

УДК 597.851:574.24

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ РЕЗЕРВЫ И НЕКОТОРЫЕ СВЯЗАННЫЕ С НИМИ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*) НА ПРОТИВОПОЛОЖНЫХ КРАЯХ АРЕАЛА

© 2025 Н. А. Булахова^{a,*}, К. И. Шишикина^{a,**}, А. С. Семухина^{b,***}

^a Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

^b Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет», Пермь, 614000 Россия

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: korotkova.kseniya@bk.ru

***e-mail: anyuta.semuhina@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.08.2024

После доработки 06.10.2024

Принята к публикации 17.10.2024

Впервые для травяной лягушки (*Rana temporaria*) с восточной периферии ареала (г. Пермь) проведена комплексная оценка энергетических ресурсов (липидов и гликогена), содержащихся в тканях и органах, и некоторых связанных с ними популяционных характеристик. Показано, что традиционное представление о сезонной динамике запасов липидов и гликогена, распределении их на нужды роста, размножения и выживания во время зимовки, полученное при изучении западных популяций, не вполне применимо для особей в других частях ареала даже при совпадении продолжительности сезона активности в них. Выявленные в исследованной популяции значения относительных масс запасующих органов (печени и жировых тел), содержания в них липидов и гликогена, размеров особей и их репродуктивных характеристик могут быть основой для изучения географической изменчивости этих взаимосвязанных показателей в восточной части ареала.

Ключевые слова: травяная лягушка, липиды, гликоген, запасующие органы, популяционные характеристики, сезон активности

DOI: 10.31857/S0044513425030034, **EDN:** abreqq

Травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) – один из самых распространенных и массовых в Европе видов бесхвостых амфибий (Gollmann et al., 2014). Его ареал с запада на восток, от северной Испании до Западной Сибири, простирается более чем на 5000 км. Широтная протяженность ареала в Центральной Европе также велика – около 3000 км, но к восточной периферии, к Предуралья, суживается почти вдвое, примерно до 1700 км. Сразу же за Уралом на равнинных территориях Западной Сибири проходит восточная граница распространения вида, связанная с заморностью большинства зимовочных водоемов в этом регионе (Берман, Булахова, 2019). Столь обширный ареал обуславливает различие условий среды, формирующее значительную вариабельность популяционных характеристик, поэтому травяная лягушка – удобная и традиционная модель для выяснения их

географической изменчивости среди бесхвостых амфибий (Топоркова, Зубарева, 1965; Шварц, Ищенко, 1971; Ищенко, 1978; Gibbons, McCarthy, 1986; Ryser, 1996; Miaud, Merilä, 2000; Кабардина, 2004; Laugen et al., 2005; Лада, 2012; Patrelle et al., 2012; Sinsch et al., 2015; Ляпков, 2021 и др.).

Одним из важнейших факторов, определяющих географическую изменчивость популяционных характеристик амфибий (размеров взрослых животных и ювенильных особей после прохождения метаморфоза, средней и максимальной продолжительности жизни самцов и самок, сезонной динамики и продолжительности репродуктивных циклов, плодовитости и др.), выступает различие окружающих температур (см. обзор Wells, 2007). Поскольку точная оценка этого параметра непосредственно в местах обитания амфибиотических животных невозможна, в качестве основной

характеристики условий среды для амфибий принимают продолжительность сезона активности (Laugen et al., 2005; Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012; Patrelle et al., 2012; Ляпков, 2021). У травяной лягушки сезон активности в различных частях ареала варьирует кратно – от почти 12 месяцев в Испании до 3–3.5 месяцев на севере Скандинавии и на Полярном Урале (Топоркова, Зубарева, 1965; Bea et al., 1986; Hjernquist et al., 2012). В западной и центральной частях ареала проведены многочисленные исследования изменчивости многих популяционных характеристик в местностях с различающейся продолжительностью сезона активности и выявлен ряд закономерностей, объясняемых этим фактором (Miaud et al., 1999; Laugen et al., 2003; Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012; Лада, 2012; Ляпков, 2021 и др.). Считается, что соотношение длительности периодов зимовки и активности приводит к вариативности моделей накопления, распределения и расхода энергетических ресурсов, что, в свою очередь, существенно влияет на демографические и репродуктивные характеристики особей в популяциях (Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012; Liao et al., 2016 и др.). В течение теплого сезона лягушки запасают резервные вещества (в основном – липиды и гликоген), которые расходуются на поддержание активности и рост (увеличение длины и массы тела), на развитие половых продуктов для размножения, а также на обеспечение выживания во время зимовки и некоторые другие этологические и физиологические потребности. Однако баланс этих расходов у амфибий слабо изучен, несмотря на его важную роль в формировании жизненных циклов. Существует немного работ, в которых проведен анализ изменчивости моделей накопления и расхода энергетических ресурсов, оценены особенности сезонной динамики резервных веществ и определено влияние этой изменчивости на популяционные характеристики (Smith, 1950; Elmberg, 1991; Elmberg, Lundberg, 1991; Jönsson et al., 2009 и др.). Например, очевидно, что длительные периоды зимовки требуют для выживания больше накопленных ресурсов, чем короткие (Jönsson et al., 2009). Однако до настоящего времени лишь для единичных видов лягушек оценена зависимость выживания от продолжительности зимы и величины предзимних энергетических запасов (Bradford, 1983; Boutillier et al., 1997; Tattersall, Ultsch, 2008; Costanzo et al., 2013). Также нет единого мнения о связанной изменчивости в градиенте продолжительности сезона активности размеров животных, характеристик их плодовитости (числа и размеров икринок) и сезонной динамики резервов (Koskela, Pasanen, 1975; Jørgensen, 1981; Cummins, 1986; Elmberg, 1991; Lardner, Loman, 2003 и др.).

Один из хорошо изученных в этом отношении регионов – расположенная на северо-западе ареала травяной лягушки Скандинавия. Здесь географическая изменчивость демографических и репродуктивных характеристик *R. temporaria* исследована как на широтных профилях, так и в расположенных на разной высоте популяциях (Elmberg, 1987, 1991; Elmberg, Lundberg, 1991; Laugen et al., 2005; Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012; Patrelle et al., 2012 и др.). В Финляндии в окрестностях г. Хаапавеси (64°10' с.ш., 25°10' в.д.) наиболее полно исследована сезонная динамика запасов липидов и гликогена травяной лягушки (Pasanen, Koskela, 1974; Koskela, Pasanen, 1975), и эти сведения до настоящего времени считаются базовыми по “энергетике” лягушек вообще. Еще на нескольких, также расположенных в северо-западной части ареала территориях (Фенноскандия, север Германии, Великобритания), исследованы вышеуказанные параметры *R. temporaria* в отдельные сезоны или только некоторые физиологические характеристики особей (Kato, 1910; Bleibtreu, 1911; Smith, 1950; Кутенков, 1991, 2009; Elmberg, 1987, 1991; Elmberg, Lundberg, 1991; Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012). Именно на материалах с северо-запада ареала сделаны основные выводы об общих закономерностях обеспечения зимовки травяной лягушки резервами. Показано, что (1) основные запасующие органы – это абдоминальные жировые тела и печень, а основной энергетический субстрат, поддерживающий метаболизм зимой, – липиды жировых тел, (2) запасаемый преимущественно в печени гликоген – лишь второй по важности энергетический ресурс, (3) максимальных значений размеры запасующих органов и концентрация резервных веществ в них достигают перед зимовкой и значительная часть липидов и гликогена сохраняется до весны – для поддержания активности в сезон размножения, (4) динамика расходования резервных веществ у самок и самцов различается в период от осени к весне (в том числе и с учетом подготовки к размножению) (Smith, 1950; Pasanen, Koskela, 1974; Koskela, Pasanen, 1975; Fitzpatrick, 1976; Feder, Burggren, 1992; Jönsson et al., 2009 и др.).

На востоке ареала подобных исследований существенно меньше – имеются лишь некоторые сведения, полученные при изучении немногих популяций в теплое время года, и оценены отдельные популяционные характеристики вида (Теплова, 1957; Топоркова, Зубарева, 1965; Шварц, Ищенко, 1971; Ищенко, 1978; Гаранин, 1983; Юшков, Воронов, 1994; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Ishchenko, 1996, 2005; Вершинин, 2007; Стариков, Матковский, 2011; Ляпков, 2021; Литвинов и др., 2023). Кроме того, в литературе почти нет данных о соотношении характеристик жизненных циклов и их ресурсной обусловленности для географически удаленных

популяций с одинаковой продолжительностью сезона активности, что важно для исключения влияния этого фактора на изменчивость указанных популяционных характеристик (см. Ляпков, 2021).

В этой связи представляется важным оценить “универсальность” выявленной на северо-западе ареала и считающейся типичной для *R. temporaria* модели накопления и расхода ресурсов и ее влияние на популяционные характеристики в удаленных популяциях с одинаковой продолжительностью сезона активности особей. Для этого нами была проведена первая комплексная оценка запаса энергетических ресурсов (липидов и гликогена в жировых телах, печени и скелетных мышцах) в конце сезона активности и их расходования в зимний период, а также выявлены некоторые популяционные характеристики травяной лягушки на восточной периферии ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Животные и сравниваемые популяции

Rana temporaria были отловлены 17–24 сентября (6 самцов и 5 самок) и 26–27 апреля (40 самцов, 30 самок) в г. Пермь примерно в 200 м от р. Гайва недалеко от впадения ее в р. Каму (58.10° с.ш. 56.31° в.д.). В сентябре животных собирали на суше, на берегах небольшого искусственного озера и прилегающих к нему дорогах во время миграции на зимовку; весной – в этом же водоеме, в самом начале размножения (в воде отмечены лишь единичные кладки икры, все лягушки находились в парах, которые были сразу разделены). Судя по датам отлова и наблюдениям в другие годы, сезон активности *R. temporaria* здесь составляет примерно 160–170 суток, или чуть более 5 месяцев, и такая его продолжительность типична для равнинных популяций южной половины Пермского края (Хазиева и др., 1985; Юшков, Воронов, 1994; Литвинов и др., 2023; наши неопубликованные данные).

