

УДК 597.8:591.4

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОЗЕРНЫХ ЛЯГУШЕК *RANA RIDIBUNDA* (AMPHIBIA, ANURA) ПО ДЛИНЕ И ПРОПОРЦИЯМ ТЕЛА

В. Н. Песков^{1, 2}, И. М. Коцержинская²

¹ Международнй Соломонов университет, ул. Шолуденко, 1 б, Киев, 01135 Украина

² Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 12 июля 2002

Внутрипопуляционная дифференциация озерных лягушек *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) по длине и пропорциям тела. Песков В. Н., Коцержинская И. М. — Исследована возрастная и половая изменчивость пропорций тела у озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) из Киева. Показано, что по пропорциям тела самцов и самок озерной лягушки можно четко дифференцировать на 3 размерно-возрастные группы: subadultus, adultus-I и adultus-II. Установлено, что с возрастом изменяется не только степень, но и характер половых различий лягушек по пропорциям тела.

Ключевые слова: озерная лягушка, пропорции тела, возрастные изменения, половые различия, морфогенез.

Intrapopulational Differentiation of the Marsh Frog *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) According to Length and Body Proportions. Peskov V. N., Kotserzhynska I. M. — Age and sex variations of body proportions have been studied in population of the marsh (*Rana ridibunda* Pall., 1771) frog from Kyiv city. It has been shown, that males and females of *Rana ridibunda* clearly differentiate into three groups: subadultus, adultus-I and adultus-II according to body proportions. It has been established, that not only degree, but also a character of sex differences changes with age according to body proportions.

Key word: marsh frog, body proportions, age changes, sex differences, morphogenesis.

Введение

Европейские зеленые лягушки *Rana esculenta* complex относятся к числу достаточно сложных, но в то же время весьма интересных групп животных в плане изучения различных вопросов изменчивости, систематики и эволюции (Berger, 1970, 1988; Uzzell, Berger, 1975; Gunther, 1979; Berger et al., 1982; Боркин, Даревский, 1987; Виноградов и др., 1988; Цауне, Вилнитес, 1989; Межжерин, Песков, 1992; Лада, 1995 и др.). Кроме того, как и большинство видов бесхвостых амфибий, зеленые лягушки достаточно широко используются в практике экологического тестирования, поскольку являются хорошими индикаторами, чутко реагирующими на различные воздействия факторов окружающей среды изменением суборганизменных, организменных и популяционных характеристик (Ушаков, Лебединский, 1987; Мисюра и др., 1991; Захаров и др., 2000 и др.). В основе изучения этих и ряда других вопросов должны лежать четкие представления о различных аспектах внутрипопуляционной изменчивости зеленых лягушек. Изучению некоторых из них на примере озерной лягушки и посвящено настоящее исследование.

Материал и методы

Озерные лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) в количестве 121 особь (70 ♂ и 51 ♀) собраны в мае—июне 1988–1991 гг. на южной окраине г. Киева (жилые массивы «Теремки» и «Феофания») и хранятся в рабочей коллекции отдела генетических основ эволюции Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Видовую принадлежность лягушек определяли С. В. Межжерин и С. Ю. Морозов-Леонов с использованием биохимических генных маркеров.

Лягушек измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по общепринятой методике (Банников и др., 1977) с некоторыми изменениями: L — длина тела; L. с. — длина и Lt. с. — ширина

головы; D. r. n. — расстояние от ноздри до конца морды; Sp. n. — расстояние между ноздрями; D. r. o. — длина рыла (расстояние от глаза до конца морды); D. n. o. — расстояние от ноздри до глаза; L. o. — длина глаза; L. tum. — длина (диаметр) барабанной перепонки; D. tum. o. расстояние от барабанной перепонки до заднего края глаза; Sp. oc. — ширина рыла (расстояние между глазами); Lt. p. — ширина века; Sp. p. — расстояние между веками; L. m. — длина передней лапки (кисти); D. p. I — длина первого пальца передней конечности; Lt. m. — ширина кисти; F — длина бедра; T — длина голени; L. c. s. — длина и Lt. c. s. — ширина задней лапки или дополнительной голени; D. p. I — длина первого и D. p. IV — четвертого пальцев задней конечности; C. int. — длина пяточного бугра.

