1). Однако F и показатели вклада в репродукцию (RC и E) с возрастом не увеличивались. Согласно результатам дисперсионного анализа (см. табл. 5) влияние факторов «годы» и «возраст» статистически значимо только на D . Согласно результатам ковариационного анализа влияние обоих этих факторов на D оставалось статистически значимым, а на все остальные характеристики – незначимым. При этом длина тела (коварианса) оказывала статистически значимое влияние только на F и D . Это означает, что влияние возрастных различий на каждую из репродуктивных характеристик, кроме D , сводится к различиям в длине тела.

Рост F по мере увеличения длины тела происходит так же быстро, как в популяции ЗБС, но медленнее, чем в популяциях Брянска и Чернобыля (см. коэффициент b линейной регрессии в табл. 6), увеличение D – несколько быстрее, чем в популяциях Брянска и Чернобыля. По мере увеличения длины тела не происходит увеличения RC и E : соответствующие коэффициенты b линейной регрессии не отличаются от нуля (см. табл. 6). Так же, как в популяции Кирова, скорректированные по длине тела средние значения D увеличиваются в возрасте от 3 до 4 лет. Скорректированные по длине тела средние значения F , RC и E не изменяются с возрастом (см. табл. 8).

IV. Межпопуляционные сравнения по репродуктивным характеристикам

IV.1. Сравнения по характеру изменения каждой из репродуктивных характеристик в зависимости от возраста и длины тела.

Плодовитость. Для оценки межпопуляционных различий применяли схему двухфакторного дисперсионного анализа, с факторами «возраст» (градации: 3, 4 и 5 лет) и «популяция» (все популяции, кроме Минска, где среди самок отсутствуют 5-летние). Влияние обоих факторов, а также их взаимодействия статистически значимы (табл. 10).

Последнее объясняется тем, что в каждой из популяций направление изменений средневозрастных значений F неодинаково (см. табл. 1): в популяции Томска F не увеличивалась по мере взросления до возраста 6 лет, в популяции ЗБС и Чернобыля – увеличивалась, в популяции Брянска – также увеличивалась, но только до возраста 4 лет, в популяции Минска – не изменялась (вероятно, из-за отсутствия в выборке самок старших возрастов). Средние значения F популяций Брянска и Томска (которые не различались между собой) статистически значимо выше, чем у всех других популяций (кроме различия между Томском и ЗБС), у самок ЗБС – больше, чем у самок Чернобыля, средние значения F самок Кирова и ЗБС между собой не различались, но у самок ЗБС и Чернобыля средняя F выше, чем у самок Минска

(табл. 11). Следует также отметить, что выявленные различия не соответствуют средним размерам самок (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 10 [Table 10]

Влияние межпопуляционных и возрастных различий на репродуктивные характеристики *Rana arvalis*
[Influence of interpopulation and age differences on reproductive characteristics in *Rana arvalis*]

Признак [Characteristic]	Фактор [Factor]	ANOVA			ANCOVA		
		d.f.	F-test	p	d.f.	F-test	p
L	Популяция (1) [Population]	5	31,1	0,000			
	Возраст (2) [Age]	2	181,8	0,000			
	1 × 2	10	15,2	0,000			
F	L (коварианса) [L (covariate)]	1			1	1054,2	0,000
	Популяция (1) [Population]	4	60,4	0,000	4	74,7	0,000
	Возраст (2) [Age]	2	45,7	0,000	2	1,6	0,203
	1 × 2	8	17,7	0,000	8	5,1	0,000
D	L (коварианса) [L (covariate)]	1			1	191,9	0,000
	Популяция (1) [Population]	4	26,7	0,000	4	40,9	0,000
	Возраст (2) [Age]	2	36,3	0,000	2	5,5	0,004
	1 × 2	8	2,3	0,019	8	3,20	0,001
E	L (коварианса) [L (covariate)]	1			1	46,1	0,000
	Популяция (1) [Population]	4	58,2	0,000	4	63,0	0,000
	Возраст (2) [Age]	2	5,6	0,004	2	1,8	0,165
	1 × 2	8	2,4	0,015	8	1,3	0,223
RC	L (коварианса) [L (covariate)]	1			1	30,3	0,000
	Популяция (1) [Population]	3	23,4	0,000	3	11,1	0,000
	Возраст (2) [Age]	2	5,7	0,003	2	2,8	0,062
	1 × 2	6	2,6	0,017	6	1,3	0,241

Примечание. Результаты дисперсионного (ANOVA) и ковариационного (ANCOVA) анализов. F-test – F-критерий.

[Note. The results of ANOVA and ANCOVA. F-test – F-criterion].

Ковариационный анализ выявил статистически значимое влияние длины тела в качестве ковариансы (см. табл. 10). Скорректированное по длине тела среднее значение *F* популяции Брянска больше, чем у популяций Чернобыля и Томска, которые, в свою очередь, превосходили популяции Кирова, ЗБС и Минска (различия между последними тремя популяциями статистически

незначимы, см. табл. 8). Таким образом, направленность межпопуляционных различий по скорректированным средним значениям F не совпадала с результатами сравнений средних значений. Возрастная динамика скорректированных по длине тела средних значений F (см. табл. 8) сильно различалась между популяциями: в интервале от 3 до 5 лет эти значения уменьшались у самок популяций Томска, ЗБС и Минска, но оставались без изменений в популяции Брянска и даже увеличивались в популяции Чернобыля. Этим различиям соответствуют более быстрый рост значений F у самок Чернобыля и Брянска с увеличением длины тела по сравнению с самками других популяций (см. табл. 6), а также более высокие значения коэффициентов корреляции F с длиной тела у самок этих двух популяций (см. табл. 7). Поскольку у самок популяций Брянска, Минска и Чернобыля первое размножение происходит в возрасте 2 лет, возрастная динамика скорректированных средних значений F рассмотрена отдельно для этих популяций (см. табл. 9). Во всех трех популяциях эти средние значения существенно ниже у двухлетних самок, чем у самок более старших возрастов, различия между 2- и 3-летними самками выявлены в популяциях Брянска и Чернобыля.

Таблица 11 [Table 11]

**Сравнения средних значений репродуктивных характеристик самок
различных популяций *Rana arvalis***
[Comparison of mean values of reproductive characteristics of
females from different *Rana arvalis* populations]

Популяция [Population]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Чернобыль [Chernobyl]
2 года [2 years]						
Томск [Tomsk]						
Киров [Kirov]	—		—	—	—	—
ЗБС [ZBS]	—	—			—	—
Брянск [Bryansk]	—	*	—		—	**
Минск [Minsk]	—	—	—	*		—
Чернобыль [Chernobyl]	—	—	—	—	—	
3 года [3 years]						
Томск [Tomsk]		**	**	—	—	**
Киров [Kirov]	**		—	**	—	—
ЗБС [ZBS]	**	*		**	—	—
Брянск [Bryansk]	**	—	**		—	**

Окончание табл. 11 [Table 11 (end)]

Популяция [Population]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Чернобыль [Chernobyl]
Минск [Minsk]	—	—	—	—		—
Чернобыль [Chernobyl]	**	—	**	—	—	
4 года [4 years]						
Томск [Tomsk]		—	**	**	*	**
Киров [Kirov]	—		—	**	—	**
ЗБС [ZBS]	**	—		**	—	**
Брянск [Bryansk]	**	—	*		**	**
Минск [Minsk]	**	**	**	**		**
Чернобыль [Chernobyl]	**	*	**	—	**	
5 лет [5 years]						
Томск [Tomsk]		—	**	**		**
Киров [Kirov]	—		—	**		**
ЗБС [ZBS]	—	—		**		**
Брянск [Bryansk]	—	—	—			—
Минск [Minsk]						
Чернобыль [Chernobyl]	**	*	**	**		
Все возрасты вместе [All ages together]						
Томск [Tomsk]		**	**	—	**	**
Киров [Kirov]	**		—	**	—	—
ЗБС [ZBS]	**	**		**	*	*
Брянск [Bryansk]	**	**	**		**	**
Минск [Minsk]	**	**	**	—		—
Чернобыль [Chernobyl]	**	**	**	—	—	

Примечание. Выше диагонали – плодовитость F , ниже – диаметр яйца D ; * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$; отсутствие обозначений – нет данных для сравнения.

