

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОВ РОСТА ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ НА КАМЧАТКУ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA, RANIDAE) В ПЕРВЫЕ ГОДЫ ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА

© 2026 Брякова М.А.^{1, 2*}, Ляпков С.М.³

¹Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина,
Екатеринбург, 620062, Россия

²Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук,
Екатеринбург, 620144

³Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234, Россия
e-mail: *marina.briakova@urfu.ru

Поступила в редакцию 12.04.2026. После доработки 17.06.2026. Принята к публикации 03.08.2026

Методом скелетохронологии исследованы многолетние выборки половозрелых озёрных лягушек из нескольких популяций инвазивной части ареала вида на Камчатке. Общепринято считать, что сразу после метаморфоза темпы роста этого вида максимальны и более или менее сильное замедление роста происходит перед наступлением половой зрелости. В качестве показателя изменения темпов постметаморфозного роста (далее – R) использовали величину прироста между 1-й и 2-й зимовками, отнесённую к величине прироста между 2-й и 3-й зимовками. Доля особей, у которых $R < 1$ (т.е. с первоначально замедленным ростом и его ускорением только в период между 2-й и 3-й зимовками), варьирует в различных популяциях от 1.4 до 13%. Доля особей, у которых $1 < R < 1.6$ (т.е. с небольшим замедлением роста), варьирует от 1.4 до 9.1%, что указывает на отсутствие дискретности группы особей с $R < 1$. Среднепопуляционное значение R , соответствующее типичному росту, изменяется от 2.3 до 9.7 и не различается достоверно между всеми исследованными популяциями, за исключением одного случая. У самцов большинства популяций выявлен более быстрый рост до 2-й зимовки и более сильное замедление роста в период между 2-й и 3-й зимовками в сравнении с самками. Сходные случаи такого же нетипичного роста выявлены нами в популяции озёрных лягушек из нативной части ареала со сравнительно коротким сезоном активности. Наиболее вероятной причиной этих случаев являются сравнительно большой прирост между 2-й и 3-й зимовками и связанное с этим достижение половой зрелости не ранее чем после 3-й зимовки. Известное из литературы сходное соотношение приростов у других видов амфибий и у рептилий указывает на существование различных причин формирования наблюдаемой картины отсроченного ускорения роста.

Ключевые слова: озёрная лягушка, *Pelophylax ridibundus*, инвазивная часть ареала, постметаморфозный рост, скелетохронология, ретроспективная оценка длины тела, изменчивость ежегодных приростов в течение сезона активности.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-44-55

Введение

Широкое применение метода скелетохронологии, включающее в себя ретроспективную оценку размеров данной особи, соответствующих сезонным ритмам её роста, привело к тому, что этот подход наиболее часто используют и для исследования постметаморфозного роста амфибий [обзор Ляпков, 2024]. Поскольку линии остановки роста в трубчатых костях обычно формируются вследствие зимовки, промежутки вре-

мени между двумя ближайшими значениями рассчитанной длины тела равен одному году. Для видов амфибий, живущих сравнительно долго и растущих по окончании метаморфоза сравнительно медленно, данные, получаемые раз в год, вполне соответствуют задачам исследования. Такие данные пригодны также для подбора подходящей математической модели роста, которая лучше других моделей описывает наблюдаемую динамику размеров. При анализе постметаморфозного роста ам-

фибий обычно используют уравнение Гомперца (или логистическое уравнение), если наблюдаемая кривая роста имеет два перегиба, или уравнение фон Берталанффи, если в начале роста нет очевидного его ускорения [обзор см. Nota, 1994; Aragon et al., 2025]. Вместе с тем достаточно подробно исследованные виды бесхвостых амфибий демонстрируют высокую изменчивость размеров как по завершении метаморфоза, так и при уходе в 1-ю и во 2-ю зимовку. Так, метаморфы двух широкоареальных видов, травяной и остромордой лягушек, в условиях длительного сезона активности в южной части своего ареала дорастают ко времени ухода в 1-ю зимовку до столь крупных размеров, что достигают половой зрелости уже перед уходом во 2-ю зимовку [Ляпков, 2021]. И напротив, при коротком сезоне активности в северной части ареала размеры травяных лягушек перед 1-й зимовкой сравнительно невелики, и первое размножение происходит как минимум после четырёх зимовок, а чаще – после пяти (у самцов) или шести (у самок) [Patrelle et al., 2012]. Кроме того, такая направленность географической изменчивости может сочетаться с локальной изменчивостью размеров метаморфов и сроков их выхода из водоёмов, т.е. с различиями в «стартовых» условиях роста на суше [обзор Ляпков, 1995, Ляпков и др., 2000]. Сильные различия как в размерах метаморфов и неполовозрелых особей, так и в возрасте достижения половой зрелости были выявлены и у озёрной лягушки – околотовского вида из группы зелёных лягушек, по своей экологии сильно отличающихся от бурых лягушек [обзор Фоминых, Ляпков, 2011, Ляпков, Брякова, 2024]. Поэтому в качестве во многом альтернативного (по отношению к построению моделей роста) подхода нами было предложено детальное исследование изменчивости размеров метаморфов и достигнутых ими размеров в первые годы после завершения метаморфоза, а также величины и скорости ежегодных приростов [Ляпков, 1997; 2021; 2024, с. 36–37].