Кроме абсолютных значений 23 морфометрических признаков использованы значения 22 приведенных индексов (Песков, 1993), что в сумме составило 45 признаков внешней морфологии. Суть перехода от исходных значений признаков к приведенным индексам состоит в приведении величины всех анализируемых признаков каждой особи к некоторому стандартному значению длины тела ($L_{st.}$), в качестве которого лучше использовать средневыборочное значение (в данном случае $L_{st.} = 79,2$ мм). При этом исходные значения всех признаков каждой i -й особи домножаются на $k_i = L_{st.} / L_i$. В результате такого преобразования мы получаем такие значения всех признаков у i -й особи, которые она должна иметь при длине тела, равной 79,2 мм, но без изменения пропорций, т. е. соразмерности всех признаков. Анализируя значения приведенных индексов у лягушек разного пола или возраста, можно судить как о степени развития этих признаков, характеризующих отдельные части тела, так и в целом о пропорциях тела, не выходя при этом за границы привычной размерности морфометрических признаков.

Для сравнения лягушек по пропорциям тела использовали метод морфологических профилей, получивший довольно широкое распространение в практике сравнительно-морфологических исследований различных групп животных (Zarapkin, 1934; Царапкин, 1960; Егоров, 1983; Яблоков, 1987 и др.). Пропорции сравнивались посредством расчета дистанции Царапкина (DZ), названной так в честь С. Р. Царапкина (Песков, 1993), который одним из первых использовал метод морфологических профилей в сравнительно-морфологических исследованиях животных:

$$DZ_{jk} = \sqrt{\frac{\sum (t_{ijk} - t'_{jk})^2}{n-1}},$$

где DZ_{jk} — дистанция Царапкина, величина которой отражает различия между j -й и k -й особями по

пропорциям тела; $t_{ijk} = \frac{x_{ij} - x_{ik}}{0,5(x_{ij} + x_{ik})}$ — нормированное отклонение j -й особи от k -й по i -му признаку;

t_{jk} — среднее арифметическое нормированных отклонений по всем признакам между j -й и k -й особями (t_{ijk}); x_{ij} и x_{ik} — величина i -го признака у j -й и k -й особей.

Выбор именно этого метода был сделан по результатам тестирования метрик Махаланобиса (DM), Евклида (DE) и Царапкина (DZ) на адекватность оценки степени сходства-различия по пропорциям черепа 52 внутри- и межвидовых выборок 14 видов млекопитающих, а также на независимость величины дистанций от величины различий выборок по кондиллобазальной длине черепа. Лучшей метрикой формы (пропорций) черепа оказалась дистанция Царапкина, рассчитанная как по абсолютным (DZ_a), так и по относительным (DZ_i) значениям краниальных признаков. При этом уровень корреляции значений DZ_a и DZ_i во всех случаях был очень высоким ($r = 0,98-1,00$) (Песков, 1993).

В рамках кластерного анализа DZ-матрицы преобразовывались в матрицы дистанций (1-R), которые затем кластеризовались по методу Уорда (Дэйвисон, 1988). Отсюда, каждая особь сравнивалась со всеми остальными по характеру (структуре) ее сходства с другими особями данной выборки. Поэтому конечные кластеры отражают именно структуру сходства лягушек по пропорциям тела. Средние абсолютные и относительные значения признаков в разных выборках лягушек сравнивались с использованием t -критерия Стьюдента (Лакин, 1980). Все вычисления выполнены с использованием статистического пакета «Statistica», версия 5 (StatSoft, Inc., 2001, США).

Результаты и обсуждение

Дифференциация лягушек по пропорциям тела проявилась весьма отчетливо в виде разделения исходных выборок самцов и самок на несколько субвыборок — фенонов (в понимании Майра, 1971), уровень сходства внутри которых существенно превышает таковой между ними (рис. 1). Как видно из рисунка, обе выборки озерных лягушек разделились на три основных фенона — F₁, F₂, F₃ (самки) и M₁, M₂, M₃ (самцы). Очевидно, что выборка самцов дифференциро-