[Note. Above the diagonal - clutch size F , below - egg diameter D ; * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$, absence of symbols - no data for comparison].

Диаметр яйца. Статистически значимое увеличение средневозрастных значений наблюдалось во всех популяциях, различия между популяциями

также статистически значимы (см. табл. 1 и 10). Максимальным (и отличающимся от всех других популяций) средним значением D характеризуется популяция Томска (см. табл. 1), что соответствует минимальной длительности сезона активности вида в данной части ареала. Средние значения D популяций Кирова и ЗБС больше, чем у популяций Брянска, Минска и Чернобыля. Различия между этими тремя более южными популяциями статистически незначимы, из них минимальное значение D – в популяции Брянска. Наклон линии регрессии D по длине тела у популяций ЗБС, Кирова и Томска несколько больше, чем в южных популяциях (см. табл. 6), однако корреляция D с длиной тела несколько выше в южных популяциях (см. табл. 7). Межпопуляционные различия по скорректированным по длине тела среднепопуляционным значениям D имеют такую же направленность и могут быть выражены еще сильнее. Отличия популяций Томска от популяций Кирова и ЗБС статистически значимы, отличия каждой из этих популяций от трех южных популяций – также (табл. 8). Минимально низкое скорректированное среднее значение D популяции Брянска статистически значимо отличалось от такового популяции Чернобыля. Следует также отметить, что возрастное увеличение D выражено более отчетливо (чем в случае плодовитости), и у самок трех более северных популяций наблюдается также для скорректированных по длине тела средневозрастных значений, хотя у популяций Томска и Кирова эти различия находятся на пределе статистической значимости (см. табл. 8). Это означает также, что уже у трехлетних самок популяций Томска, Кирова и ЗБС (которые размножаются в этом возрасте впервые) относительные размеры яиц превышают таковые у самок более южных популяций (многие из которых размножаются в этом возрасте во второй раз). У самок популяций Брянска, Минска и Чернобыля первое размножение происходит в возрасте 2 лет, при этом средние размеры яиц существенно мельче, чем у самок более старших возрастов (табл. 1). Возрастная динамика скорректированных средних значений D рассмотрена также отдельно для трех южных популяций (см. табл. 9). Как и в случае плодовитости, во всех трех популяциях эти скорректированные средние значения D двухлетних самок существенно меньше, чем у самок более старших возрастов, различия между 2- и 3-летними самками статистически значимы (кроме популяции Минска).

Репродуктивное усилие и относительная масса кладки. На E статистически значимое влияние оказывали не только межпопуляционные, но и возрастные различия (см. табл. 1 и 10), однако изменения средневозрастных значений не проявляли определенной направленности. С возрастом не наблюдалось также однотипных изменений E в различных популяциях, что соответствует статистически значимому влиянию взаимодействия факторов «популяция \times возраст». Однако при учете влияния длины тела сохранялось значимым только влияние межпопуляционных различий, а влияния возрастных различий и взаимодействия двух факторов становились незначимыми

(см. табл. 10). Максимальное среднепопуляционное значение E , превышавшее средние значения всех других популяций, у самок Томска, минимальное (меньше, чем у всех других популяций) – у самок Минска (см. табл. 1 и 12). Остальные популяции не различались между собой, за исключением более высокого среднепопуляционного значения E популяции Брянска по сравнению с ЗБС. У самок популяций Брянска и Чернобыля коэффициент наклона линии регрессии E по длине тела статистически значимо отличался от нуля и превышал значения такового самок Кирова и Томска (не отличался от нуля, см. табл. 6). Корреляция E с длиной тела у самок популяций Брянска и Чернобыля также статистически значима (см. табл. 7). При учете влияния длины тела межпопуляционные различия (максимум – в популяции Томска) в целом сохранялись, за исключением большего скорректированного среднего значения популяции Чернобыля, отличающегося от популяций Минска и ЗБС. Выраженной возрастной динамики скорректированных средних в пределах каждой из популяций также не наблюдалось, различий между 3- и 4-летними самками не выявлено (см. табл. 8). Различий по скорректированному среднему E не выявлено и по результатам ковариационного анализа трех южных популяций (см. табл. 9).

Т а б л и ц а 12 [Table 12]

**Сравнения средних значений репродуктивных характеристик
самок всех возрастов различных популяций *Rana arvalis*
[Comparison of mean values of reproductive characteristics
in females of all ages from different *Rana arvalis* populations]**

Популяция [Population]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Чернобыль [Chernobyl]
2 года [2 years]						
Томск [Tomsk]						
Киров [Kirov]			–	–	–	–
ЗБС [ZBS]				–	–	–
Брянск [Bryansk]		–			–	–
Минск [Minsk]		–		–		–
Чернобыль [Chernobyl]						
3 года [3 years]						
Томск [Tomsk]		**	**	**	**	**
Киров [Kirov]	–		–	–	–	–
ЗБС [ZBS]	**	–		–	–	**
Брянск [Bryansk]	**	–	–		–	–

Окончание табл. 12 [Table 12 (end)]

Популяция [Population]	Томск [Tomsk]	Киров [Kirov]	ЗБС [ZBS]	Брянск [Bryansk]	Минск [Minsk]	Чернобыль [Chernobyl]
Минск [Minsk]	*	—	—	—		—
Чернобыль [Chernobyl]						
4 года [4 years]						
Томск [Tomsk]		—	**	—	**	**
Киров [Kirov]	*		—	—	*	—
ЗБС [ZBS]	**	—		**	—	**
Брянск [Bryansk]	**	—	**		**	—
Минск [Minsk]	—	—	—	—		*
Чернобыль [Chernobyl]						
5 лет [5 years]						
Томск [Tomsk]		**	**	—		—
Киров [Kirov]	—		—	—		—
ЗБС [ZBS]	**	—		—		*
Брянск [Bryansk]	**	*	—			—
Минск [Minsk]						
Чернобыль [Chernobyl]						
Все возрасты вместе [All ages together]						
Томск [Tomsk]		**	**	**	**	**
Киров [Kirov]	*		—	—	*	—
ЗБС [ZBS]	**	—		*	*	—
Брянск [Bryansk]	**	—	**		**	—
Минск [Minsk]	*	—	—	—		*
Чернобыль [Chernobyl]						

Примечание. Выше диагонали – репродуктивное усилие E , ниже – относительная масса кладки. * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$; отсутствие обозначений – нет данных для сравнения.