Озёрная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) – экологически пластичный вид с обширным ареалом, благодаря чему представляет собой достаточно хорошо исследо-

ванный модельный вид. Вследствие интродукции человеком озёрная лягушка имеет также большую инвазивную часть ареала, в которую входит центральная часть полуострова Камчатка. Инвазивность вида во многом определяется устойчивостью к химическому загрязнению водоёмов [обзор Романова и др., 2020; Брякова, Ляпков, 2025] и способностью зимовать на личиночных и постметаморфозных стадиях в активном состоянии в подогреваемых водоёмах [Фоминых, Ляпков, 2011].

Озёрная лягушка была интродуцирована на Камчатку в 1980-х годах. Вероятно, головастики этого вида были завезены в Халактырское озеро вместе с мальками сазана из рыбзаводов Европейской части РФ и после метаморфоза заселили сбросной пруд и канал с тёплой водой ТЭЦ-2 г. Петропавловск-Камчатский. Кроме того, в курортную зону бассейна реки Паратунка лягушек из Европейской части РФ могли завезти отдыхающие. Точное происхождение в нативном ареале вида особей-основателей камчатских популяций установить не удалось [Ляпков и др., 2017]. Дальнейшее расселение в другие районы Камчатки по удалённым друг от друга водоёмам, питающимся естественными термальными водами или сбросами из систем обогрева домов и теплиц, осуществлялось местными жителями. Наше исследование интродуцированных популяций озёрной лягушки Камчатки [Ляпков, 2016; Ляпков и др., 2017; Ляпков, Брякова, 2024, 2025] включало измерения длины тела и определение возраста у всех взрослых (и некоторых неполовозрелых) особей. На темпы постметаморфозного роста – и тем самым на размеры взрослых озёрных лягушек – сильное влияние оказывает длительность сезона активности данной популяции [Ляпков, Брякова, 2025]. Длительность сезона активности изменяется в широких пределах в зависимости от количества и температуры воды, поступающей в водоёмы. Вследствие этого период завершения метаморфоза в разных популяциях также может сильно варьировать, что затрудняет исследование изменчивости размеров метаморфов и сроков их выхода на сушу. Однако на основании ретроспективной оценки размеров

особей с определённым возрастом мы имели возможность исследовать изменчивость возрастной динамики длины тела (начиная с времени ухода в 1-ю зимовку) и скорости ежегодных приростов, а также сравнивать различные популяции по этим характеристикам роста.

Таким образом, задачами нашей работы были: 1. Выявление типичной для каждой из исследованных популяций возрастной динамики длины тела и скорости ежегодных приростов. 2. Сопоставление величины приростов за периоды от 1-й до 2-й и от 2-й до 3-й зимовки и выявление в каждой из популяций особей с первоначально замедленным ростом, определение частоты встречаемости таких особей и получение количественной оценки такого соотношения приростов. 3. Сравнение по этим показателям самцов и самок в пределах каждой популяции, сравнение особей одного пола из разных популяций и выявление характера зависимости этих показателей от длительности периода активности. 4. Выявление на основе литературных данных аналогичных случаев первоначального замедления роста у других групп амфибий и у рептилий.

Материал и методика

Материал собирали с конца мая до начала июля в 2014–2018 гг. и 2022–2024 гг. в нескольких подогреваемых водоёмах Камчатки (табл. 1), большинство из которых располагались на значительном расстоянии друг от друга. Подробное описание местообитаний исследованных популяций сделано ранее [Ляпков, 2016; Романова и др., 2020; Брякова, Ляпков, 2025], здесь приводится краткая характеристика. «Эссо» – тёплые мелкие лужи в месте выхода на поверхность термального источника в пос. Эссо (Быстринский р-н Камчатского края, 55.927075° с.ш., 158.679454° в.д.). «Анавгай» – мелкий холодный ручей со слабо подогреваемыми участками в местах выхода на поверхность источников тёплой воды вблизи пос. Анавгай (Быстринский р-н, 56.052668° с.ш., 158.974902° в.д.). «Малки» – несколько тёплых мелких луж в зоне выхода на поверхность термальных вод Малкинских горячих источников (Елизовский р-н Кам-