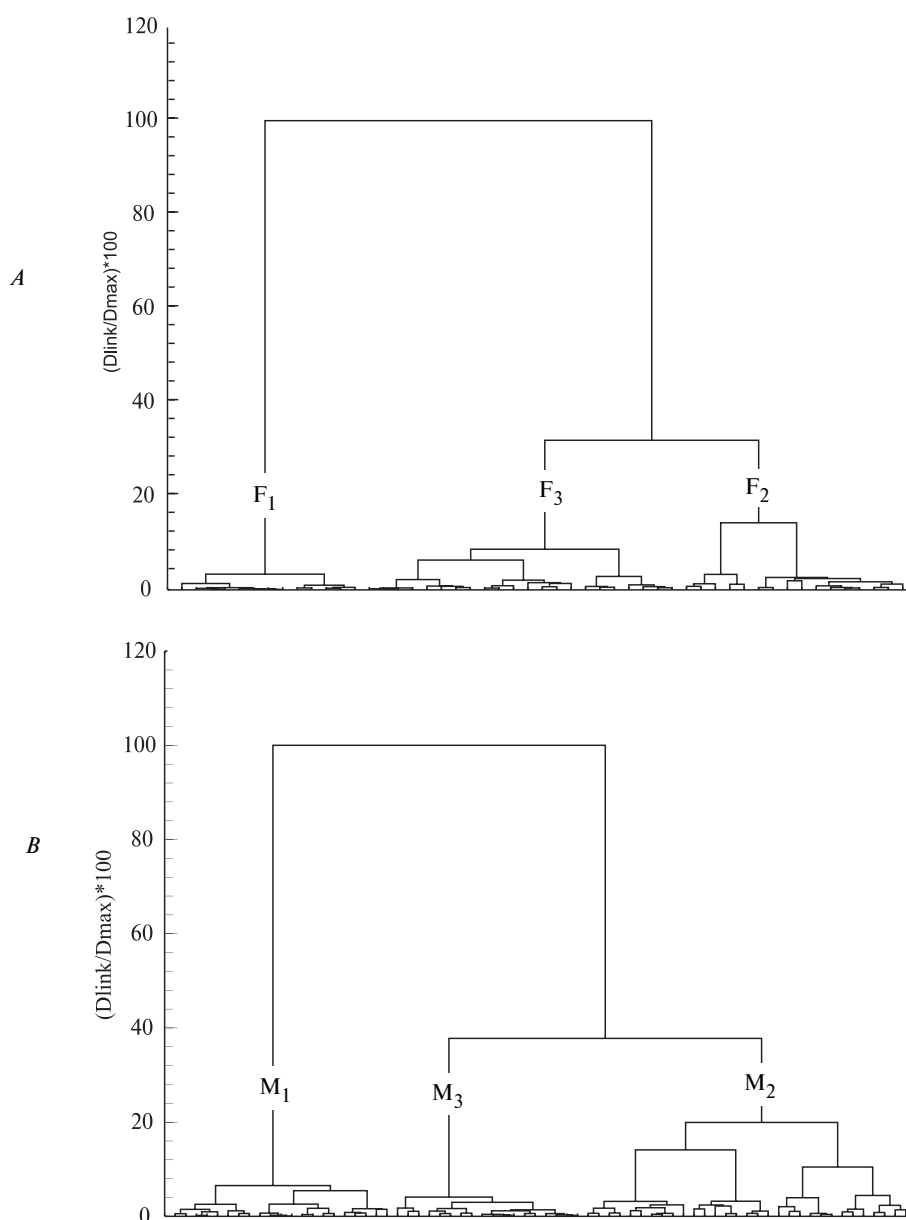


Рис. 1. Дифференциация самок (A) и самцов (B) озерной лягушки по пропорциям тела (пояснения в тексте).

Fig. 1. Differentiation of male (A) and female (B) of the marsh frog by proportions.

вана в большей степени по сравнению с выборкой самок. Это, по всей видимости, обусловлено более ранним половым созреванием самцов, вступлением их в размножение (Аврамова и др., 1976; Александровская, Котова, 1986) и, как следствие, замедлением темпов их роста в этот период. Именно неравномерность процессов роста и развития вместе с полиморфностью лягушек по соотношению роста, развития и полового созревания лежит в основе отмеченного выше явления. Самки достигают половой зрелости на год позже, поэтому растут и развиваются более равномерно и приступают к размножению с уже сформировавшимися пропорциями тела, что, по-видимому, и объясняет меньшую степень их морфологической дифференциации.

Таблица 1. Размах изменчивости и средние значения длины тела в исследуемых группах озерной лягушки

Table 1. Variability range and mean value of body length in the studied group of marsh frog

Выборки	Статистический параметр			
	n	min—max, mm	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$, mm	CV, %
Самки в целом	51	61,4—110,7	82,26 \pm 1,650	14,36
Самки фенона F ₁	13	61,4—71,4	66,09 \pm 0,930	5,07
Самки фенона F ₂	16	75,2—87,7	81,78 \pm 0,826	4,04
Самки фенона F ₃	22	83,3—110,7	92,16 \pm 1,560	7,91
Самцы в целом	70	58,4—93,5	76,97 \pm 0,998	10,85
Самцы фенона M ₁	21	58,4—73,4	66,82 \pm 0,987	6,77
Самцы фенона M ₂	31	70,9—93,5	80,06 \pm 0,995	6,92
Самцы фенона M ₃	18	77,3—89,7	83,50 \pm 0,919	4,67

Анализируя результаты изучения степени варьирования (CV, %), средних значений длины тела— \bar{X} (табл. 1), а также величины относительных (приведенных) значений различных частей тела лягушек в выделившихся фенонах (табл. 2, 3), можно заключить, что в основе этого разделения лежит размерно-воз-

Таблица 2. Средние значения длины тела (мм) и 22 относительных признака в трех размерно-возрастных группах самок озерной лягушки