Сравнение полученных в настоящем исследовании данных проводили с опубликованными сведениями из популяций с такой же продолжительностью сезона активности, но расположенных на северо-западной периферии ареала – в Финляндии (Pasanen, Koskela, 1974; Кутенков, 2009; Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012). Из-за отепляющего действия Атлантики схожий по продолжительности с пермской популяцией сезон активности травяной лягушки отмечен здесь существенно севернее – примерно на 62° с.ш. – в Карелии (Кутенков, 2009), на 64° с.ш. в Финляндии, окрестности г. Хаапавеси (Pasanen, Koskela, 1974), и Швеции, окрестности г. Умео (Jönsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012).

Размеры животных и индексы запасяющих органов

Отловленных животных умерщвляли шоковой заморозкой при температуре –80°C. В лаборатории их размораживали при 4°C до исчезновения льда в тканях, взвешивали, штангенциркулем измеряли длину тела (L , мм) от кончика морды до центра клоакального отверстия, после чего вскрывали. Животные с развитыми гонадами (увеличенными семенниками и черными ооцитами в яичниках или икрой в яйцеводах) в осенней и весенней выборках отнесены в группу взрослых животных, и расчеты средней длины тела взрослых самцов и самок, а также плодовитости в популяции приведены при объединении двух выборок. Для расчета относительной массы запасяющих органов полностью иссекали печень и жировые тела и взвешивали их с точностью 0.001 г; индексы печени и жировых тел (%) вычисляли как отношение масс этих органов к массе тела. Аналогично рассчитывали относительную массу яичников у самок осенью. Весной у всех отловленных самок икра уже овулировала и находилась в нижних отделах яйцеводов. Половые пути также иссекали, отделяли икру и взвешивали. Индивидуальную плодовитость определяли путем подсчета икринок в навесках (примерно 30 мг) из расположенного в яйцеводах комка или пигментированных ооцитов в кусочке яичника и вычисляли с учетом полной массы икранных комков/яичников. Относительную плодовитость рассчитывали как отношение индивидуальной плодовитости к длине тела самки (икринок/мм длины тела).

Определение содержания гликогена, липидов и воды в тканях и органах

Содержание гликогена определяли в печени, мышцах задних конечностей, яичниках или икринках из яйцеводов (навески 20–70 мг) с использованием *o*-толуидина в соответствии с методами, описанными ранее (Tarnoky, Nagy, 1963; Северин, Соловьева, 1989; Bulakhova, Shishikina, 2022). Образцы обрабатывали едким кали, гликоген осаждали этиловым спиртом и гидролизовали серной кислотой; концентрацию гликогена в пробах рассчитывали по ряду стандартных растворов глюкозы. Содержание липидов определяли в навесках печени, мышц задних конечностей, яичников или икринного комка и жировых тел, если масса последних была более 5 мг. В случае если масса жировых тел была менее 5 мг, т.е. они были полностью редуцированы и сохранялась лишь их оболочка, их массу и содержание липидов в них считали равными нулю. Липиды экстрагировали смесью диэтилового эфира и этанола (1: 3) в течение 48 ч и определяли их концентрацию по методу Canal et al. (1972). Для определения оптической плотности растворов гликогена и липидов использовали спектрофотометр

Ecoview-UV-3100 (Shanghai Mapada Instruments Co., Ltd.). Запас гликогена и липидов (мг) у особи рассчитывали с учетом массы органов и тканей, при этом считали, что доля мышечной ткани составляет у взрослых самок весной и осенью 20% от общей массы тела, у взрослых самцов – 35% (Bulakhova, Shishikina, 2022). Суммарный запас резервных веществ рассчитывали как сумму произведений концентраций липидов и гликогена в жировых телах, печени и мышцах и массы этих органов и тканей у особей. Удельное содержание резервных веществ в одном ооците или икринке (мг/икр.) определяли как отношение суммарного их содержания в яичниках или икрыном комке к плодовитости.

Содержание воды в печени, мышцах, ооцитах или икринках вычисляли по разнице масс образцов (100–500 мг), которые взвешивали, высушивали в течение двух дней при 105 °С и повторно взвешивали (Pasanen, Koskela, 1974). При значимых различиях содержания воды в тканях концентрацию и запас гликогена и липидов в тканях и органах рассчитывали как долю от сухого вещества (%).

Статистический анализ

Статистическую обработку результатов исследования проводили в программе R (версия 4.3.1, R Core Team, 2023). Парные сравнения средних значений проведены с использованием критериев Стьюдента (t) или Уилкоксона (W) в зависимости от характера распределения и однородности дисперсии, множественные сравнения средних – при помощи однофакторного дисперсионного анализа или теста Крускала–Уоллеса; сравнение полученных значений с опубликованными в литературе оценивали одновыборочными критериями (t или рангов Уилкоксона). Зависимость показателей определяли посредством коэффициентов корреляции (Пирсона – r или Спирмена – r_s в зависимости от распределения сравниваемых переменных). Для выяснения характера и силы связи плодовитости самок и длины их тела использовали регрессионный анализ: лучшей считали модель с максимальным коэффициентом детерминации при минимальном значении AIC и $p \leq 0.05$. Значения в тексте приведены как среднее \pm стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры животных и плодовитость самок

В объединенных весенней и осенней выборках лягушек длина тела взрослых самок и самцов не отличалась ($W = 679$, $p = 0.43$): средние значения составили 62.9 ± 1.0 мм и 62.0 ± 1.0 мм, а индивидуальные варьировали от 51.2 до 73.6 мм и от 48.1 до 76.1 мм соответственно.

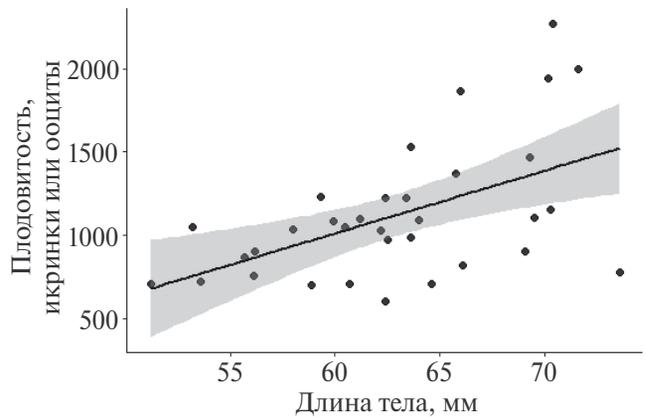


Рис. 1. Регрессионная связь плодовитости и длины тела самок травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пермской популяции.

Средняя плодовитость (количество пигментированных ооцитов в яичниках или икринок в яйцеводах) у исследованных самок достигала 1119 ± 71 шт. (от 600 до 2267). Индивидуальные значения плодовитости слабо зависели от длины тела самок ($r = 0.49$, $p = 0.004$) и не коррелировали с массой их запасующих органов (печени и жировых тел). Относительная плодовитость составляла 17.8 икринок на 1 мм длины тела. Плодовитость возрастала с увеличением размеров самок, и зависимость лучше всего описывала линейная регрессия ($y = 37.6x - 1246.3$), но даже у лучшей модели коэффициент детерминации был невысок ($R^2 = 0.28$, $p = 0.002$) (рис. 1).

Содержание воды в тканях

Содержание воды в тканях не различалось между самцами и самками ни в одном из сезонов, за исключением содержания в печени осенью ($W = 22$, $p = 0.04$). От осени к весне этот показатель значимо повышался у всех особей во всех тканях и наиболее сильно – в ооцитах/икринках (в среднем с 53 до 70%) (рис. 2).

Запасующие органы

Жировые тела осенью имели все лягушки, и их масса варьировала от 6 до 91 мг, а относительная масса составляла $0.17 \pm 0.03\%$ у самцов и $0.27 \pm 0.06\%$ у самок. Ни абсолютная, ни относительная масса этих органов не различались между самцами и самками. Только у самцов масса жировых тел коррелировала с размерами особей ($r = 0.89$, $p = 0.03$ – с массой тела и $r = 0.94$, $p = 0.02$ – с длиной тела).

В весенней выборке у подавляющего числа лягушек жировые тела были редуцированы менее чем до 5 мг (фактически сохранились только их

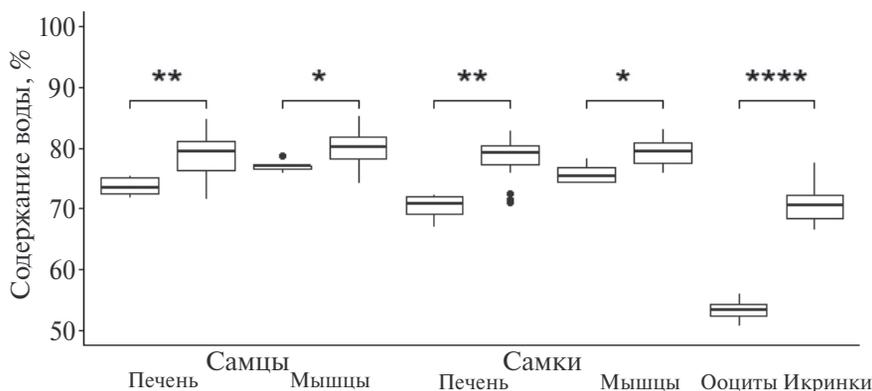


Рис. 2. Сезонная изменчивость содержание воды в тканях и органах травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пермской популяции. Горизонтальные линии – медианные значения, концы вертикальных “усов” – минимальные и максимальные значения, точки – выбросы. Концы скобок указывают на сравниваемые выборки, над скобками приведена значимость различий: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, **** $p < 0.0001$.