[Note. Above the diagonal - reproductive effort E , below - relative clutch mass. * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; «—» $p > 0,05$, absence of symbols – no data for comparison].

Межпопуляционные и возрастные различия по RC в целом сходны с таковыми по E (см. табл. 1, 8 и 9). Согласно результатам ковариационного

анализа статистически значимое влияние оказывают только межпопуляционные различия, но не возрастные изменения и не взаимодействие этих двух факторов (см. табл. 10). Популяция Томска характеризовалась минимальным скорректированным по длине тела средним значением RC и статистически значимо отличалась от каждой из остальных популяций, которые не различались между собой (см. табл. 12). Отсутствие влияния возрастных различий проявлялось в том, что средние значения относительной массы кладки не изменялись в интервале между 3 и 4 годами, а также между 2 и 3 годами у двух южных популяций (см. табл. 8).

IV.2. Популяционные особенности взаимосвязей репродуктивных характеристик.

Межпопуляционные сравнения по силе взаимосвязи F и D с RC и E . Выявленное более быстрое увеличение F и RC по мере увеличения размеров самок популяций Чернобыля и Брянска (в сравнении с остальными популяциями) указывает на то, что в этих южных популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален. Подтверждением этому служит максимально высокая корреляция F с RC (или с E) у самок этих южных популяций (табл. 13). Эта корреляция ненамного ниже (и также статистически значима) у самок всех остальных, в том числе и двух северных популяций. Кроме того, у самок всех популяций эта корреляция остается высокой и статистически значимой при исключении влияния длины тела, т.е. при вычислении частной корреляции между F и RC (табл. 13).

Корреляции D и RC существенно ниже (чем F и RC) у самок всех популяций, хотя статистически значимые значения выявлены у всех популяций, кроме Кирова и Томска. Во всех популяциях эта корреляция становится ниже и статистически незначимой (кроме Чернобыля) при исключении влияния длины тела, т.е. при вычислении частной корреляции между F и RC (см. табл. 13).

Это указывает на существенное значение размеров самок при формировании вклада D в репродуктивное усилие. Таким образом, во всех исследованных популяциях вклад F в репродуктивное усилие (в RC и в E) не связан непосредственно с размерами самок и больше вклада D . Вместе с тем наиболее слабое ограничение репродуктивного усилия (т.е. увеличение как F , так и D) длительностью сезона активности выявлено в южных популяциях. Высокая положительная корреляция длины тела с F и D у самок этих популяций может быть следствием наличия в составе выборок двухлетних самок, характеризующихся очень низкими значениями F и D , а также длиной тела, близкой к минимальной (см. табл. 1).

Межпопуляционные сравнения по знаку и величине корреляций F и D . Общепринято считать, что величина и знак корреляции между F и D отражают репродуктивную стратегию популяций с различной длительностью сезона активности. У самок популяций Чернобыля и Брянска эта корреля-

ция положительная и сравнительно невысокая, но статистически значимая (у популяции Минска – незначимая), у популяций ЗБС и Томска – существенно ниже, хотя тоже значимая (см. табл. 13).

Т а б л и ц а 13 [Table 13]

**Корреляции между репродуктивными характеристиками
самок разных популяций *Rana arvalis*
[Correlations between reproductive characteristics
in females from different *Rana arvalis* populations]**

Популяция [Population]	Репродуктивная характеристика [Reproductive characteristic]	<i>F</i>	<i>D</i>	<i>RC</i>
Томск [Tomsk]	<i>F</i>		0,144*	0,472**
	<i>D</i>	–0,083		0,124
	<i>RC</i>	0,509**	0,101	
Киров [Kirov]	<i>F</i>		0,328*	0,554**
	<i>D</i>	0,006		0,191
	<i>RC</i>	0,509**	0,067	
ЗБС [ZBS]	<i>F</i>		0,094**	0,631**
	<i>D</i>	–0,229**		0,148*
	<i>RC</i>	0,645**	0,060	
Брянск [Bryansk]	<i>F</i>		0,284**	0,784**
	<i>D</i>	–0,288**		0,369**
	<i>RC</i>	0,592**	0,064	
Минск [Minsk]	<i>F</i>		0,410	0,711**
	<i>D</i>	0,196		0,483*
	<i>RC</i>	0,643**	0,346	
Чернобыль [Chernobyl]		<i>F</i>	<i>D</i>	<i>E</i>
	<i>F</i>		0,325**	0,777**
	<i>D</i>	–0,203**		0,487**
	<i>E</i>	0,791**	0,332**	

Примечание. В популяции Чернобыля вместо относительной массы кладки (*RC*) использовано репродуктивное усилие (*E*). * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$. Коэффициент корреляции Пирсона (выше диагонали) и частная корреляция с учетом длины тела (ниже диагонали).
[*Note.* In the population of Chernobyl reproductive effort (*E*) is used instead of relative clutch mass (*RC*). * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$. The Pearson correlation coefficient (above the diagonal) and partial correlation with body length control (below the diagonal)].

При исключении влияния длины тела, т.е. при вычислении частной корреляции между *F* и *D*, во всех популяциях наблюдалось изменение величины и направленности этой взаимосвязи. При этом у самок популяций Чернобыля, Брянска и ЗБС эта частная корреляция слабая отрицательная и статистически значимая, а у остальных (включая и популяцию Минска) – не отличающаяся от нуля. Таким образом, в случае отсутствия ограниче-

ний длительностью сезона активности увеличение вклада в репродуктивное усилие возможно благодаря одновременному повышению плодовитости и увеличению размеров яиц. При наличии такого ограничения (обычно у более северных популяций) увеличение репродуктивного усилия, прежде всего за счет увеличения размеров яиц, у большинства самок делает невозможным одновременное его увеличение за счет плодовитости.

Межпопуляционные сравнения по силе различий между размножающимися впервые самками и самками более старших возрастов по совокупности репродуктивных характеристик. Выявленные в каждой из популяций сильные отличия впервые размножающихся самок младшего возраста от более старших возрастов по *F* и *D* позволяют поставить задачу количественной оценки величины этих различий по совокупности исследованных репродуктивных характеристик (*F*, *D* и *RC*). С помощью дискриминантного анализа сравнивали каждую из возрастных групп самок (за исключением особей старше 5 лет, встречающихся сравнительно редко) в пределах каждой из популяций (табл. 14).

Т а б л и ц а 14 [Table 14]

Количественная оценка различий между самками разных возрастов в пределах одной популяции *Rana arvalis* по совокупности репродуктивных характеристик (*F*, *D* и *E*)
[Multidimensional qualitative estimation of differences between females of different ages within one *Rana arvalis* population, considering all reproductive characteristics (*F*, *D* and *E*)]

Популяция [Population]	Сравнение возрастов [Comparison of ages]				
	2- и 3-лет-ние	2- и 4-лет-ние	3- и 4-лет-ние	3- и 5-лет-ние	4- и 5-лет-ние
Томск [Tomsk]			0,43	2,16	0,69
Киров [Kirov]			2,46	5,09	1,26
ЗБС [ZBS]			0,34	1,87	0,65
Брянск [Bryansk]	2,51	9,94	2,68		
Минск [Minsk]	1,48				
Чернобыль [Chernobyl]	1,99	13,24	5,26		

Примечание. В ячейках таблицы – расстояния по Махаланобису, статистически значимые различия ($p < 0,05$) выделены жирным шрифтом.
[Note. In the table cells - Mahalanobis distances, statistically significant differences ($p < 0,05$) are in bold].