Table 2. Mean value of body length (mm) and 22 comparative character in the three age-length groups of marsh frog females

Признак	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$			Сравнение по t-критерию		
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₁ —F ₂	F ₁ —F ₃	F ₂ —F ₃
L. *	66,09 \pm 0,93	81,78 \pm 0,83	92,16 \pm 1,56	12,61	14,39	5,90
L. с.	27,14 \pm 0,26	25,71 \pm 0,29	25,77 \pm 0,25	3,71	3,84	0,15
Lt. с.	28,54 \pm 0,41	28,32 \pm 0,42	28,00 \pm 0,25	0,39	1,13	0,65
D. r. n.	7,01 \pm 0,11	7,10 \pm 0,15	7,01 \pm 0,14	0,47	0,01	0,43
Sp. n.	4,31 \pm 0,14	4,69 \pm 0,15	4,27 \pm 0,11	1,87	0,22	2,33
D. r. o.	13,25 \pm 0,14	12,58 \pm 0,17	12,49 \pm 0,13	3,05	3,95	0,42
D. n. o.	6,10 \pm 0,10	5,49 \pm 0,08	5,49 \pm 0,08	4,77	4,74	0,01
L. o.	10,59 \pm 0,26	9,21 \pm 0,20	9,59 \pm 0,23	4,23	2,91	1,28
L. tym	6,37 \pm 0,11	5,82 \pm 0,10	5,89 \pm 0,12	3,60	2,94	0,46
D. tym. o.	4,28 \pm 0,14	3,00 \pm 0,17	3,98 \pm 0,10	5,83	1,73	5,12
Sp. oc.	10,59 \pm 0,24	8,82 \pm 0,27	9,69 \pm 0,29	4,86	2,37	2,16
Lt. p.	6,56 \pm 0,16	5,85 \pm 0,14	6,21 \pm 0,11	3,32	1,79	2,00
Sp. p.	4,34 \pm 0,10	3,19 \pm 0,16	3,56 \pm 0,08	6,00	5,92	2,10
L. m.	22,83 \pm 0,28	21,57 \pm 0,38	21,62 \pm 0,27	2,69	3,09	0,12
D. p. 1	16,12 \pm 0,29	15,34 \pm 0,32	15,14 \pm 0,22	1,81	2,66	0,50
Lt. m.	5,92 \pm 0,14	5,67 \pm 0,13	5,50 \pm 0,09	1,28	2,47	1,13
F	39,92 \pm 0,53	38,93 \pm 0,39	38,63 \pm 0,40	1,51	1,96	0,54
T	41,23 \pm 0,43	39,72 \pm 0,47	39,40 \pm 0,41	2,40	3,11	0,51
C. s.	24,20 \pm 1,01	22,33 \pm 0,32	22,09 \pm 0,23	1,76	2,03	0,61
D. p. IV	45,62 \pm 0,57	42,18 \pm 0,77	41,63 \pm 0,50	3,58	5,27	0,60
Lt. p.	9,09 \pm 0,16	8,20 \pm 0,13	8,52 \pm 0,19	4,25	2,27	1,40
D. p. I	16,06 \pm 0,12	15,37 \pm 0,30	14,66 \pm 0,21	2,11	5,65	1,92
C. int.	4,16 \pm 0,10	4,15 \pm 0,14	3,78 \pm 0,10	0,02	2,58	2,13

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения $t_{\Phi} > t_{0,001}$; курсивом — $t_{\Phi} > t_{0,01}$; полужирным курсивом — $t_{\Phi} > t_{0,05}$. * Длина тела (L) приведена в абсолютных значениях, все остальные признаки — в относительных (приведенных) значениях.

Таблица 3. Средние значения длины тела (мм) и 22 относительных признака в трех размерно-возрастных группах самцов озерной лягушки

Table 3. Mean value of body length (mm) and 22 comparative character in the three age-length groups of marsh frog males