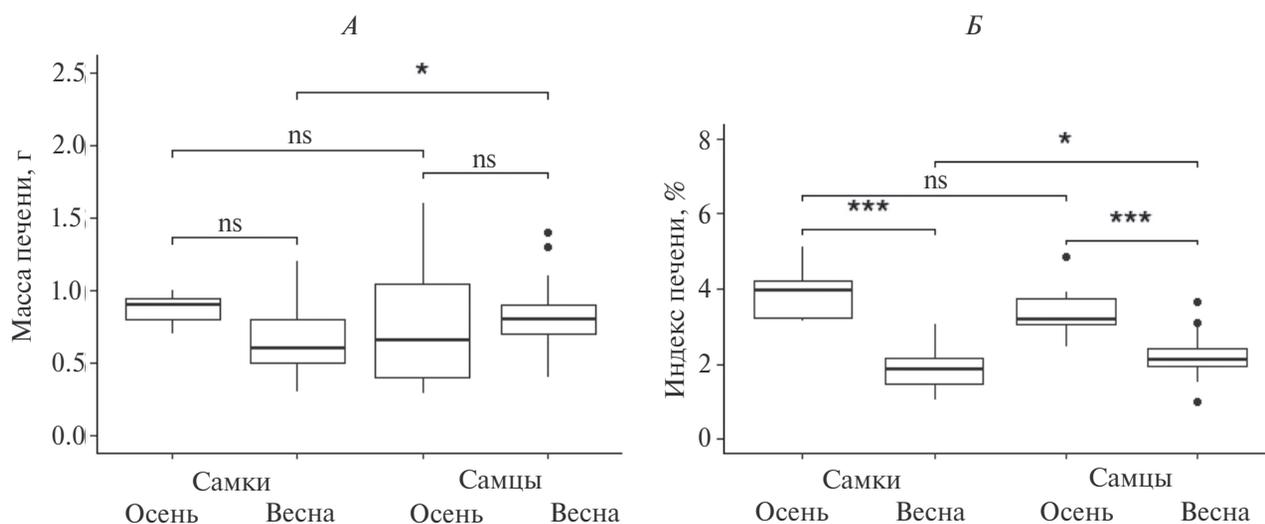


Рис. 3. Изменение массы печени (А) и индекса печени (Б) у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пермской популяции в течение зимовки. Значимость различий: ns – различия не достоверны, *** $p \leq 0.001$; остальные обозначения, как на рис. 2.

оболочки), лишь у 7% самок и 10% самцов они достигали 10–29 мг, поэтому индексы жировых тел были крайне малы – 0.004 ± 0.002 и $0.006 \pm 0.003\%$ соответственно. Индексы не различались у самцов и самок ($W = 620$, $p = 0.63$) и были значимо ниже, чем осенью ($p < 0.0001$ в обоих случаях). Лягушки с “большими” жировыми телами (массой более 10 мг) не отличались по размерам тела от прочих особей ($p > 0.05$).

Печень. Осенью ни масса печени, ни относительная ее масса у самцов не отличались от таковых самок ($p > 0.05$), а весной оба показателя были значимо больше, чем у самок ($t = 2.57$, $df = 65.91$, $p = 0.012$ и $W = 810$, $p = 0.01$). Масса печени

не различалась между осенними и весенними животными (рис. 3), но относительная ее масса осенью была выше, чем весной ($W = 150$, $p = 0.0004$ – у самок и $W = 229$, $p = 0.0004$ – у самцов). Во всех исследованных выборках, за исключением осенних самок, масса печени коррелировала с размерами (длиной и массой) особей (самцы осенью: $r_s = 0.93$, $p = 0.008$; самцы весной: $r = 0.74$ – 0.78 , $p < 0.001$; самки весной: $r = 0.60$, $p = 0.0005$).

Содержание резервных веществ

Содержание липидов в жировых телах осенью было высоко и не различалось у самок и самцов (рис. 4). Из-за небольшой массы жировых

тел запас липидов в них составлял всего лишь 6.5 ± 1.8 мг у самцов и 10.1 ± 1.3 мг у самок. В печени и мышцах содержание липидов было крайне мало – в 30–40 меньше, чем в жировых телах (рис. 4). Оно не различалось у самок и самцов в печени ($p > 0.05$), но в мышцах у первых было выше, чем у вторых ($W = 25, p = 0.008$). Несмотря на значительную долю мышц и печени в массе организма, запас липидов в этих тканях был невелик – в 1.5–5 раз ниже, чем в жировых телах.

Весной содержание липидов в жировых телах было измерено лишь у четырех самцов и двух самок, сохранивших после зимовки эти органы массой более 5 мг. Оно варьировало от 8 до 156 мг/г ткани у первых и составляло 56 и 173 мг/г – у вторых. От осени к весне произошло падение содержания липидов в мышцах самок ($W = 136, p = 0.004$) и печени самцов ($W = 160.5, p = 0.03$), и по содержанию липидов в печени самки превосходили самцов ($W = 774, p = 0.04$) (рис. 4). Запас липидов в жировых телах уменьшился от осени к весне в десятки раз, в то время как в печени и мышцах – лишь в полтора–три раза. В ооцитах содержание липидов сократилось в это время почти в 9 раз (с 20.5 до 2.2 мг/г), и даже при пересчете на сухое вещество падение было велико – примерно в 6 раз.

Содержание гликогена осенью в печени было велико, причем самки и самцы не различались по его содержанию ни в сырой ткани (рис. 5), ни при пересчете на сухое вещество, в котором средняя доля гликогена достигала $54.1 \pm 6.7\%$ (самцы) и $45.1 \pm 6.4\%$ (самки). В объединенной выборке особей обоих полов содержание гликогена не зависело от размеров животных (длины или массы тела) или массы их печени ($p > 0.05$ во всех случаях), и выборка была однородной по этому признаку – варьирование индивидуальных значений (коэффициент вариации Cv) составляло 27.7% (от 81 до 186 мг/г ткани). Запас гликогена в печени у самок и самцов перед зимовкой не различался составлял в среднем 110 и 127 мг соответственно, и не зависел от размеров животных или массы их печени ($p > 0.05$ во всех случаях).

Весной, как и осенью, самцы и самки не различались по содержанию гликогена в печени (рис. 5). При пересчете на сухое вещество доля гликогена весной упала по сравнению с осенью почти в 3 раза (у самцов до 20.1 ± 2.7 , у самок до $14.5 \pm 2.5\%$). Содержание гликогена также не зависело от размеров животных и от массы их печени ($p > 0.05$ во всех случаях). Индивидуальные значения, в отличие от осени, сильно варьировали ($Cv \sim 100\%$) – от 0.2 до 206 мг/г ткани, т.е. от почти полного истощения содержания до величин, даже несколько превышающих максимальные осенние (рис. 5). Запас гликогена в печени у особей обоих полов также

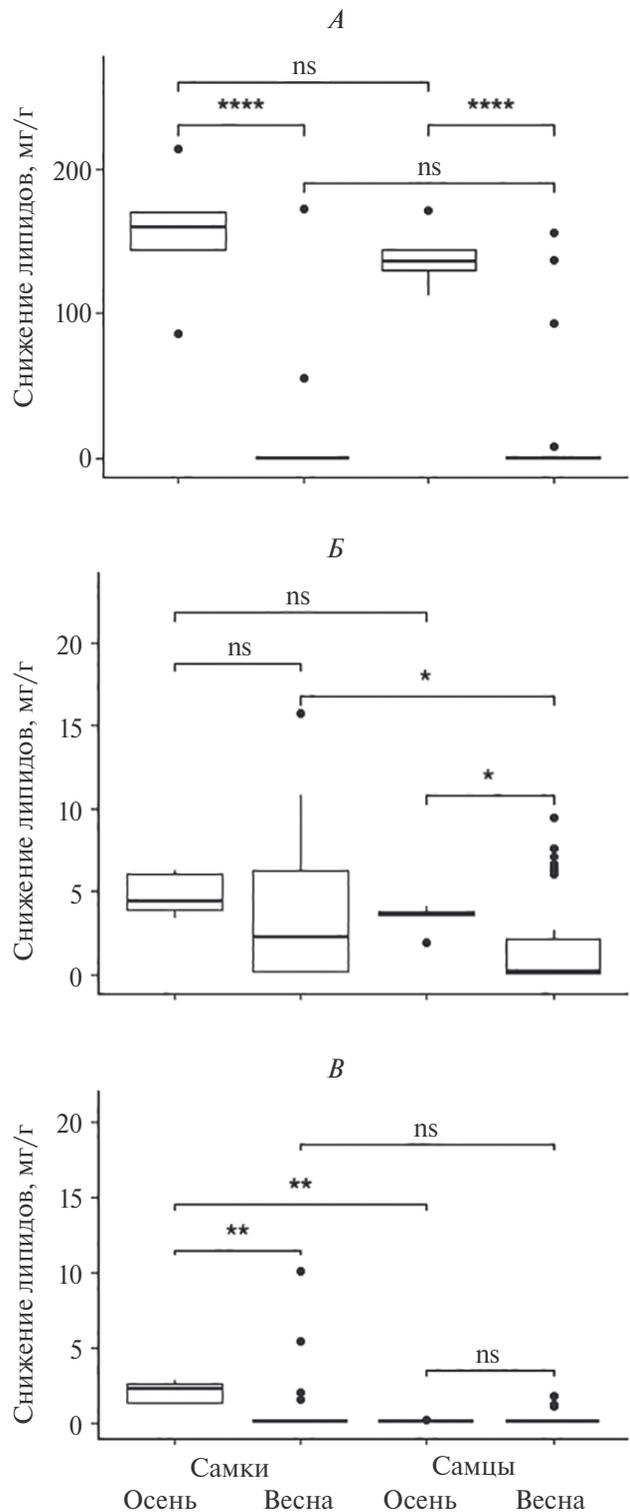


Рис. 4. Содержание липидов в тканях и органах травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пермской популяции осенью и весной: *A* – жировые тела, *B* – печень, *B* – мышцы. Обозначения см. на рис. 2.