В популяциях Чернобыля и Брянска различия между 2- и 3-летними самками существенно слабее, чем между 2- и 4-летними, в то время как различия между 3-и 4-летними – такие же (Брянск) или сильнее (Чернобыль), чем между 2- и 3-летними. Поскольку 3-летние самки представлены размно-

жающимися впервые и размножающимися во второй раз, наиболее сильные различия, связанные со своеобразием впервые размножающихся самок, следует ожидать между 2- и 4-летними, что и наблюдалось в действительности. Аналогичные возрастные различия выявлены и в популяциях ЗБС, Кирова и Томска, но поскольку возраст первого размножения составлял не 2, а 3 года, как у южных популяций, то наиболее сильные различия выявлены между 3- и 5-летними самками (см. табл. 14).

Обсуждение

Географическая изменчивость возраста, длины тела и репродуктивных характеристик при первом размножении. У самок остромордой лягушки возраст достижения половой зрелости увеличивается в пределах ареала по мере сокращения длительности сезона активности. В Днепропетровской области (Украина) [11] и в Минской области (Беларусь) [20], т.е. в южной части ареала вида, первое размножение происходит после 2-й или (реже) после 3-й зимовки. В популяции Брянска, а также в популяциях Чернобыльского р-на Украины [4] первое размножение происходит после 2-й или после 3-й зимовки. В популяции Кировской обл. [1] первое размножение обычно происходит после 3-й зимовки, реже – после 4-й и крайне редко – после 2-й зимовки. В популяции Томска сохраняется тенденция увеличения возраста первого размножения: у большей части самок этот возраст составляет уже не 3, а 4 года.

Поскольку по мере сокращения длительности сезона активности происходит снижение величины ежегодных приростов [3, 20], размеры особей при первом размножении также уменьшаются. Сравнительно низкое значение средней длины тела трехлетних самок выявлено в популяции Томска, сходные с ними по размерам трехлетние самки – в популяции Кировской области, а в наиболее северной популяции Ханты-Мансийского автономного округа отмечено минимальное значение длины тела [17]. Максимальные размеры трехлетних самок отмечены в популяции Брянска.

Впервые размножающиеся в раннем возрасте самки характеризуются также своеобразием репродуктивных характеристик (в сравнении с самками более старших возрастов той же популяции), что, очевидно, связано с их мелкими размерами и сравнительно невысокой долей ресурсов, направляемых на репродукцию. В южных популяциях 2-летние самки существенно отстают от более старших возрастов по относительным величинам плодовитости и размеров яиц (скорректированным по длине тела средним значениям F и D , см. табл. 13). В более северных популяциях 3-летние самки также уступают более старшим возрастам по относительной величине размеров яиц.

Географическая изменчивость возрастного состава и возрастной динамики длины тела. В южных популяциях доля 4-летних самок (а в не-

которых уже и 3-летних) сравнительно низкая. В более северных популяциях 2-летние самки встречаются крайне редко, а доля 4-летних превышает долю 3-летних. Это обуславливает увеличение среднего возраста по мере сокращения сезона активности. Вместе с тем, как показано нами на примере популяции Брянска, величина ежегодных приростов в южных популяциях настолько высока, что средняя длина тела превышает таковую самок более северных популяций. Сходные высокие приросты наблюдались и у самок Чернобыльского р-на [4]. Длина тела самок в каждом из возрастов существенно уменьшается в популяции Томска и в Кировской обл. [21]. В популяциях Ханты-Мансийского автономного округа выявлены минимальные ежегодные приросты [17]. Снижение средних размеров по мере увеличения среднего возраста показано и для других популяций остромордой лягушки, а также для нескольких популяций травяной лягушки [22]. Таким образом, у бурых лягушек северных популяций в ряде случаев увеличение среднепопуляционных значений возраста связано с уменьшением величины ежегодных приростов и не приводит к увеличению средних размеров.

Географическая изменчивость репродуктивных характеристик и межпопуляционные различия в характере их взаимосвязи с длиной тела и с возрастом. Согласно нашим и литературным данным [11], плодовитость самок остромордой лягушки по мере сокращения длительности сезона активности изменяется не направленно, достигая высоких среднепопуляционных значений как в южной, так и в северной части ареала. Согласно Бervenу [8], созревание в раннем возрасте в южных популяциях (даже в ущерб увеличению плодовитости при первом размножении) объясняется высокой постметаморфозной смертностью, в том числе и после достижения половой зрелости, что делает невыгодным отсрочку первого размножения. Наши данные по возрастному составу самок остромордой лягушки указывают на высокую смертность по достижении половой зрелости, поэтому предположение Бервена подходит для объяснения межпопуляционных различий в размерах и плодовитости остромордой лягушки.

Изменение среднепопуляционных значений размеров яиц имеет четко выраженную направленность: они увеличиваются по мере сокращения длительности сезона активности. Согласно нашим данным, эта тенденция не соответствует ненаправленному изменению среднепопуляционных значений размеров самок, но полностью совпадает с увеличением средних возрастов. Согласно предположению Бервена [8], первопричиной увеличения диаметра яйца в горных популяциях *R. sylvatica* является сильное воздействие отбора на размеры яиц при сравнительно высокой выживаемости по завершении метаморфоза. Поскольку увеличение плодовитости связано с более крупными размерами самок, в горных популяциях должна происходить отсрочка первого размножения на один год, в результате чего самки не только производят крупные яйца, но и сильно повышают плодовитость. Вместе с тем

по мере приближения к северной границе ареала *R. sylvatica* наблюдается значительное уменьшение средних размеров половозрелых особей, несмотря на увеличение их среднего возраста. С этим связано уменьшение не только плодовитости, но и средних размеров яиц у самок северных популяций *R. sylvatica*, что совпадает с выявленным нами у остромордой лягушки снижением плодовитости, но не соответствует увеличению размеров яиц в северных популяциях, причем не только абсолютных значений, но и нормированных по длине тела. Следует также добавить, что снижение плодовитости может быть обусловлено также средовыми ограничениями (коротким сезоном активности) на величину ежегодных приростов длины тела, что подтверждается выявленным статистически значимым влиянием межгодовых различий на репродуктивные характеристики.

Величина репродуктивного усилия максимальна у самок южных популяций *R. arvalis* и уменьшается по мере сокращения сезона активности [11]. Аналогичные результаты получены для *R. sylvatica* [8]: нормированный по длине тела объем кладки выше у самок равнинной популяции по сравнению с горной, несмотря на их сравнительно мелкие размеры.