Признак	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$			Сравнение по t-критерию		
	M ₁	M ₂	M ₃	M ₁ -M ₂	M ₁ -M ₃	M ₂ -M ₃
L. *	66,82 ± 0,99	80,06 ± 0,99	83,50 ± 0,92	9,44	12,37	2,54
L. с.	27,22 ± 0,25	26,38 ± 0,18	25,17 ± 0,25	2,76	5,82	3,91
Lt. с.	28,63 ± 0,24	28,49 ± 0,37	29,71 ± 0,38	0,32	2,42	2,30
D. г. н.	6,95 ± 0,10	6,86 ± 0,11	7,21 ± 0,10	0,61	1,85	2,43
Sp. н.	4,55 ± 0,14	4,31 ± 0,10	5,05 ± 0,08	1,39	2,95	5,57
D. г. о.	13,22 ± 0,14	12,77 ± 0,12	12,43 ± 0,15	2,45	3,91	1,79
D. н. о.	5,99 ± 0,08	5,70 ± 0,07	5,82 ± 0,11	2,70	1,26	0,92
L. о.	10,80 ± 0,18	9,89 ± 0,14	8,81 ± 0,18	4,03	7,85	4,78
L. тым.	6,74 ± 0,12	6,21 ± 0,10	5,38 ± 0,10	3,40	8,70	5,77
D. тым. о.	3,49 ± 0,11	3,65 ± 0,15	3,89 ± 0,12	1,30	2,52	0,87
Sp. oc.	10,61 ± 0,233	10,10 ± 0,14	7,61 ± 0,18	1,88	10,13	10,8
Lt. p.	6,57 ± 0,21	6,20 ± 0,10	5,71 ± 0,16	1,62	3,33	2,67
Sp. p.	4,25 ± 0,13	3,56 ± 0,09	3,78 ± 0,13	4,56	2,59	1,40
L. m.	22,61 ± 0,25	22,27 ± 0,21	21,80 ± 0,25	1,05	2,28	1,43
D. p. 1	16,18 ± 0,17	15,32 ± 0,18	14,69 ± 0,24	3,54	5,13	2,12
Lt. m.	5,55 ± 0,08	6,08 ± 0,09	6,44 ± 0,12	4,36	6,05	2,34
F	38,49 ± 0,35	39,28 ± 0,30	38,62 ± 0,35	1,72	0,25	1,44
T	39,90 ± 0,33	40,38 ± 0,30	39,41 ± 0,32	1,08	1,09	2,24
C. s.	22,99 ± 0,15	22,79 ± 0,23	21,82 ± 0,26	0,76	3,96	2,81
D. p. IV	44,38 ± 0,49	42,29 ± 0,55	40,76 ± 0,48	2,83	5,26	2,08
Lt. p.	8,69 ± 0,15	8,70 ± 0,14	8,74 ± 0,20	0,02	0,20	0,18
D. p. I	15,81 ± 0,16	15,43 ± 0,18	14,99 ± 0,24	1,61	2,88	1,50
C. int.	4,32 ± 0,12	4,17 ± 0,09	4,35 ± 0,11	1,03	0,15	1,30

Примечание. Такое же, как и в таблице 2.

растной фактор. Для определения примерного возраста выделившихся размерных групп озерной лягушки сравнивали наши данные (табл. 1) с литературными (Аврамова и др., 1976; Александровская, Котова, 1986). Так, самки F₁ (L = 61,4–71,4 мм) и самцы M₁ (L = 58,4–73,4 мм) близки по длине тела к двух- и трехлетним полувзрослым (subadultus) озерным лягушкам Армении (самцы — L = 63,2–67,2 мм; самки — L = 56,2–84,3 мм) (Александровская, Котова, 1986). В условиях Присамарья полувзрослые самцы на третьем году жизни (2+) имеют длину тела 51–70 мм, самки — 61–80 мм (Аврамова и др., 1976). Все это позволяет отнести самцов и самок первого фенона к возрастной группе subadultus. Как у самцов, так и у самок, эта размерно-возрастная группа животных по пропорциям тела максимально обособлена от другой части выборки (рис. 1), которую, если судить по длине тела (самки — L = 75,2–110,7 мм; самцы — L = 70,9–93,5 мм), составляют взрослые особи. Близкие размеры тела имеют взрослые самцы (L = 71,4–98,7) и самки (L = 73,3–109,4) озерной лягушки из Армении (Александровская, Котова, 1986). По данным Аврамовой и соавт. (1976), в условиях Присамарья половозрелые самцы появляются в группе животных с длиной тела 51–60 мм (18,5%), а половозрелые самки составляют 66,3% особей размерной группы 61–70 мм. Взрослые самцы преобладают (88–100%) среди лягушек с длиной тела L = 61–90 мм, а самки (90–100%) в группе животных с длиной тела L = 71–90 мм. Таким образом, самцы и самки

второго и третьего фенонов — это взрослые (*adultus*) особи, которые, однако, различаются между собой как по длине тела, так и по его пропорциям (рис. 1, табл. 1–3). Исходя из этого, вполне уместно рассматривать самцов и самок второго фенона (F_2) как *adultus*–I, а самцов и самок третьего фенона (F_3) — как *adultus*–II.

Важно отметить следующие две особенности варьирования длины тела в анализируемых группах озерной лягушки. Во-первых, во всех шести фенонах отмечено снижение степени варьирования (CV, %) длины тела животных, что можно рассматривать как свидетельство биологической однородности выделенных групп лягушек. Во-вторых, как у самок, так и у самцов выборки смежных возрастных групп (за исключением самок F_1 и F_2) заметно перекрываются по длине тела, что указывает на отсутствие жесткой корреляции между размерами и пропорциями тела.