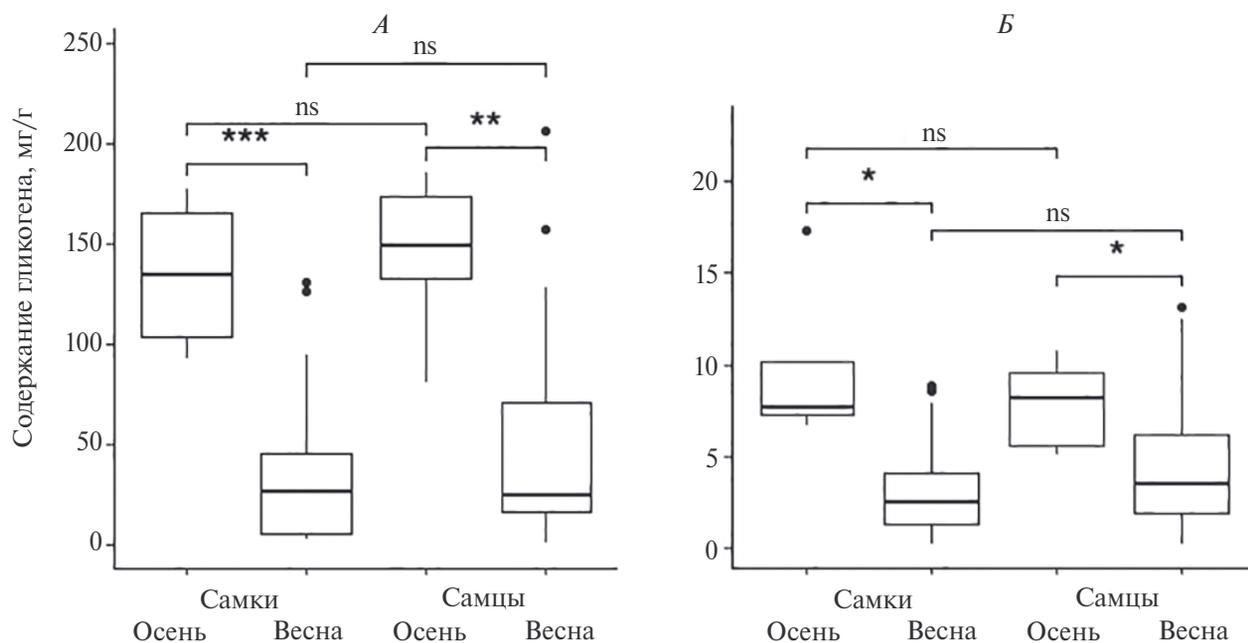


Рис. 5. Сезонные изменения содержания гликогена в печени (А) и мышцах (Б) у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пермской популяции.

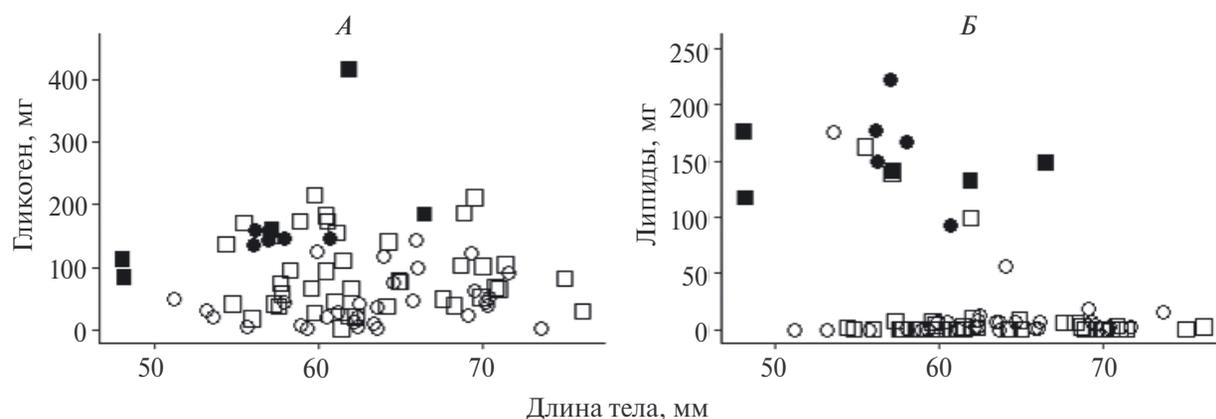


Рис. 6. Суммарный запас гликогена (А) и липидов (Б) в органах и тканях (печень, жировые тела, мышцы) у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в пермской популяции перед зимовкой и после нее. Кружки – самки, квадраты – самцы, черная заливка – осень, белая – весна. Количество точек на графике не соответствует количеству исследованных особей из-за совпадения некоторых значений.

не зависел от размеров животных, не различался у самок и самцов ($p > 0.05$) и составлял в среднем 23–37 мг, т.е. был в 3.5–5 раз ниже, чем осенью.

В мышцах особей обоих полов среднее содержание гликогена осенью было меньше, чем в печени почти в 19 раз, а весной – в 10–11 раз (рис. 5). Однако из-за значительной доли мышечной ткани в организме лягушек (Bulakhova, Shishikina, 2022) запас гликогена в ней был существенным:

у осенних лягушек – лишь в 2–3 раза меньше, чем в печени, а у весенних – почти таким же, как в печени. Осенью он не различался между самками и самцами ($p > 0.05$), но весной у самцов было значительно выше ($W = 309$, $p = 0.0004$).

Содержание гликогена в ооцитах в яйчниках осенью составляло 15 мг в 1 г ткани и весной после овуляции сократилось до 9 мг в 1 г находящихся в яйцеводах икринок. Однако при учете содержания воды

в ооцитах/икринках оказалось, что доля гликогена за время зимовки не изменилась — в оба сезона она составляла около 3% от сухого вещества.

Суммарный запас липидов осенью в тканях самок варьировал сильнее, чем у самцов — более чем вдвое (рис. 6). Но средние его значения у самцов и самок не различались ($p > 0.05$) ни осенью (143 ± 10 и 162 ± 21 мг), ни весной (12 ± 6 мг в обоих случаях). Суммарный запас гликогена осенью варьировал у разных самцов почти в пять раз (рис. 6), в среднем составляя 191 ± 59 мг, и не отличался от такового самок (146 ± 4 мг, $p > 0.05$), у которых показатели были менее изменчивы. Весной средний суммарный запас гликогена у самцов был вдвое больше, чем у самок (90 ± 9 против 46 ± 8 мг). Значительное варьирование суммарного запаса обоих резервных веществ в тканях и органах у разных особей наблюдалось весной. У некоторых лягушек он был крайне мал — едва достигал 5 мг, у других — почти совпадал с предзимними значениями (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры животных

Средняя длина тела взрослых самцов и самок травяной лягушки в популяциях из различных частей ареала варьирует от 52–55 мм до 80–86 мм (Augert, 1992; Miaud et al., 1999; Laugen et al., 2005; Guarino et al., 2008). Анализ географической изменчивости этого показателя свидетельствует

о том, что *R. temporaria* в окрестностях Перми оказываются одними из мелких среди почти девятиста популяций, данные по которым имеются в литературе или получены нами. В том числе, они значительно отличаются от особей всех трех сравниваемых популяций из Фенноскандии с такой же, как в Перми, продолжительностью сезона активности (табл. 1). Примечательно, что минимальная длина тела взрослых самок и самцов в пермской популяции (51.2 и 48.1 мм соответственно) существенно меньше, чем в большинстве других, в том числе и в северо-западной части ареала, где эти значения оцениваются примерно в 60–65 мм (Pasanen, Koskela, 1974; Elmberg, 1987; Кутенков, 1991; Фомичев, 2004; Laugen et al., 2005). Сопоставимые с полученными нами средние размеры особей (60–64 мм) оказываются характерными для многих популяций на юго-восточной периферии ареала травяной лягушки (Ищенко, 1978; Вершинин, 1983, 1997; Юшков, Воронов, 1994; Литвинов и др., 2023, наши неопубликованные данные).

Еще одна особенность морфологии травяной лягушки пермской популяции — отсутствие половых различий (диморфизма) по длине тела. Это, как и мелкие размеры особей, отличает исследованную популяцию не только от трех указанных в табл. 1, но и от многих других в центральной и западной частях ареала. Считается, что для травяной лягушки половые различия по длине тела характерны — в большинстве популяций на западе ареала (и в Фенноскандии, в том числе) самки крупнее самцов (Ryser, 1988; Miaud, Guyétant, 1998; Miaud et al., 1999; Monnet, Cherry, 2002 и др.), а в отдельных

Таблица 1. Размеры и репродуктивные характеристики травяной лягушки (*Rana temporaria*) в сравниваемых популяциях

Параметры	Популяции			
	Юг Карелии	Хаапавеси ²	Умео ³	Пермь
Длина тела, мм				
самцы	72.4 ^{1***}	73.0 ***	74***	62
самки	77.5 ^{1***}	77.1***	79.6***	62.9
Половой диморфизм по длине тела	Есть	Есть	Есть	Нет
Средняя плодовитость (икринок)	1433***	1307** ± 46 ⁴	1782***	1119 ± 71
Корреляция плодовитости и длины тела самок	Нет данных	0.65 $p = 0.001$	0.33–0.45 $p < 0.05$	0.49 $p = 0.004$
Относительная плодовитость (икринок на 1 мм длины тела)	18.5	17.0	23.3 ^{5***}	17.8 ± 1.0
Относительная масса яичников осенью, % от массы тела	10.3*	9.7 ± 0.3	8.5 ± 1.5	7.6 ± 2.0
Содержание гликогена в яичниках осенью, мг/г ткани	Нет данных	17 ⁴	Нет данных	15 ± 2.8

Примечания. ¹ — рассчитано как средневзвешенное значение по: Кутенков, 1991; ² — данные Pasanen, Koskela, 1974; ³ — данные Elmberg, 1987; ⁴ — данные Koskela, Pasanen, 1975; ⁵ — данные Elmberg, 1991. Значимость отличий от аналогичных показателей пермской популяции: * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$; *** — $p < 0.001$.