Исследования, выполненные другими авторами на остромордой лягушке и других видах бесхвостых амфибий, в большинстве случаев выявляют положительную корреляцию репродуктивных характеристик с возрастом и длиной тела (см. табл. 7 и 15). При наличии сопоставимых данных [5, 23, 24] подтверждается выявленная нами для остромордой лягушки тенденция более сильной зависимости всех характеристик, кроме размеров яиц, от длины тела, чем от возраста. Вместе с тем в большинстве публикаций рассмотрены взаимосвязи репродуктивных характеристик с размерами самок (но не с их возрастом), причем у большинства исследованных видов корреляция с плодовитостью сильнее, чем с размерами яиц (табл. 15).

Географические различия в характере взаимосвязи между репродуктивными характеристиками. Выявленная нами наиболее сильная положительная корреляция между размерами яиц и плодовитостью самок популяции Чернобыля (а также двух других южных популяций) соответствует высоким значениям относительной массы кладки у самок тех же южных популяций. Результаты лабораторного содержания самок *R. temporaria* из популяции юга Швеции [14] подтверждают, что при достаточном количестве пищи происходит не только их рост, но и одновременное увеличение размеров яиц и плодовитости. Однако в двух других популяциях травяной лягушки [23, 24] выявлена статистически значимая отрицательная частная корреляция между размерами яиц и плодовитостью при исключении влияния длины тела.

Необходимость формировать более крупные яйца в популяциях *R. arvalis* из местообитаний с кислой водой в нерестовых водоемах ведет к отрицательной корреляции размеров и числа яиц в кладках самок таких популяций. У популяций из местообитаний со сходной длительностью сезона активно-

Т а б л и ц а 15 [Table 15]

Корреляции возраста и длины тела самок бесхвостых земноводных с репродуктивными характеристиками
 [Correlations of age and body length in anuran females with reproductive characteristics]

Вид [Species]	Популяция [Population]	Корреляция возраста [Correlation of age with]				Корреляция длины тела [Correlation of body length with]				Корре- ляция [Corre- lation]	Литера- турный источник [Reference]
		F	D	E	RC	F	D	E	RC		
<i>Rana arvalis</i>	Талица, Свердловская обл., Россия [Talitsa, Sverdlovsk Oblast, Russia]	-0,221	0,336	-0,196	-0,163			-0,234	-0,033		[16]
<i>R. arvalis</i>	Швеция, кислые водоемы [Sweden, acidic ponds]	++	+			++	++			--	[5]
<i>R. arvalis</i>	Швеция, нейтральные водоемы [Sweden, neutral ponds]	0	++			++	0			0	[5]
<i>R. temporaria</i>	ЗБС, Московская обл., Россия [ZBS, Moscow Oblast, Russia]	0,280	0,380	-0,04	0,175	0,496	0,439	0,058	0,233	-0,058*	[23]
<i>R. temporaria</i>	Ирландия [Ireland]	0,093	0,488		0,330	0,717	0,291		0,418	0,096*	[24]
<i>R. temporaria</i>	Страна Басков, юго-запад Франции [Basque Country, South-West of France]					0,580			0,390		[25]
<i>R. kukunoris</i>	Китай, Гималаи, 3450 над ур. м. [China, the Himalayas, 3450 above sea level]					0,730			0,240	0,420	[26]
<i>R. kukunoris</i>	Китай, Гималаи, 11 популяций от 2000 до 3450 над ур. м. [China, the Himalayas, 11 populations from 2000 to 3450 above sea level]									0	[27]
<i>R. kunyuensis</i>	Юж. Китай, гора Куньчу [Southern China, Mountain Kunyu]					0,784					[28]
<i>Bufo viridis</i>	Сев.-зап. Италия [Northwest Italy]					0,748	0,237				[29]
<i>B. viridis</i>	Измир, Турция [Izmir, Turkey]					0,617					[30]

Продолжение табл. 15 [Table 15 (continuation)]

<i>Anaxyrus fowleri</i>	Оз. Эри, Канада [Lake Erie, Canada]					0,469						[31]
<i>B. calamita</i>	Юго-зап. Испания [Southwest Spain]					0,709	0,635				-0,357	[32]
<i>Pelobates cultripes</i>	Юго-зап. Испания [Southwest Spain]					0,483	0,479				-0,439	[32]
<i>P. fuscus</i>	Оз. Лебязье, Саратовская обл., Россия [Lake Lebyazhie, Saratov Oblast, Russia]					0,721	0,590			0,880		[33]
<i>P. fuscus</i>	Оз. Садок, Саратовская обл., Россия [Lake Sadok, Saratov Oblast, Russia]					0,663	0,650			0,950		[33]
<i>P. fuscus</i>	Оз. Кругленькое, Саратовская обл., Россия [Lake Kruglen'koe, Saratov Oblast, Russia]					0,787				0,990		[33]
<i>P. fuscus</i>	Оз. Коблово, Саратовская обл., Россия [Lake Koblovo, Saratov Oblast, Russia]					0,800	0,525			0,930		[33]
<i>Physalaemus gracilis</i>	De Maldonado, Уругвай [Uruguay]					++	++				0	[34]
<i>Ph. biligonigerus</i>	De Rivera, Уругвай [Uruguay]					0	0				--	[34]
<i>Ranidella signifera</i>	Юж. Австралия [South Australia]					+	0			0	-0,403	[35]
<i>Hyla intermedia</i>	Cameri Novara, Италия [Italy]					++	++					[36]
<i>H. labialis</i>	Колумбия, Анды, 3 500 м [Columbia, the Andes]					0,387					-0,447	[37]
<i>H. labialis</i>	Колумбия, Анды, 2 700 м [Columbia, the Andes]					0,806					-0,557	[37]
<i>H. labialis</i>	Колумбия, Анды, 2 000 м [Columbia, the Andes]					0,557					-0,490	[37]

О к о н ч а н и е т а б л. 15 [Table 15 (end)]

<i>Rhacophorus omeimonitis</i>	Зап. Китай, 1700 м над у.м. [West China, 1700 m above sea level]	0,496	-0,716			0,845	-0,460		-0,402	[38]
<i>Rh. omeimonitis</i>	Зап. Китай, 1000 м над ур. м. [West China, 1000 m above sea level]	0,797	-0,093			0,939	-0,742		-0,837	[38]

Примечание. Приведены коэффициенты корреляции (жирным шрифтом отмечены статистически значимые значения), если в публикации они не приводятся – статистическая значимость и сила корреляции: «++» сильная положительная корреляция, «+» слабая положительная корреляция, «--» сильная отрицательная корреляция, 0 – отсутствие статистической значимости корреляции; * статистически значимая отрицательная частная корреляция при исключении влияния длины тела.

[Note. The table shows correlation coefficients (valid values are in bold), if they are not given in the publication - significance and correlation force: ++ strong positive correlation, + weak positive correlation, -- strong negative correlation, 0 - absence of significant correlation. * significant negative partial correlation with body length control].

сти, но с водоемами, имеющими рН, близкую к нейтральной, корреляция между этими характеристиками не отличалась от нулевой [5]. Исследования, выполненные на других видах бесхвостых амфибий (см. табл. 13 и 15), почти во всех случаях выявляют статистически значимую отрицательную корреляцию между размерами яиц и плодовитостью (исключение – высокогорная популяция бурой лягушки *R. kukunoris* [26]). Вероятно, это связано со сравнительно мелкими размерами взрослых особей исследованных видов (см. табл. 15).