чатского края 53.322436° с.ш., 157.539214° в.д.). «Термальный» – несколько водоёмов с притоком тёплой воды из системы обогрева теплиц на территории пос. Термальный (Елизовский р-н, 52.929522° с.ш., 158.222365° в.д.). «Гелиос» – сбросной пруд дома отдыха «Гелиос» (Елизовский р-н, 53.002888° с.ш., 158.269901° в.д.). «Паратунка» – небольшой проточный водоём, образованный сбросами термальных вод в пос. Паратунка (Елизовский р-н, 52.963350° с.ш., 158.262578° в.д.). «ТЭЦ-2» – пруд-охладитель ТЭЦ-2 г. Петропавловск-Камчатский и вытекающий из него сбросной канал (53.016605° с.ш., 158.737855° в.д.). Местообитания всех этих популяций располагались на большом расстоянии друг от друга, за исключением популяций «Термальный» – «Паратунка» и «Паратунка» – «Гелиос», расстояние между которыми около 5 км. Длительность сезона активности каждой из этих популяций приведена в табл. 1.

У 493 самок и 641 самца была измерена длина тела от кончика морды до центра заднепроходного отверстия (далее – SVL) [Терентьев, 1950]. У всех этих половозрелых особей определяли возраст по общепринятой методике скелетохронологии. Из середины диафиза голени изготавливали поперечные срезы, которые затем окрашивали гематоксилином Эрлиха [Смирин, 1989; Клевезаль, Смирин, 2016; Ляпков, 2024]. Далее подсчитывали число линий остановок роста и измеряли их большой и малый диаметры. Ретроспективную оценку длины тела проводили с помощью наиболее часто применяемого уравнения Даля – Лео [Marunouchi et al., 2000; Смирин, Ройтберг, 2012]:

$$L_i = \frac{SVL \times D_i}{D_{\text{внеш}}},$$

где L_i – рассчитанная длина тела в возрасте i ; D_i – диаметр соответствующей линии зимовки; $D_{\text{внеш}}$ – внешний диаметр среза; SVL – длина тела пойманной особи.

Все значения D_i и $D_{\text{внеш}}$ вычисляли как полусумму большого и малого диаметра каждой из линий зимовок и наружного края среза, имеющего форму овала [Смирин, 1989]. По рассчитанным длинам тела перед данной (L_{i+1}) и предыдущей (L_i) зимовками определя-

ли ежегодные приросты: $L_{i+1} - L_i$, а по ним – скорость прироста за данный сезон:

$$V_{(i \rightarrow i+1)} = \frac{L_{i+1} - L_i}{T},$$

где T (мес.) – длительность сезона активности в местообитании данной популяции.

Как уже отмечалось, в отличие от исследований других авторов, мы оценивали рост не в среднем за весь период на основании параметров одного из уравнений роста, а по рассчитанным размерам и ежегодным приростам, что и дало возможность получить более детальную картину возрастной динамики размеров. Для этого проводили визуальное изучение срезов голени каждой особи и глазомерно оценивали соотношения ежегодных приростов. Затем проводили количественную оценку как отношения прироста от 1-й до 2-й зимовки к приросту от 2-й до 3-й зимовки (далее для краткости – R). Это значение вычисляли как:

$$R = \frac{L_2 - L_1}{L_3 - L_2},$$

где $(L_2 - L_1)$ – прирост от 1-й до 2-й зимовки, $(L_3 - L_2)$ – прирост от 2-й до 3-й зимовки.

Таким образом была выделена группа особей, у которых $R < 1$, т.е. прирост от 1-й до 2-й зимовки был меньше, чем прирост от 2-й до 3-й зимовки. Кроме того, выделяли еще одну, «промежуточную» группу особей, у которых $1 < R < 1.6$, т.е. прирост от 1-й до 2-й зимовки был ненамного больше, чем прирост от 2-й до 3-й зимовки.