популяциях Брянской области и Беларуси — напротив, самцы крупнее самок (Ляпков, 2021).

Таким образом, исследованная нами популяция травяной лягушки по размерам (длине тела) оказалась обычной для юго-восточной периферии ареала. Вместе с тем выявленный в других частях ареала травяной лягушки половой диморфизм взрослых особей по длине тела, при котором самки крупнее самцов или наоборот — самцы крупнее самок, не наблюдается на востоке ареала и причины этого требуют специального исследования.

Характеристики плодовитости

Размерный половой диморфизм, при котором самки имеют большую, чем самцы длину тела, у амфибий объясняют отбором на увеличение плодовитости — в основе его лежит положительная зависимость количества производимых самкой икринок от объема полости ее тела, определяемого длиной тела особи (Shine, 1979; Duellman, Trueb, 1985; Кутенков, 1991; Monnet, Cherry, 2002; Ляпков, 2021 и др.). Хотя для многих видов лягушек эта связь подтверждена, данные по *R. temporaria* противоречивы — не во всех популяциях она выявлена (Терентьев, 1950; Elmberg, 1991; Ryser, 1996; Miaud et al., 1999; Ляпков и др., 2002; Weddelling et al., 2003 и др.). В пермской популяции, несмотря на отсутствие полового диморфизма по длине тела, эта связь также, как и в сравниваемых с нею скандинавских популяциях с выраженным диморфизмом, обнаружена (табл. 1), но в финской и пермской популяциях зависимость линейная, а в шведской — экспоненциальная (Koskela, Pasanen, 1975; Elmberg, 1991). Величина коэффициентов корреляции плодовитости и размеров самок так же различается,

и лишь в одной из четырех (финской) корреляция высока (табл. 1). Плодовитость травяной лягушки в окрестностях Перми оказалась значимо более низкой, чем в сравниваемых популяциях (табл. 1). Однако по относительной плодовитости (с учетом длины тела лягушек) различия с большинством выборок исчезают, сохраняясь только с одной из трех — шведской (с наиболее крупными самками) (табл. 1).

Модели распределения энергетических ресурсов между ростом (увеличением размеров самок) и плодовитостью — один из ключевых моментов баланса энергетических ресурсов амфибий. Для заключения о единстве или различиях этих моделей в разных популяциях необходимо учитывать не только количество икринок, но и их размеры, а также содержание в них резервных веществ. Однако имеющиеся в литературе данные свидетельствуют об отсутствии единой закономерности в соотношении размера икринок и плодовитости и связи их с длиной тела самок у *R. temporaria*. В некоторых популяциях показана отрицательная корреляция между количеством и размером икринок у самки (Jørgensen, 1981; Gibbons, McCarthy, 1986). В других популяциях — обнаружена положительная зависимость количества и/или размера икринок от возраста или размера самок (Koskela, Pasanen, 1975; Cummins, 1986; Gibbons, McCarthy, 1986; Elmberg, 1991; Ryser, 1996; Miaud et al., 1999; Lardner, Loman, 2003) или, напротив, уменьшение размеров икринок с увеличением размера самок (Gibbons, McCarthy, 1986). Оценка изменчивости размеров икринок во всех сравниваемых нами популяциях не представляется возможной из-за отсутствия данных. Однако анализ относительной

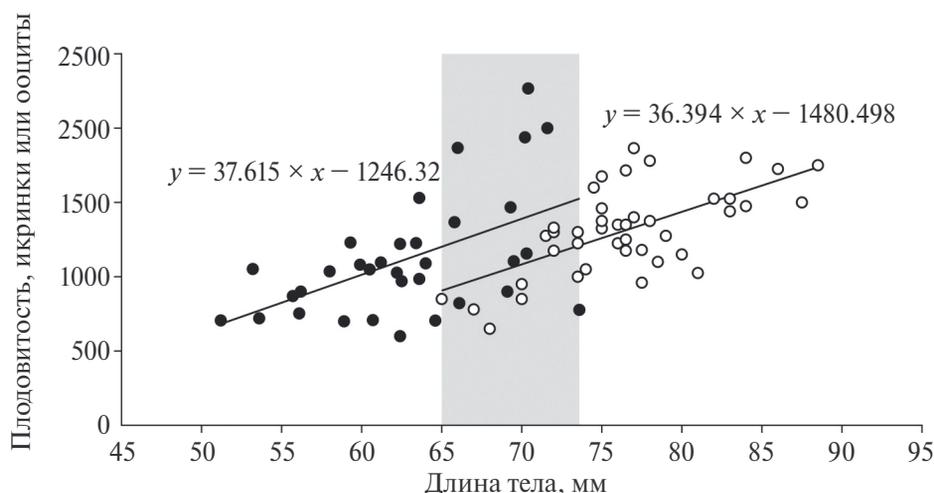


Рис. 7. Связь плодовитости и размеров самок в пермской (черные точки) и финской (белые точки, по: Koskela, Pasanen, 1975) популяциях травяной лягушки (*Rana temporaria*). Серая заливка — совокупность особей с одинаковой длиной тела из обеих популяций, у которых сравнивали плодовитость (см. текст).

массы яичников (как совокупности масс всех ооцитов) свидетельствует о варьировании этого показателя осенью от 7.6 до 10.3% и достоверных различиях между пермской и карельской выборками (табл. 1). Относительная масса яичников меняется несинхронно с изменениями средних значений плодовитости и длины тела самок (табл. 1), что предполагает различия средней массы ооцита (т.е. его размера) в выборках и низкие показатели у пермских особей. Сравнение регрессионных связей плодовитости и длины тела самок в пермской и финской популяциях подтверждает это предположение (рис. 7). При общем сходстве уравнений линейной регрессии плодовитость в группах самок с одинаковой средней длиной тела значительно различается: в пермской популяции она больше, чем в финской ($L = 69.3 \pm 0.7$ мм и 1424 ± 158 икринок, $L = 70.7 \pm 0.8$ мм и 1050 ± 69 икринок соответственно) ($t = 2.17$, $df = 13.79$, $p = 0.048$), что при одинаковых размерах особей может достигаться за счет уменьшения размера икринок.

Сведений о величине запаса резервных веществ в отдельной яйцеклетке или икринке у травяной лягушки в литературе также пока не достаточно для того, чтобы сделать обоснованные выводы о географической изменчивости этого показателя. Содержание гликогена в яичниках травяной лягушки из окрестностей Перми перед зимовкой составило 15 мг/г, т.е. было примерно таким же, как популяциях из Финляндии (табл. 1), Германии и Великобритании, где оно варьирует от 12 до 18 мг/г (Kato, 1910; Bleibtreu, 1911; Smith, 1950; Koskela, Pasanen, 1975). Однако расчеты удельного содержания гликогена в ооцитах перед зимовкой свидетельствуют о почти полуторакратной разнице этого показателя в пермской и финской популяциях – 0.033 против 0.046 мг гликогена в одном ооците соответственно. Известно, что в икринках большего размера (т.е. с большим запасом питательных веществ) скорость развития эмбрионов выше, а размеры вышедших головастиков и в последующем метаморфов – больше (Cummins, 1986; Miaud et al., 1999; Guarino et al., 2008). Таким образом, внутривидовая и межвидовая изменчивость размеров ооцитов могут обуславливать варьирование длины тела особей младших возрастных групп и, вероятно, сказываться на размерной структуре популяции в целом, что требует специального исследования.

Географические, половые и сезонные особенности баланса резервных веществ

Считается, что половой диморфизм по размерам тела у бесхвостых амфибий также имеет “энергетическую” причину и зависит от продолжительности сезона активности, который обуславливает

более высокую скорость роста молодых самок по сравнению с самцами и задержку их полового созревания (Crump, 1974; Andersson, 1994; Monnet, Cherry, 2002; Liao, Lu, 2011; Liao et al., 2016 и др.). В популяциях травяной лягушки с длинным сезоном активности самки тратят больше ресурсов на рост и запасают к началу зимовки меньше резервных веществ, чем самцы (Jönsson et al., 2009). По мере же сокращения сезона активности различия баланса энергетических ресурсов уменьшаются, что, по мнению одних авторов, приводит к уменьшению, исчезновению или изменению направленности полового диморфизма размеров тела (из-за неодинакового замедления роста и полового созревания у самцов и самок) (Jönsson et al., 2009; Ляпков, 2021), по мнению других исследователей – с ужесточением условий среды половой диморфизм, напротив, становится более выраженным (Miaud et al., 1999). Важно, что в сравниваемых нами популяциях нет единства выраженности полового диморфизма по длине тела, однако продолжительность сезона активности одинакова, что подразумевает совпадение сроков основных фенологических событий в рассматриваемый период (уход на зимовку и выход из нее с последующим размножением) и отсутствие межпопуляционных различий в физиологическом состоянии особей. Поэтому оценка количества и определение основного типа запасаемых к началу зимовки ресурсов и их расхода ко времени начала сезона размножения могут быть актуальны для анализа варьирования некоторых популяционных характеристик и в дальнейшем – поиска его причин.