На основании выявленных различий в величине коэффициентов корреляции репродуктивного усилия с плодовитостью и размерами яиц (см. табл. 13) можно заключить, что в южных популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален, причем увеличение вклада в репродуктивное усилие происходит благодаря одновременному увеличению плодовитости и размеров яиц. Во всех исследованных нами популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие намного больше вклада размеров яиц. Исключение – сильное снижение не только размеров яиц, но и плодовитости, выявленное только у самых молодых впервые размножающихся самок, сходные результаты получены и на *R. sylvatica* [8].

Формирование альтернативных репродуктивных стратегий (мелкие яйца при высокой плодовитости или крупные яйца при сравнительно низкой плодовитости) в южной и северной популяциях может быть также связано с тем, что при длительном сезоне активности выгоднее мелкие размеры яиц, а при более коротком – крупные размеры яиц [8, 20]. Особо следует отметить, что такое объяснение не является альтернативным по отношению к выявленному нами онтогенетическому механизму (сильная взаимосвязь длины тела с плодовитостью и возраста с размерами яиц) формирования этих репродуктивных характеристик.

Заключение

Межпопуляционная изменчивость возраста и размеров при первом размножении, размеров и возрастного состава самок, а также их репродуктивных характеристик выявлена и при сходных значениях длительности сезона активности исследованных нами популяций, прежде всего – южных. Внешнее проявление этой изменчивости сводится к тому, что не во всех популяциях особи используют преимущество длительного сезона активности, например, первое размножение большей части самок популяций Брянска и Чернобыля в возрасте не двух, а только трех лет, а также сравнительно медленный рост двух- и трехлетних самок Чернобыля. Наиболее очевидной причиной этих различий являются неодинаковые условия влажности в местообитаниях южных популяций в течение длительного сезона активности. Вместе с тем намного более сильные различия выявлены нами при сравнении популяций из местообитаний с существенными климатическими

различиями, т.е. при анализе собственно географической изменчивости. Масштабы таких различий больше внутривидовой изменчивости или различий между популяциями одной климатической зоны. К таким различиям относятся отсутствие снижения с возрастом нормированной по длине тела плодовитости самок Брянска и Чернобыля и наличие такого снижения у самок северных популяций. Между северными и южными популяциями выявлены сильные различия по размерам яиц (как по абсолютным, так и по нормированным значениям), характеру взаимосвязи между плодовитостью и размерами яиц и по величине вклада плодовитости и размеров яиц в репродуктивное усилие. Особо следует отметить, что темпы полового созревания самок оказываются более лабильным признаком, чем темпы роста, и их соотношение специфично для каждой из исследованных нами популяций. На основании выявленных различий могут быть разработаны критерии для разграничения географической и локальной изменчивости, основанные на представлении об оптимизации репродуктивных стратегий.

Литература

1. Morrison C., Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review // *Journal of Animal Ecology*. 2003. Vol. 72. P. 270–279.
2. Ляпков С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // *Принципы экологии*. 2012. № 2. С. 21–44.
3. Ляпков С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирование и закономерности проявления // *Праці Українського герпетологічного товариства*. 2013. № 4. С. 64–86.
4. Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // *Журнал общей биологии*. 2008. Т. 69, № 1. С. 25–43.
5. Rasanen K., Soderman F., Laurila A., Merila J. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* // *Ecology*. 2008. Vol. 89, № 9. P. 2553–2562.
6. Oromi N., Sanuy D., Sinsch U. Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in natterjack toads (*Bufo calamita*) // *Zoology*. 2012. Vol. 115, № 1. P. 30–37.
7. Zhang L., Lu X. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2012. Vol. 106, № 3. P. 623–632.
8. Berven K.A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // *Evolution*. 1982. Vol. 36, № 5. P. 962–983.
9. Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // *Зоологический журнал*. 2006. Т. 85, вып. 9. С. 1128–1142.
10. Lyapkov S.M. A long-term study on population ecology of the moor frog (*Rana arvalis*) in Moscow province, Russia // *Der Moorfrosch/ Zeitschrift für Feldherpetologie*. 2008. Vol. 13 (Suppl.). P. 211–230.

11. Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А., Мисюра А.Н., Гассо В.Я. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы : АСБК-СОПК, 2010. С. 150–165.
12. Волонцевич Р.В., Ляпков С.М., Куранова В.Н. Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки *Rana arvalis* // Праці Українського герпетологічного товариства. 2011. № 3. С. 13–27.
13. Cummins C.P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* // Journal of Animal Ecology. 1986. Vol. 55, № 2. P. 303–316.
14. Lardner B., Loman J. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // Oecologia. 2003. Vol. 137, № 4. P. 541–546.
15. Liao W.B., Lu X., Jehle R. Altitudinal variation in maternal investment and trade-offs between egg size and clutch size in the Andrew's toad // Journal of Zoology. 2014. Vol. 293, № 2. P. 84–91.
16. Ishchenko V.G. The measurement of reproductive effort in amphibians // Russian J. Herpetol. 2003. Vol. 10, № 3. P. 207–212.
17. Матковский А. В., Ляпков С.М., Стариков В.П. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 3/4. С. 143–156.
18. Смирнова Э.М. Годовые слои в костях травяной лягушки // Зоологический журнал. 1972. Т. 51, вып. 10. С. 1529–1534.
19. Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки *Rana arvalis* // Зоологический журнал. 1997. Т. 76, вып. 2. С. 187–198.
20. Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Сербинова И.А., Корзун Е.В., Новицкий Р.В. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. 2009. Т. 9, вып. 3/4. С. 103–121.
21. Ляпков С.М. Географическая и возрастная изменчивость полового диморфизма по длине тела и темпам роста бурых лягушек // Вопросы герпетологии : материалы 3-го Съезда Герпетологического Общества им. А.М. Никольского. Пущино ; Москва, 2008. С. 262–267.
22. Ishchenko V.G. Growth of brown frogs of fauna of Russia: some problems of study of growth in amphibians // Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.), Herpetologia Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12 – 16, 2003, St. Petersburg. 2005. Russian Journal of Herpetology. Vol. 12 (Suppl.). P. 153–157.
23. Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 10. С. 1251–1259.
24. Gibbons M.M., McCarthy T.K. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age // Journal of Zoology. 1986. Vol. A209, № 4. P. 579–593.
25. Vignes J.C. Caracteristiques biologiques de la reproduction de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*) dans une population a l'extreme sud-ouest de la France // Munibe. 2010. № 58. P. 131–148.
26. Lu X., Zeng X., Du B., Nie C. Reproductive ecology of *Rana kukunoris* Nikolskii, 1918, a high-altitude frog native to the Tibetan Plateau // Herpetozoa. 2008. Vol. 21, № 1/2. P. 67–77.