Значительное перекрывание разных возрастных классов по общим размерам тела было установлено при определении календарного возраста бесхвостых амфибий по слоистости костной ткани, а также в экспериментах по мечению лягушек (Гоголева, 1985; Александровская, Котова, 1986; Смирин, 1989). При этом следует заметить, что подсчет линий склеивания в костной ткани позволяет определить лишь примерный (из-за резорбции у взрослых животных первой, а иногда частично и второй линией склеивания) календарный (но не биологический) возраст амфибий. Биологический возраст (морфофизиологический статус) животного наиболее четко проявляется в пропорциях тела, под которыми обычно понимают соразмерность различных его частей и элементов. Поэтому, при изучении структурно-функциональной организации природных популяций бесхвостых амфибий физиологический статус (биологический возраст) животных лучше всего определять по пропорциям их тела.

Возрастные изменения пропорций тела как у самок (табл. 2), так и у самцов (табл. 3) в наибольшей степени проявляются при сравнении возрастных групп: *subadultus* и *adultus*–II, а также *subadultus* и *adultus*–I. При этом у полувзрослых самок приведенные (относительные) значения 18 признаков максимальны, а по 14 из них они достоверно отличаются от самок второй и по 16 — от самок третьей возрастной группы (табл. 2). К таким признакам относятся приведенные (относительные) значения промеров как головы (L. с., D. r. o., D. n. o., L. o., L. tym., D. tym. o., Sp. oc., Sp. p.), так и конечностей (L. m., T, D. p. IV, Lt. p., D. p. I), широко используемые в систематике лягушек (см., например, Банников и др., 1977). Анализируя результаты сравнения самок первой и третьей возрастных групп, следует отметить следующие особенности. Так, по приведенным значениям некоторых промеров различия отсутствуют (D. tym. o., Lt. p.), в то время как по другим, напротив, появляются (D. p. I, Lt. m., C. s. и C. int.).

Полувзрослые (*subadultus*) самцы характеризуются максимальным развитием 13 признаков, что на 5 признаков меньше, чем у самок этой возрастной группы (табл. 3). Достоверные различия между самцами первой и второй возрастных групп отмечены по 10, между первой и третьей — по 17 признакам. Как и у самок, наблюдается определенная специфичность в различиях между самцами первой и второй, с одной стороны, и первой и третьей возрастных групп, — с другой (табл. 3).

Отмеченные особенности возрастной изменчивости пропорций тела, по-видимому, объясняются спецификой протекания морфогенетических процессов в позднем онтогенезе самцов и самок озерной лягушки, что отчасти видно из таблиц 2 и 3.

Половые различия в длине и пропорциях тела лягушек имеют четко выраженный возрастной аспект (табл. 4), что уже отмечалось при рассмотрении возрастных изменений пропорций тела у озерной лягушки. По длине тела статистически достоверные различия отмечены только для третьей возрастной груп-

пы — самки значительно крупнее самцов ($L_F = 92,2$ мм и $L_M = 83,5$ мм). Половые различия в пропорциях тела с возрастом лягушек увеличиваются как в количественном (число признаков), так и в качественном (уровень достоверности различий) отношениях (табл. 4).

Так, в группе полувзрослых озерных лягушек половые различия отмечены на самом низком уровне достоверности ($P < 0,05$) и всего лишь для пяти признаков. При одинаковых общих размерах тела (L_{st}) полувзрослые самцы имеют относительно более крупные размеры барабанной перепонки ($L. tym.$), относительно меньшее расстояние от барабанной перепонки до заднего края глаза ($L. tym. o.$), а также меньшую ширину кисти ($Lt. m.$), длину бедра (F) и длину голени (T).

В группе *adultus*—I самцы, хотя и не достоверно ($t = 1,33$; $P > 0,05$), но несколько мельче самок ($L_M = 80,1$ мм и $L_F = 81,8$ мм). При этом у них относительно меньшее расстояние между ноздрями — узкорылы ($Sp. n.$) и, в то же время, пропорционально более длинно- ($D. n. o.$) и широкоморды ($Sp. oc.$), крупноглазы ($L. o.$), с более крупными барабанными перепонками ($L. tym.$), широкими веками ($Lt. p.$) и большим расстоянием между веками ($Sp. p.$), а также между барабанной перепонкой и задним краем глаза ($L. tym. o.$). Кроме того, взрослые самцы (*adultus*—I) по сравнению с самками этой возрастной группы имеют пропорционально более широкие кисть и лапку (табл. 4). Следует отметить, что возрастные изменения пропорций кисти у самцов и самок имеют совершенно противоположный характер (рис. 2).