Запасающие органы. У травяной лягушки во многих западных популяциях относительная масса жировых тел осенью велика – достигает 0.8–1% от массы тела, что свидетельствует о важности этого запасающего органа и содержащихся в нем липидов в предзимней и зимней энергетике вида (Smith, 1950; Jørgensen, 1981; Кутенков, 1991; Elmberg, 1991; Feder, Burggren, 1992). На этом фоне особи исследованной нами популяции выделяются среди приведенных в табл. 2. В то время как в Карелии жировые тела у *R. temporaria* перед зимовкой велики и по относительной массе не различаются у самок и самцов, в финской популяции они тоже значительны, но имеются половые различия массы, в пермской – половые различия не выявлены, но масса жировых тел поразительно мала (максимальная масса 91 мг, средняя относительная масса 0.17–0.27%) (табл. 2).

Во время зимовки в водоемах лягушки не впадают в анабиоз – они остаются подвижными (перемещаются и реактивны в ответ на раздражители), что требует энергетических трат. В западных популяциях травяной лягушки жировые тела

Таблица 2. Индексы (относительная масса, %) запасающих органов в сравниваемых популяциях травяной лягушки (*Rana temporaria*)

Показатель	Юг Карелии ¹	Хаапавеси ²	Умео ³⁻⁵	Пермь ⁶
Индекс жировых тел				
самцы	1.04***/ 0.11***	0.73***/ 0.17***	Нет данных/ 0.08***	0.17/0.006 (0–0.02)
самки	1.04***/ 0.11***	0.41/ 0.03***	0.75***/ 0.12***	0.27/0.002 (0–0.05)
Индекс печени				
самцы	5.3*/2.8***	5.07*/2.35**	Нет данных/ 2.63–2.98***	3.4/2.2
самки	5.3*/2.8***	4.02/1.96	7*/3***	3.9/1.9

Примечания. Сезон: перед чертой – осень, после черты – весна. ¹ – Кутенков, 1991, ² – Pasanen, Koskela, 1974, ³ – Elmberg, 1991, ⁴ – Elmberg, Lundberg, 1991; ⁵ – Jönsson et al., 2009; ⁶ – в скобках указаны минимальные и максимальные значения весной. Значимость отличий от аналогичных показателей пермской популяции: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

значительно сокращаются зимой, но ко времени окончания зимовки их размеры и запас липидов в них остаются достаточно высокими, и у самцов большими, чем у самок, а своего минимума они достигают только после окончания сезона размножения (Smith, 1950; Pasanen, Koskela, 1974; Jönsson et al., 2009). Считается, что самки *R. temporaria* расходуют липиды жировых тел зимой интенсивнее, чем самцы, в том числе, для завершения созревания ооцитов в яичниках, а также во время происходящей еще до выхода из зимовочных водоемов овуляции, т.е. основные затраты энергии у самок происходят еще до периода спаривания (Krawczyk, 1971; Jørgensen, 1981; Feder, Burggren, 1992). У самцов, напротив, затраты энергии существенны в период размножения для обеспечения активных перемещений в поисках партнерш, вокализации и конкурентной борьбы с соперниками, и перед размножением самцы имеют более крупные жировые тела, чем самки (Jørgensen, 1992; Jönsson et al., 2009). Однако в пермской популяции у подавляющего числа особей (примерно 90% выборки) к весне жировые тела были полностью редуцированы, что не наблюдается на северо-западе. Лишь у 9% особей (у двух самок и четырех самцов из 70 исследованных) они достигали в среднем 0.03% от массы тела, что, скорее, выглядит как исключение из характерной для пермской популяции ситуации. Даже у этих особей относительная масса жировых тел оказалась значимо ниже, чем у лягушек в Финляндии (табл. 1).

Относительная масса печени – основного “депо” гликогена у лягушек осенью изменяется в зависимости от продолжительности зимовки – увеличивается к северу (Шварц, Ищенко, 1971; Jönsson et al., 2009; Chen et al., 2013; Costanzo et al., 2013). Так, у травяной лягушки в популяциях Великобритании и севера Германии, где зимовка

длится около 4 месяцев, индекс печени составляет примерно 3–4% от массы тела (Kato, 1910; Bleibtreu, 1911; Smith, 1950), а в Финляндии при зимовке чуть более 5 месяцев – достигает 4–7% (табл. 2). Однако в пермской популяции индекс печени и у самок, и у самцов осенью и весной оказался значимо более низким, чем в большинстве сравниваемых выборок с аналогичной продолжительностью зимовки (табл. 2). При этом осенние значения соответствовали таковым в популяциях с более короткой зимовкой (Германия, Великобритания), но весной были выше отмеченных в них (Kato, 1910; Smith, 1950). Кроме того, в пермской популяции и в некоторых сравниваемых с ней не подтверждены выявленные в Финляндии (Pasanen, Koskela, 1974) более высокие индексы печени и жировых тел у самцов по сравнению с самками перед зимовкой и после нее.

Таким образом, в исследованной нами популяции не наблюдаются характерные для северо-запада ареала большие жировые тела у лягушек перед зимовкой и сохранение значительных их размеров весной, а также считающиеся типичными половые различия массы этого органа в оба сезона. Малая абсолютная и относительная масса основного резервного органа гликогена – печени – также выделяет пермскую популяцию среди сравниваемых. Сходство продолжительности сезона активности в анализируемых популяциях позволяет исключить из возможных причин этих различий особенности сезонной динамики накопления и расходования резервных веществ. Очевидно, что малые размеры и индексы запасающих органов могут свидетельствовать о меньшей роли липидов жировых тел и запасенных в печени резервов в предзимней и зимней энергетике и/или о разном уровне потребности в энергии (скорости метаболизма или степени активности животных)

во время зимовки травяной лягушки на юго-восточной периферии ареала по сравнению с особями в популяциях на северо-западе.

Содержание резервных веществ. Липиды жировых тел считаются основным энергетическим субстратом зимующих в воде лягушек (Pinder et al., 1992; Boutilier, 2001). В финской популяции, где средний запас липидов в жировых телах осенью достигает 179 мг у самок и 248 мг у самцов, около 80% энергии зимой обеспечивается за счет метаболизма липидов (Tattersall, Ultsch, 2008) и к сезону спаривания сохраняются лишь 6 и 37 мг липидов соответственно (Pasanen, Koskela, 1974). В исследованной нами популяции и содержание липидов (табл. 3), и их запас в жировых телах осенью были многократно меньшими (в среднем около 7–10 мг), а к весне жировые тела полностью редуцировались у подавляющего числа особей. В других тканях (печени и мышцах) содержание и запас липидов были еще ниже, чем в жировых телах (табл. 3). Существует мнение, что липиды в печени не являются резервами для зимовки, а лишь отражают протекающий в печени метаболизм (синтез и деградацию) и транспортировку липидов в другие органы (Fitzpatrick, 1976), и роль их в зимней энергетике не очевидна и трудно оценима. Поэтому можно допустить, что наблюдающиеся при одинаковой продолжительности сезона активности различия содержания липидов в печени – свидетельство межпопуляционных различий липидного и/или углеводного метаболизма перед зимовкой

в рассматриваемых популяциях. Крайне малое содержание липидов в мышцах пермских особей и осенью, и весной также не позволяет рассматривать их как резерв для зимовки (табл. 3). Таким образом, полученные результаты могут свидетельствовать об очевидно неодинаковой роли липидов в обеспечении предзимней и зимней энергетике в разных популяциях травяной лягушки.

Снижение содержания липидов, как и гликогена, весной, кроме того, связано не только с расходом их во время зимовки, но и отчасти с показанным увеличением доли содержащейся в тканях воды, т.е. уменьшением доли сухого вещества. Последнее объясняют снижением активности почек при низких температурах среды, с увеличением доли метаболической воды, образующейся при катаболизме энергетических субстратов и с увеличением доли лимфатической жидкости из-за поступления воды через проницаемую кожу (Zamachowski, 1966; Christiansen, Penney, 1973; Bradford, 1984; Pasanen, Koskela, 1974; Булахова, Шишикина, 2024).

Традиционно считается, что роль гликогена в поддержании обмена *R. temporaria* во время зимовки не велика по сравнению с липидами. Так, в Великобритании, где у *R. temporaria* во время четырехмесячной зимовки преобладает метаболизм липидов, запасы гликогена снижаются примерно лишь на 30% (Boutilier, 2001). Однако и в финской популяции, где основная часть потребностей в энергии зимой обеспечивается за счет липидов жировых

Таблица 3. Содержание липидов и гликогена (мг/г сырой ткани) у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в финской и пермской популяциях

Показатель	Хаапавеси ¹	Пермь	Хаапавеси ¹	Пермь
	Осень		Весна	
Липиды печени				
самцы	66.0 ± 5.0*	3.5 ± 0.6	52 ± 4***	1.7 ± 0.4
самки	66.0 ± 5.0*	4.8 ± 0.6	52 ± 4***	3.5 ± 0.7
Липиды мышц				
самцы	–	0.15 ± 0.01	–	0.2 ± 0.06
самки	–	2.1 ± 0.3	–	0.76 ± 0.4
Липиды жировых тел				
самцы	800 ± 21*	139 ± 9.7	470 ± 82	9.8(0–156)
самки	800 ± 21*	155 ± 20.1	470 ± 82	7.6(0–173)
Гликоген печени				
самцы	164 ± 11	145 ± 18	67 ± 16	46 ± 7.1
самки	125 ± 8	134 ± 20.6	29 ± 10	34 ± 6.5
Гликоген мышц				
самцы	16.8 ± 2.2*	7.8 ± 1.1	15.0 ± 2.5***	4.5 ± 0.6
самки	25.3 ± 3.7*	7.3 ± 0.3	13.4 ± 1.8***	3.1 ± 0.5

Примечания. ¹ – данные Pasanen, Koskela, 1974; Достоверность отличий от аналогичных показателей пермской популяции: * – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$

тел (Pasanen, Koskela, 1974; Tattersall, Ultsch, 2008), и в пермской популяции, где малые запасы липидов осенью не предполагают значительного их вклада в зимнюю энергетику, содержание гликогена в печени снизилось зимой примерно одинаково — на 60–77 и 69–75% соответственно (табл. 3).