27. Chen W., Tang Z.H., Fan X.G., Wang Y., Pike D.A. Maternal investment increases with altitude in a frog on the Tibetan Plateau // Journal of Evolutionary Biology. 2013. Vol. 26, № 12. P. 2710–2715.
28. Chen W., Wu Q.W., Su Z.X., Lu X. Age, body size and clutch size of *Rana kunyuensis*, a subtropical frog native to China // Herp. J. 2012. Vol. 22. P. 203–206.
29. Castellano S., Cucco M., Giacoma C. Reproductive Investment of Female Green Toads (*Bufo viridis*) // Copeia. 2004. № 3. P. 659–664.
30. Baskale E., Sayim F., Yildirim S., Atatür M.K., Kaya U. Reproductive ecology and body size-fecundity relationships of the Green Toad, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768), in the Kocacay Stream, Izmir, Turkey // Zoology in the Middle East. 2011. Vol. 52, № 1. P. 39–46.
31. Green D.M. Implications of female body-size variation for the reproductive ecology of an anuran amphibian // Ethology Ecology & Evolution. 2015. Vol. 27, № 2. P. 173–184.
32. Marangoni F., Tejedo M., Gomez-Mestre I. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species // Amphibia-Reptilia. 2008. Vol. 29. P. 541–553.
33. Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 1/2. С. 28–39.
34. Camargo A., Sarroca M., Maneyro R. Reproductive effort and the egg number vs. size trade-off in *Physalaemus* frogs (Anura: Leiuperidae) // Acta oecologica. 2008. Vol. 34. P. 163–171.
35. Williamson I., Bull C.M. Life-History Variation in a Population of the Australian Frog *Ranidella signifera*: Seasonal Changes in Clutch Parameters // Copeia. 1995. № 1. P. 105–113.
36. Cadeddu G., Castellano S. Factors affecting variation in the reproductive investment of female treefrogs, *Hyla intermedia* // Zoology. 2012. Vol. 115. P. 372–378.
37. Lüddecke H. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis* // Oecologia. 2002. Vol. 130, № 3. P. 403–410.
38. Liao W.B., Lu X. A comparison of reproductive output of the Omei Treefrog (*Rhacophorus omeimontis*) between high and low elevations // Animal Biology. 2011. Vol. 61. P. 263–276.

Поступила 24.11.2014 г.; повторно 17.01.2015 г.; принята 17.02.2015 г.

Авторский коллектив:

Ляпков Сергей Марленович – с.н.с., канд. биол. наук, в.н.с. кафедры биологической эволюции Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва, Россия).

E-mail: lyapkov@mail.ru

Волонцевич Роман Владимирович – аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: rwv_17@mail.ru

Lyapkov SM, Volontsevich RV. Development of geographic variation of body size and reproductive characteristics in *Rana arvalis* females. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;1(29):113-154. doi: 10.17223/19988591/29/9. In Russian, English summary

Sergey M. Lyapkov¹, Roman V. Volontsevich²

¹ *MV Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

² *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

Development of geographic variation of body size and reproductive characteristics in *Rana arvalis* females

The aim of our work was to identify the nature of geographic variation in age structure, body length and reproductive characteristics of *Rana arvalis* females, as well as interrelations between these characteristics according to the research data of some geographically distant populations of this species. The material was collected in several regions of Ukraine, Belarus and Russia. In total, 2483 adult females were studied.

We conducted a comparative analysis of age structure, body size and female reproductive characteristics between distantly separated populations of *Rana arvalis* within species range. In north-eastern populations with the shortest activity season (3.8 months), females bred for the first time after the 4th wintering and relatively seldom - after the 3rd wintering. Five-year-old and older females were rare. In central populations, the first breeding of 2-year-old females was very rare, most of females bred at the age of three or four, while most of four-year-old females reproduced for the first time. The maximum life-span was 10 years. In southern populations, with maximal duration of activity season (7.5 months), about one-half of females bred after the 2nd wintering for the first time, the rest bred after the 3rd wintering. The proportion in four-year-old females was about equal to that of in 2-year-olds, whereas the proportion of older females was very low. In populations with the activity season close to the shortest, the relative low population mean values of female body length were revealed. Apparently, a relatively small body size and low fecundity in females from north-eastern populations were due to low mean age as the result of high mortality after reaching maturity. Mean egg diameter (both absolute value and adjusted by body length means) was maximal in females from the north-eastern population. In all studied populations, age differences have more impact on egg size than on fecundity, and it was not revealed for relative clutch mass. In contrast to age, female body length has more impact on fecundity than on egg size. In southern populations, the contribution of fecundity into reproductive effort was the highest and was attained by simultaneous increase in fecundity and egg diameter that was suggested by significant positive correlation between these two characteristics. In northern populations, the decrease in fecundity into reproductive effort was not connected with increase in egg size which can be explained by stronger influence of body length than age on fecundity and weaker influence - on egg size. However, in all populations, the contribution of fecundity into reproductive effort was much higher than egg diameter. As an exception, we revealed a sufficient decrease both in egg diameter and fecundity in the youngest females that bred for the first time.

Acknowledgments: This work was supported by the Russian Scientific Foundation (RNF) grant (project No 14-14-00330).

The authors are grateful to Drs. Kabardina YuA for the help in collecting information in Kirov Oblast, Cherdantsev VG and Cherdantseva EM in Kiev Oblast (Moscow State

University, Russia); Korzun EV and Dr. Novitskiy RV in Minsk Oblast (The Centre for Biological Resources, NAS of Belarus, Minsk); Cand. Sci. Matkovskiy AV in KhMAO (Surgut State University, Russia).

The article contains 15 Tables, 38 References.

Key words: *Rana arvalis*; geographical variation; body length; age; fecundity; reproductive effort.

References

1. Morrison C, Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*. 2003;72:270-279.
2. Lyapkov SM. Geographical variation and sexual differences of body length and age composition in *Rana temporaria*: the ontogenetic development and phenotypic trends. *Printsipy ekologii*. 2012;2(2):21-44. In Russian
3. Lyapkov SM. Geographical variation and sexual differences of body length and composition in *Rana arvalis*: the development and phenotype trends. *Праці Українського герпетологічного товариства – Proceeding of the Ukrainian herpetological society*. 2013;4:64-86. In Russian, English summary
4. Lyapkov SM, Cherdantsev VG, Cherdantseva EM. Geographic variation as a result of evolution of the traits with broad and narrow norms of reaction in the moor frog (*Rana arvalis*). *Zhurnal obshchey biologii*. 2008;69(1):25-43. In Russian
5. Rasanen K, Soderman F, Laurila A, Merila J. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*. *Ecology*. 2008;89(9):2553-2562. PMID: [18831176](#)
6. Oromi N, Sanuy D, Sinsch U. Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in natterjack toads (*Bufo calamita*). *Zoology*. 2012;115(1):30-37. doi: [10.1016/j.zool.2011.08.003](#)
7. Zhang L, Lu X. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2012;106(3):623-632. doi: [10.1111/j.1095-8312.2012.01876.x](#)
8. Berven KA. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution*. 1982;36(5):962-983.
9. Lyapkov SM, Cherdantsev VG, Cherdantseva EM. Regulation of *Rana arvalis* numbers based on long-term study of the same population. *Zoologicheskii zhurnal*. 2006;85(9):1128-1142. In Russian
10. Lyapkov SM. A long-term study on population ecology of the moor frog (*Rana arvalis*) in Moscow province, Russia. In: Der Moorfrosch/The Moor Frog. *Zeitschrift für Feldherpetologie*. 2008;13(Suppl.):211-230.
11. Lyapkov SM, Kornilova MB, Marchenkovskaya AA, Missura AN, Gasso VY. Osobennosti vozrastnogo sostava, razmernykh polovykh razlichiy i reproduktivnykh kharakteristik u ostromordoy lyagushki v yuzhnoy chasti areala [Peculiarities of age composition, size sexual differences and reproductive characteristics in *Rana arvalis* populations from southern part of the range]. In: *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazakhstane i sopredel'nykh stranakh* [Herpetological research in Kazakhstan and neighbouring countries]. Alma-Aty: ASBK-SOPK Publ.; 2010. pp. 150-165. In Russian
12. Volontsevich RV, Lyapkov SM, Kuranova VN. Geographic and within-population variation of age composition, body length and reproductive characteristics of the moor frog, *Rana arvalis* (Amphibia; Ranidae). *Праці Українського герпетологічного товариства – Proceeding of the Ukrainian herpetological society*. 2011(3):13-27. In Russian, English summary