Взрослые самки (*adultus*—II) достоверно крупнее самцов ($t = 4,80$ при $P < 0,001$). Однако при одинаковой длине тела ($L_{st} = 79,2$ мм) они имеют большее расстояние между глазами ($Sp. oc.$), более широкие веки ($Lt. p.$) и в то же время более узкоголовы ($Lt. c.$) и узкорылы ($Sp. n.$), с крупными глазами и барабанной перепонкой. Несложно видеть, что пропорции головы взрослых самок во многом схожи с таковыми полувзрослых самцов. Это можно объяснить резким скачком в росте некоторых частей головы, детерминированным половым созреванием самок после третьей зимовки, что у самцов происходит после второй, т. е. на год раньше.

Таблица 4. Результаты сравнения самцов и самок озерной лягушки разного возраста по длине тела и относительным значениям морфометрических признаков с использованием t-критерия Стьюдента

Table 4. Results of t-test for sexual differences in marsh frogs of different ages according to length and relative values of morphometric characters

Признак	Величина t-критерия			Признак	Величина t-критерия		
	F_1-M_1	F_2-M_2	F_3-M_3		F_1-M_1	F_2-M_2	F_3-M_3
L.	0,54	1,33	4,80	Sp.p.	0,56	2,02	1,38
L. c.	0,24	1,98	1,69	L. m.	0,59	1,62	0,47
Lt. c.	0,19	0,31	3,79	D. p. I	0,19	0,06	1,40
D. r. n.	0,41	1,29	1,17	Lt. m.	2,27	2,54	6,05
Sp. n.	1,18	2,18	5,57	F	2,26	0,72	0,02
D. r. o.	0,16	0,90	0,32	T	2,47	1,21	0,03
D. n. o.	0,90	2,04	2,49	C. s.	1,18	1,16	0,78
L. o.	0,67	2,83	2,71	D. p. IV	1,65	0,11	1,26
L. tym.	2,29	2,71	3,28	Lt. p.	1,83	2,57	0,79
D. tym. o.	2,10	2,93	3,34	D. p. I	1,22	0,17	1,03
Sp. oc.	0,08	4,17	5,98	C. int.	1,04	0,08	3,80
Lt. p.	0,06	2,04	2,62				

Примечание. Такое же, как и в таблице 2.

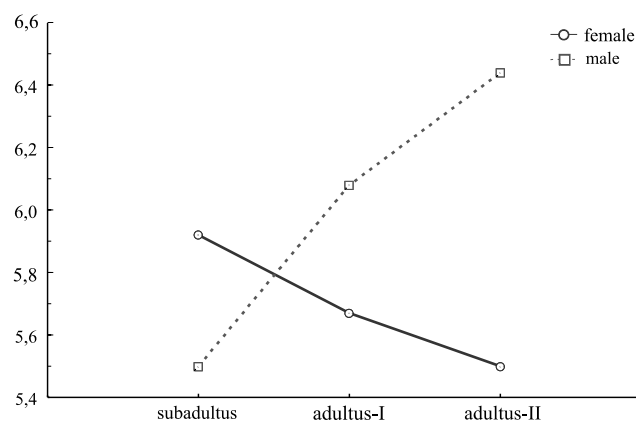


Рис. 2. Возрастные изменения относительной ширины кисти у основания (Lt. m.).

Fig. 2. Age changes of relative hand width (Lt. m.).

Самцы имеют относительно более крупный пяточный бугор ($t = 3,80$ при $P < 0,01$) и относительная ширина кисти у них значительно больше ($t = 6,05$ при $P < 0,001$), что, по всей видимости, обусловлено развитием брачной мозоли и скелетно-мышечного аппарата, позволяющего прочно удерживать самку в момент спаривания (Песков, Коцержинская, 2001). Важно отметить также, что у озерной лягушки существуют географические различия в выраженности полового диморфизма по разным признакам (Александровская, 1981).

Заключение

Проведенный анализ показал, что внутривидовое морфотипическое разнообразие озерных лягушек определяется прежде всего их возрастом и полом. Выборки самцов и самок, которые по длине тела традиционно рассматриваются в качестве взрослых и используются в сравнительно-морфологических исследованиях при изучении различных вопросов изменчивости и систематики, на самом деле по пропорциям тела отчетливо дифференцируются на 3 возрастные группы, которые статистически достоверно различаются, в том числе и по признакам, используемым в таксономии. С увеличением возраста лягушек степень выраженности полового диморфизма возрастает, достигая максимума у взрослых лягушек возрастной группы *adultus-II*. Возрастные и половые различия проявляются как в длине тела, так и в его пропорциях, что необходимо учитывать при изучении различных аспектов внутри- и межвидовой изменчивости и систематики лягушек. Поэтому таксономическому изучению морфологии лягушек должен предшествовать анализ их внутривидовой дифференциации по линейным размерам и пропорциям тела.