Содержание гликогена в печени, как и липидов в жировых телах, в исследованной выборке осенью не различалось между самцами и самками. Оно не зависело ни от размеров животных (длины тела или массы), ни от массы их печени, и выборка взрослых особей была однородной по этому признаку — варьирование индивидуальных значений было невелико. Иная ситуация наблюдалась весной: коэффициент вариации индивидуальных значений достигал почти 100%, а максимальный показатель даже несколько превышал осенние. В западных популяциях поздней осенью уже в зимовочных водоемах отмечено некоторое повышение содержания гликогена в печени (объясняемое вероятным перераспределением ресурсов между тканями), достигающее 9–20% по сравнению с поздним летом (Kato, 1910; Smith, 1950; Pasanen, Koskela, 1974). Возможно, подобное увеличение происходит и в пермской популяции — несмотря на расходование гликогена во время зимовки, весной примерно у 15% особей его содержание в печени было сопоставимо с наблюдающимся у особей осенью, а у одного самца — даже превышало максимальное отмеченное осенью (206 мг/г против 186 мг/г).

Определить минимальное витальное содержание резервных веществ в тканях зимующих лягушек сложно — до настоящего времени ни для одного из видов не оценена зависимость успешности и продолжительности зимовки от величины энергетических запасов. Вместе с тем существуют предположения, что наблюдающаяся у разных видов гибель части особей во время зимовки происходит именно из-за истощения энергетических ресурсов (Tattersall, Ultsch, 2008). В исследованной нами популяции содержание резервных веществ в тканях после зимовки у некоторых лягушек было крайне мало: в самом начале нереста были отловлены самцы и самки с суммарным запасом обоих резервных веществ (гликогена и липидов) в жировых телах, печени и мышцах менее 5 мг, что тем не менее позволяло им поддерживать высокий уровень активности и участвовать в размножении. Обращает на себя внимание значительное варьирование у разных особей запаса гликогена и липидов в тканях и органах весной (от нескольких миллиграммов до почти предзимних значений) при существенно меньшей изменчивости осенью. Это свидетельствует о том, что даже у особей в одной локальной популяции интенсивность обмена веществ во время зимовки значительно

различается — от минимального, позволяющего сохранить высокие (сопоставимые с предзимними) запасы резервных веществ до весны, до почти полного их истощения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первая комплексная оценка запаса энергетических ресурсов в конце и начале сезона активности травяной лягушки (*Rana temporaria*) в популяции у восточной границы ареала позволила выявить ряд закономерностей. Показано, что традиционное представление о сезонной динамике запасов липидов и гликогена и связи их с популяционными характеристиками, полученное на западе ареала, не вполне применимо для популяций в остальной его части, а их зависимость от продолжительности сезона активности — не очевидна.

Исследованная нами пермская популяция травяной лягушки оказалась обычной для юго-восточной периферии ареала по размерам особей. Однако животные были существенно мельче, чем в популяциях с аналогичной продолжительностью сезона активности на северо-западе, и характерный для вида половой диморфизм по длине тела не был выявлен. Средняя плодовитость пермских особей была значимо более низкой, а икринки — более мелкими и менее обеспеченными резервными веществами, чем на северо-западе, что в последующем, вероятно, может определять размерную структуру популяции. У исследованных особей не наблюдаются характерные для северо-запада ареала большие жировые тела перед зимовкой и сохранность их значительных размеров весной, а также половые различия массы этого органа в оба сезона. Малая величина основного “депо” гликогена — печени — весной и осенью также отличала пермскую популяцию от расположенных на северо-западе. Выявленные популяционные особенности масс и индексов запаасающих органов свидетельствуют о меньшей роли липидов жировых тел и гликогена печени в предзимней и зимней энергетике и/или о разном уровне метаболизма в это время в популяциях на юго-восточной и северо-западной перифериях ареала травяной лягушки. Варьирование весной суммарного запаса резервных веществ у лягушек от почти полного их истощения до предзимних значений свидетельствует о значительных различиях интенсивности обмена веществ зимой даже у особей в одной локальной популяции.

Таким образом, модель накопления основных энергетических резервов (липидов и гликогена) и их вклада в формирование популяционных характеристик, выявленная на северо-западе ареала *R. temporaria* и считающаяся типичной для вида,

оказалась не универсальной. Несовпадение многих из рассмотренных популяционных характеристик даже при сходстве продолжительности сезона активности особей в удаленных местностях свидетельствует о неоднозначности его ведущей регулирующей роли.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность Автономной некоммерческой организации «Общество сохранения диких животных» за проведение семинаров по статистической обработке данных в среде R.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Проведенное исследование – часть научной темы лаборатории биоценологии по выявлению популяционных особенностей и адаптивных стратегий широко распространенных видов амфибий вблизи границ их ареалов. Экспериментальные протоколы были одобрены Комиссией по биоэтике ФГБУН ИБПС ДВО РАН (Заключение № 001/021).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев В. М., Бобрецов А. В., 1996. Амфибии и рептилии // Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV. Санкт-Петербург: Наука. 130 с.
- Берман Д. И., Булахова Н. А., 2019. Граница на заморе, или Что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию // Природа. № 7. С. 12–26.
- Булахова Н. А., Шишикина К. И., 2024. Изменчивость количества лимфы в подкожных синусах у травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. Т. 103. № 5. С. 155–163.
- Вершинин В. Л., 1983. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала. Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 201 с.
- Вершинин В. Л., 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий. Дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 283 с.
- Вершинин В. Л., 2007. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 170 с.
- Гаранин В. И., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Ищенко В. Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.
- Кабардина Ю. А., 2004. Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек (*Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilss.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 252 с.
- Кутенков А. П., 1991. Динамика размеров печени, жировых тел и гонад у травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР Институт биологии. С. 14–24.
- Кутенков А. П., 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России. Петрозаводск: ПетрГУ. С. 140.
- Лада Г. А., 2012. Бесхвостые земноводные (Апуга) Русской равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Казань. 47 с.
- Литвинов Н. А., Четанов Н. А., Ганцук С. В., 2023. Амфибии и рептилии Камского Предуралья. Пермь: Астер Диджитал. 242 с.
- Ляпков С. М., 2021. Популяционная экология остромордой и травяной лягушек. Географическая изменчивость возрастного состава, постметаморфозного роста, размеров и репродуктивных характеристик. М.: Товарищество научных изданий КМК. 219 с.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С., 2002. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоологический журнал. Т. 81. № 6. С. 719–733.
- Северин С. Е., Соловьева Г. А., 1989. Практикум по биохимии. М.: Изд-во МГУ. 509 с.
- Стариков В. П., Матковский А. В., 2011. Распространение и некоторые стороны экологии травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) севера западной Сибири // Вестник КрасГАУ. № 12. С. 126–129.
- Теплова Е. Н., 1957. Амфибии и рептилии Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. № 6. С. 116–129.
- Терентьев П. В., 1950. Лягушка: Учебное пособие для студентов биологических факультетов университетов. М.: Советская наука. С. 345.
- Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л., 1965. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Сер. Труды Института биологии УФ АН СССР. Свердловск. Вып. 38. С. 189–194.