13. Cummins CP. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria*. *Journal of Animal Ecology*. 1986;55(2):303-316.
14. Lardner B, Loman J. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria*. *Oecologia*. 2003;137(4):541-546. doi: [10.1007/s00442-003-1390-5](https://doi.org/10.1007/s00442-003-1390-5)
15. Liao WB, Lu X, Jehle R. Altitudinal variation in maternal investment and trade-offs between egg size and clutch size in the Andrew's toad. *Journal of Zoology*. 2014;293(2):84-91. doi: [10.1111/jzo.12122](https://doi.org/10.1111/jzo.12122)
16. Ishchenko VG. The measurement of reproductive effort in amphibians. *Russian J. Herpetol.* 2003;10(3):207-212.
17. Matchkovskiy AV, Lyapkov SM, Starikov VP. Postmetamorphic growth rate and age composition in *Rana arvalis* populations near the northern limit of its range according to skeletochronological data. *Sovremennaya gerpetologiya*. 2011;11(3-4):143-156. In Russian, English summary
18. Smirina EM. Godovye sloi v kostyakh travyanoy lyagushki. *Zoologicheskii zhurnal*. 1972;51(10):1529-1534. In Russian
19. Cherdantsev VG, Lyapkov SM, Cherdantseva EM. Mechanisms of forming fecundity in *Rana arvalis*. *Zoologicheskii zhurnal*. 1997;76(2):187-198.
20. Lyapkov SM, Kornilova MB, Serbinova IA, Korsun EV, Novitsky RV. Formation of countergradient and cogradient variation in life-history traits of brown frogs. *Sovremennaya gerpetologiya*. 2009;9(3-4):103-121. In Russian, English summary
21. Lyapkov SM. Geographical and age variation of sexual dimorphism in body length and growth rate in brown frogs. In: *The Problems of Herpetology*. Proc. of the 3th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society. 9-13 October 2006. Putschino. Saint-Petersburg: Saint-Petersburg State University Publ.; 2008. pp. 262-267. In Russian
22. Ishchenko VG. Growth of brown frogs of fauna of Russia: some problems of study of growth in amphibians. In: *Herpetologia Petropolitana*. Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 12-16 August 2003, Saint-Petersburg, Russia. Ananjeva N, Tsinenko O, editors. *Russian Journal of Herpetology*. 2005;12(Suppl.):153-157.
23. Lyapkov SM, Kornilova MB, Severtsov AS. Demographic characteristics and number dynamics of *Rana temporaria* population. *Zoologicheskii zhurnal*. 2002;81(10):1251-1259.
24. Gibbons MM, McCarthy TK. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age. *Journal of Zoology*. 1986;A209(4):579-593.
25. Vignes JC. Caracteristiques biologiques de la reproduction de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*) dans une population a l'extreme sud-ouest de la France [Biological characteristics about the Common Frog (*Rana temporaria*) reproduction in a population in the French furthest South West]. *Munibe*. 2010;58:131-148. In French
26. Lu X, Zeng X, Du B, Nie C. Reproductive ecology of *Rana kukunoris* Nikolskii, 1918, a high-altitude frog native to the Tibetan Plateau. *Herpetozoa*. 2008;21(1/2):67-77.
27. Chen W, Tang ZH, Fan XG, Wang Y, Pike DA. Maternal investment increases with altitude in a frog on the Tibetan Plateau. *Journal of Evolutionary Biology*. 2013;26(12):2710-2715. doi: [10.1111/jeb.12271](https://doi.org/10.1111/jeb.12271)
28. Chen W, Wu QW, Su ZX, Lu X. Age, body size and clutch size of *Rana kunyuensis*, a sub-tropical frog native to China. *Herp. J.* 2012;22:203-206.
29. Castellano S, Cucco M, Giacoma C. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). *Copeia*. 2004(3):659-664. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CE-03-182R2>
30. Baskale E, Sayim F, Yildirim S, Atatür M.K, Kaya U. Reproductive ecology and body size-fecundity relationships of the Green Toad, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768), in the Kocacay Stream, Izmir, Turkey. *Zoology in the Middle East*. 2011;52(1):39-46.
31. Green DM. Implications of female body-size variation for the reproductive ecology of an anuran amphibian. *Ethology Ecology & Evolution*. 2015;27(2):173-184.

32. Marangoni F, Tejedo M, Gomez-Mestre I. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species. *Amphibia-Reptilia*. 2008;29(4):541-553. doi: [10.1163/156853808786230370](https://doi.org/10.1163/156853808786230370)
33. Yermokhin MV, Tabachishin VG. Reproductive parameters of females *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) as functions of size and weight characteristics. *Sovremennaya gerpetologiya*. 2011;11(1-2):28-39. In Russian, English summary
34. Camargo A, Sarroca M, Maneyro R. Reproductive effort and the egg number vs. size trade-off in Physalaemus frogs (Anura: Leiuperidae). *Acta oecologica*. 2008;34:163-171. doi: [10.1016/j.actao.2008.05.003](https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.003)
35. Williamson I, Bull CM. Life-History Variation in a population of the Australian frog *Ranidella signifera*: seasonal changes in clutch parameters. *Copeia*. 1995(1):105-113.
36. Cadeddu G, Castellano S. Factors affecting variation in the reproductive investment of female treefrogs, *Hyla intermedia*. *Zoology*. 2012;115(6):372-378. doi: [10.1016/j.zool.2012.04.006](https://doi.org/10.1016/j.zool.2012.04.006)
37. Lüddecke H. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. *Oecologia*. 2002;130(3):403-410. doi: [10.1007/s00442-001-0820-5](https://doi.org/10.1007/s00442-001-0820-5)
38. Liao WB, Lu X. A comparison of reproductive output of the Omei Treefrog (*Rhacophorus omeimontis*) between high and low elevations. *Animal Biology*. 2011;61(3):263-276. doi: [10.1163/157075511X584218](https://doi.org/10.1163/157075511X584218)

Received 24 November 2014;

Revised 17 January 2015;

Accepted 17 February 2015

Authors info:

Lyapkov Sergey M, Cand. Sci. (Biol.), senior research fellow, Department of Biological Evolution, Faculty of Biology, MV Lomonosov Moscow State University, GSP-1, Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: lyapkov@mail.ru

Volontsevich Roman V, post graduate student, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: wrw_17@mail.ru