Авторы признательны С. В. Межжерину и С. Ю. Морозову-Леонову за предоставленную возможность работы с коллекцией, а также полезные советы и замечания по содержанию статьи.

Аврамова О. С., Булахов В. Л., Константинова Н. Ф. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. — Днепропетровск, 1976. — С. 173–181.

Александровская Т. О. Анализ полового диморфизма у озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в пределах ареала // Вопросы герпетологии. — Л., 1981. — С. 5–6.

Александровская Т. О., Котова Е. Л. Предварительные данные по возрастной характеристике озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) из трех точек Армении // Систематика и экология амфибий и рептилий : Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. — 157. — С. 177–181.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М. : Просвещение, 1977. — 415 с.

- Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. — 1987. — 41, № 4. — С. 485–506.
- Вашетко Э. В., Сартаева Х. М. Влияние антропогенного воздействия на земноводных // Вопр. герпетологии : Материалы I съезда Герпетологического об-ва им. А. Н. Никольского. — Пушино ; Москва : Изд-во МГУ, 2001. — С. 53–55.
- Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., Боркин Л. Я. Элиминация генома одного из родителей до предмейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. — 1988. — 30, № 6. — С. 691–698.
- Гоголева Н. П. Некоторые закономерности линейного и весового роста амфибий // Экология. — 1985. — № 1. — С. 61–66.
- Дейвисон М. Многомерное шкалирование : Методы наглядного представления данных. — М. : Финансы и статистика, 1988. — 254 с.
- Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. — М. : Наука, 1983. — 176 с.
- Захаров В. М., Чубинишвили А. Т., Дмитриев С. Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. — М. : Центр экологической политики России, 2000. — 320 с.
- Лада Г. А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. — Тамбов, 1995. — С. 88–107.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М. : Мир, 1971. — 454 с.
- Межжерин С. В., Песков В. Н. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитология и генетика. — 1992. — 26, № 1. — С. 43–48.
- Мисюра А. Н., Леонтьева О. А., Чернышенко С. В. Использование статистических методов в задачах биоиндикации на примере популяций озерной лягушки // Биоиндикация и биомониторинг. — М. : Наука, 1991. — С. 224–229.
- Песков В. Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестн. зоологии. — 1993. — 27, № 1. — С. 82–85.
- Песков В. М. Интегральный анализ пропорций черепа в систематике і популяційній біології сірих полівок (Arvicolidae, Mammalia) : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1993. — 25 с.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М. Внутрипопуляционная изменчивость пропорций тела у озерной лягушки (*Rana ridibunda*) // Вопросы герпетологии : Материалы I съезда Герпетологического об-ва им. А. Н. Никольского. — Пушино ; Москва : Изд-во МГУ, 2001. — С. 224–226.
- Смирнова Э. М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. — Киев, 1989. — С. 144–154.
- Ушаков В. А., Лебединский А. А. Амфибии в условиях урбанизации ландшафта // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Ч. 2. — М., 1987. — С. 181–182.
- Царяпкин С. Р. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами // Применение математических методов в биологии. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1960. — С. 65–74.
- Цауне И. А., Вилнитес В. А. Применение методов нумерической таксономии при исследовании зеленых лягушек комплекса *Rana ridibunda* на территории Латвии // Актуальные проблемы зоологии. — Рига : Изд-во ЛГУ им. П. Стучки, 1989. — С. 139–162.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. — М. : Высш. шк., 1987. — 303 с.
- Berger L. Some Characteristics of the Crosses within *Rana esculenta* Complex in Postlarval Development // Annales Zoologici. — 1970. — 27, N 17. — P. 373–415.
- Berger L. On the origin of genetic systems in European water frog hybrids // Zoologica Polonica. — 1988. — 35, N 1–4. — P. 5–29.
- Berger L., Uzzell Th., Hotz H. Crossing experiments between some Western Palearctic species of water frogs (Salientia: Ranidae) // Vertebrata Hungarica. — 1982. — 21. — P. 33–45.
- Gunther R. Die Europäische Wasserfroschen, Gruppe — ein evolutions-biologischer sonderfall // Biol. Rdsch. — 1979. — 17, N 4. — S. 217–228.
- Uzzell T. M., Berger L. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenetic associate *Rana esculenta* // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. — 1975. — 127. — P. 13–24.
- Zarapkin S. R. Zur Phaenanalyse von geographischen Rassen und Arten // Arch. Naturgesch. N. F. — 1934. — 3. — S. 161–186.