- Фомичев С. Н., 2004. Экология островных популяций бурых лягушек. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 188 с.
- Хазиева С. М., Никольская В. И., Козлова Т. И., 1985. Сезонная ритмика у травяной и остромордой лягушек в Камском Приуралье // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука. С. 217.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. Свердловск: ИЭРиЖ УФАН СССР. 60 с.
- Юшков Р. А., Воронов Г. А., 1994. Амфибии и рептилии Пермской области: Предварительный кадастр. Пермь: ПГУ. 158 с.
- Andersson M. B., 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton University Press. 624 p.
- Augert D., 1992. Variations de la structure démographique de populations voisines de grenouilles rouges (*Rana temporaria* L.). PhD thesis, University of Lyon, France.
- Bea F., Pascual Carvajal M. M., 1986. Estudio de los ocelos en las camponitas de la Sierra de Gredos, España central // Boletín geológico y minero. V. 97. № 2. P. 94–110.
- Bleibtreu M., 1911. Weitere untersuchungen uber das verhalten des glykogens im eierstock der *Rana fusca* // Pflügers Archiv European Journal of Physiology. V. 141. № 4. 328–342.
- Boutillier R. G., 2001. Mechanisms of metabolic defense against hypoxia in hibernating frogs // Respiration Physiology. V. 128. № 3. P. 365–377.
- Boutillier R. G., Donohoe P. H., Tattersall G. J., West T. G., 1997. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians // Journal of Experimental Biology. V. 200. P. 387–400.
- Bradford D. F., 1983. Winterkill oxygen relations and energy metabolism of a submerged dormant amphibian, *Rana muscosa* // Ecology. V. 64. P. 1171–1183.
- Bradford D. F., 1984. Water and osmotic balance in overwintering tadpoles and frogs, *Rana muscosa* // Physiological Zoology. V. 57. № 4. P. 474–480.
- Bulakhova N., Shishikina K., 2022. Pre-hibernation energy reserves and their consumption during freezing in the moor frog *Rana arvalis* in Siberia // European Zoological Journal. V. 89. № 1. P. 556–567.
- Canal J., Delattre J., Girard M. L., 1972. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du serum: description d'une methode nephelometrique. Part 1. Technique manuelle // Annales de Biologie Clinique. V. 30. P. 325–332.
- Chen W., Wang X., Fan X., 2013. Do anurans living in higher altitudes have higher pre-hibernation energy storage? Investigations from a high-altitude frog // Herpetological Journal. V. 23. № 1. P. 45–49.
- Christiansen J., Penney D., 1973. Anaerobic glycolysis and lactic acid accumulation in cold submerged *Rana pipiens* // Journal of Comparative Physiology. V. 87. № 3. P. 237–245.
- Costanzo J. P., Amaral M. C. F., Rosendale A. J., Lee R. E. Jr., 2013. Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog // Journal of Experimental Biology. V. 216. № 18. P. 3461–3473.
- Crump M. L., 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community // Miscellaneous publication (University of Kansas. Museum of Natural History). № 61. P. 1–68.
- Cummins C. P., 1986. Temporal and Spatial Variation in Egg Size and Fecundity in *Rana temporaria* L. // The Journal of Animal Ecology. V. 55. № 2. P. 303–316.
- Duellman W. E., Trueb L., 1985. Biology of Amphibians. New York, McGraw-Hill. 670 p.
- Elmberg J., 1987. Random mating in a boreal population of European common frogs *Rana temporaria* // Ecology. V. 68. № 3. P. 193–195.
- Elmberg J., 1991. Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs *Rana temporaria* L. along a climatic gradient // Functional Ecology. № 5. P. 340–350.
- Elmberg J., Lundberg P., 1991. Intraspecific variation in calling, time allocation and energy reserves in breeding male common frogs *Rana temporaria* // Annales Zoologici Fennici. V. 28. № 1. P. 23–29.
- Feder M. E., Burggren W. W., 1992. Environmental physiology of the amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 646 p.
- Fitzpatrick L. C., 1976. Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians // American Zoologist. V. 16. № 4. P. 725–732.
- Gibbons M. M., McCarthy T. K., 1986. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age // Journal of Zoology. V. 209. № 4. P. 579–593.
- Gollmann B., Borkin L., Grossenbacher K., Weddeling K., 2014. *Rana temporaria* Linnaeus 1758 – Grasfrosch. – In: Grossenbacher K. (Hrsg.). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 5/III A: Froschlurche (Anura) III A (Ranidae I). Wiebelsheim: AULA-Verlag. S. 305–437.
- Guarino F. M., Di Gia I., Sindaco R., 2008. Age structure in a declining population of *Rana temporaria* from northern Italy // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 54. № 1. P. 99–112.
- Hjernquist M. B., Soderman F., Jönsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J., 2012. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate // Oecologia. V. 170. P. 641–649.
- Ishchenko V. G., 1996. Problems of demography and declining populations of some Euroasiatic brown

- frogs // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 2. P. 143–151.
- Ishchenko V.G., 2005. Growth of brown frogs of fauna of Russia: Some problems of study of growth in Amphibians // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg–Moscow. P. 153–157.
- Jönsson K.I., Herczeg G., O'Hara R.B., Soederman F., ter Schure A.F.H., Larsson P., Merilä J., 2009. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient // Ecology. V. 90. № 5. P. 831–839.
- Jørgensen C.B., 1981. Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to the factors determining the number and size of eggs // Journal of Zoology. V. 195. № 4. P. 449–458.
- Jørgensen C.B., 1992. Growth and reproduction, 1992 // Environmental physiology of the amphibians. Feder M.E., Burggren W.W. (ed.). University of Chicago Press. P. 439–466.
- Kato K., 1910. Über das Verhalten des Glykogenes im Eierstocke der Frösche zu den verschiedenen Jahreszeiten // Pflügers Archiv European Journal of Physiology. V. 132. P. 545–579.
- Koskela P., Pasanen S., 1975. The Reproductive Biology of the Female Common Frog, *Rana temporaria* L., in Northern Finland // Aquilo, Series Zoologica. V. 16. P. 1–12.
- Krawczyk S., 1971. Changes in the lipid and water content in some organs of the common frog (*Rana temporaria* L.) in the annual cycle // Acta Biologica Cracoviensia. Series Zoologia. V. 14. № 2. P. 211–237.
- Lardner B., Loman J., 2003. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // Oecologia. V. 137. P. 541–546.
- Laugen A.T., Laurila A., Jönsson, K.I., Söderman F., Merilä J., 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergman's rule? // Evolutionary Ecology Research. V. 7. № 5. P. 717–731.
- Laugen A.T., Laurila A., Räsänen K., Merilä J., 2003. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) developmental rates – evidence for local adaptation // Journal of Evolutionary Biology. V. 16. № 5. P. 996–1005.
- Liao W., Lu X., 2011. Adult body size = f (initial size + growth rate x age): explaining the proximate cause of Bergman's cline in a toad along altitudinal gradients // Evolutionary Ecology. V. 25. P. 1–12.
- Liao W.B., Luo Y., Lou S.L., Lu D., Jehle R., 2016. Geographic variation in life-history traits: growth season affects age structure, egg size and clutch size in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*) // Frontiers in Zoology. V. 13. № 6. P. 1–9.
- Miaud C., Guyétant R., 1998. Plasticité et sélection sur les traits de vie d'un organisme à cycle vital complexe, la grenouille rousse *Rana temporaria* (Amphibien: Anoures) // Bulletin de la Société zoologique de France. V. 123. № 4. P. 325–344.
- Miaud C., Guyétant R., Elmberg J., 1999. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps // Journal of Zoology. V. 249. № 1. P. 61–73.
- Miaud C., Merilä J., 2000. Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in alpine amphibians // Biota. V. 2. P. 31–50.
- Monnet J.M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. V. 269. № 1507. P. 2301–2307.
- Pasanen S., Koskela P., 1974. Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 47. № 2. P. 635–654.
- Patrelle C., Hjernquist M.B., Laurila A., Söderman F., Merilä J., 2012. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic // Polar Biology. V. 35. P. 1505–1513.
- Pinder A.W., Storey K.B., Ultsch G.R., 1992. Estivation and hibernation. In: Feder ME and Burggren W.W. (eds.) Environmental Physiology of the Amphibians. Illinois, University of Chicago Press. P. 250–274.
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
- Ryser J., 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // Journal of Zoology. V. 216. № 4. P. 673–685.
- Ryser J., 1996. Comparative life histories of a low- and a high-elevation population of the common frog *Rana temporaria* // Amphibia–Reptilia. V. 17. № 3. P. 183–195.
- Shine R., 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia // Copeia. V. 1979. № 2. P. 297–306.
- Sinsch U., Pelster B., Ludwig G., 2015. Large-scale variation of size and age-related life-history traits in the common frog: A sensitive test case for macroecological rules // Journal of Zoology. V. 297. P. 32–43.
- Smith C.L., 1950. Seasonal changes in blood sugar, fat body, liver glycogen, and gonads in the common frog, *Rana temporaria* // Journal of Experimental Biology. V. 26. № 4. P. 412–429.
- Tarnoky K., Nagy S., 1963. Spectrophotometric determination of glycogen with o-toluidine // Clinica Chimica Acta. V. 8. P. 627–628.
- Tattersall G.J., Ultsch G.R., 2008. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs // Biological Reviews. V. 83. P. 119–140.
- Weddeling K., Bosbach G., Hachtel M., Sander U., Schmidt P., Tarkhishvili D., 2003. Egg size versus clutch size: variation and trade-off in reproductive output of *Rana*

- dalmatina* and *R. temporaria* in a pond near Bonn (Germany) // *Herpetologia Petropolitana*. Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds), *Herpetologica Petropolitana*. Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, August 12–16, 2003. St. Petersburg. Russian Journal of Herpetology. P. 238–240.
- Wells K.D., 2007. The ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press. Chicago.
- Zamachowski W., 1966. Changes in the weight of the body of the common frog *Rana temporaria* L. during the period of hibernation // *Acta Biologica Cracoviensia*. Series Botanica. Cracow. № 11. P. 199–206.
- Zamora-Camacho F.J., Comas M., 2017. Greater reproductive investment, but shorter lifespan, in agrosystem than in natural-habitat toads // *Peer J*. V. 5. P. e3791.

ENERGY RESERVES AND SOME RELATED POPULATION CHARACTERISTICS OF THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA*) FROM THE OPPOSITE PARTS OF THE RANGE

N. A. Bulakhova^{1,*}, K. I. Shishikina^{1,**}, A. S. Semukhina^{2,***}

¹*Institute of the Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

²*Perm State National Research University, Perm, 614990 Russia*

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: korotkova.kseniya@bk.ru

***e-mail: anyuta.semuhina@yandex.ru

For the first time, a comprehensive assessment of energy resources (lipids and glycogen) in tissues and organs, and some related population characteristics was carried out using the Common frog (*Rana temporaria*) from the eastern periphery of its distribution range (suburbs of Perm City, Pre-Ural region). The traditional concept of the seasonal dynamics of lipid and glycogen reserves, their partitioning between the needs of growth, reproduction and survival during overwintering, all obtained using western populations, was shown to be not fully applicable to individuals from other parts of the range, even with the same duration of the activity season. The values of the relative masses of storage organs (liver and fat bodies), the content of glycogen and lipids therein, the body sizes of individuals and their reproductive characteristics revealed in the study population can serve as the basis for studying the geographic variability of these interrelated features in the eastern part of the range.

Keywords: lipids, glycogen, storage organs, season of activity