Для того чтобы оценить различия между популяциями по средним значениям R , применяли однофакторный дисперсионный анализ (фактор – «популяция»), для самок и самцов отдельно с последующими сравнениями средних по критерию наименьшей значимой разности. Для оценки различий между полами по средним значениям R применяли двухфакторный дисперсионный анализ (факторы – «популяция» и «пол»), так же с последующими сравнениями средних по критерию наименьшей значимой разности. Взаимосвязь между частотой встречаемости групп особей (выделенных по особенностям приростов – см. выше) и длительностью сезона активности оценивали количественно с

Таблица 1. Доля (%) особей с нетипичным ростом и среднепопуляционные значения отношения прироста от 1-й до 2-й к приросту от 2-й до 3-й зимовки (R)

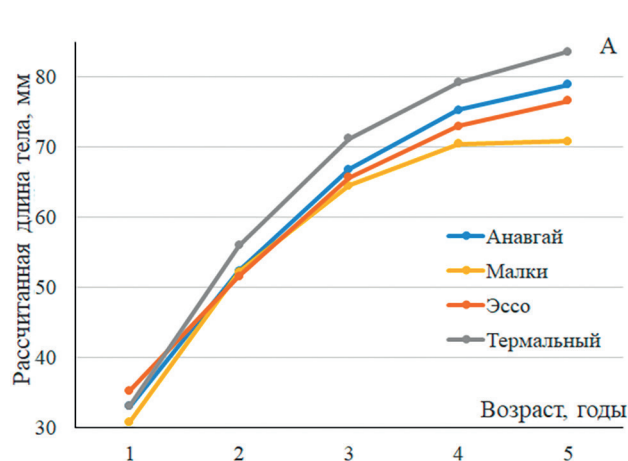
Популяция	Объём выборки		Доля особей (%)						Отношение прироста 1–2 к приросту 2–3					
	$n_{\text{♀}}$	$n_{\text{♂}}$	♀ ($R < 1$)	♂ ($R < 1$)	♀ ($1 \leq R \leq 1.6$)	♂ ($1 \leq R \leq 1.6$)	♀ ($R < 1$)	♂ ($R < 1$)	♀ ($1 \leq R \leq 1.6$)	♂ ($1 \leq R \leq 1.6$)	♀ ($R > 1.6$)	♂ ($R > 1.6$)		
Анавай (5)	72	71	2.8	5.6	5.6	5.6	0.57 ¹	0.68 ¹	1.27 ²	1.27 ²	4.89 ¹²	9.14 ¹²		
Эссо (7)	102	98	5.9	6.1	2.9	4.1	0.67 ¹	0.63 ¹	1.33 ²	1.28 ²	^a 3.53 ¹²	6.00 ¹²		
Малки (6)	74	106	1.4	5.7	1.4	3.8	0.47 ¹	0.62 ¹	1.03 ²	1.28 ²	^{ab} 13.66 ¹²	7.51 ¹²		
Парагунка (8)	22	45	0	8.9	0	2.2	–	0.59 ¹	–	1.56	4.68	3.94 ¹		
Термальный (8)	47	92	6.4	13.0	6.4	6.5	0.78 ¹	0.73 ¹	1.16 ²	1.34 ²	7.80 ¹²	5.80 ¹²		
ТЭЦ-2 (8)	143	190	9.1	4.7	4.2	2.6	0.52 ¹	0.69 ¹	1.22 ²	1.27 ²	8.49 ¹²	9.67 ¹²		
Гелиос (10)	33	39	3.0	5.1	9.1	5.1	0.89 ¹	0.67 ¹	1.21 ²	1.33 ²	^b 2.32 ¹²	6.87 ¹²		
Все вместе	493	641	5.3	6.7	4.1	4.1	0.60 ¹	0.68 ¹	1.22 ²	1.30 ²	7.87 ¹²	7.84 ¹²		

Примечание. В скобках после названия популяции – длительность периода активности (мес.); $n_{\text{♀}}$ – число исследованных самок данной популяции; $n_{\text{♂}}$ – число исследованных самцов данной популяции; $R < 1$ – особи, у которых значение отношения прироста от 1-й до 2-й к приросту от 2-й до 3-й зимовки меньше 1; $1 < R < 1.6$ – особи, у которых это значение находится в интервале от 1 до 1.6; $R > 1.6$ – особи, у которых это значение больше 1.6, объяснение – в тексте. Все различия между средними самок и самцов в пределах каждой из популяций значениями R достоверны. Однородными цифрами обозначены пары достоверно различающихся значений R между тремя группами особей в пределах каждой из популяций отдельно у самок и у самцов. Все различия между средними для популяций значениями R (в пределах каждого из трёх интервалов R) достоверны и у самок, и у самцов, кроме случаев, отмеченных буквами в верхнем регистре.

помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Взаимосвязь величины R со значениями L_1 , L_2 и L_3 оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Для всех этих вычислений использовали пакет программ STATISTICA v. 10 (StatSoft Inc., USA).

Результаты

1. Типичная динамика роста. У особей, характеризующихся типичной динамикой роста (у которых $R > 1.6$), среднее значение R изменялось в различных популяциях от 2.32 до 13.66 (см. табл. 1). Ни среди самок, ни среди самцов достоверных различий между популяциями не выявлено, за исключением высокого значения R у самок популяции Малки, которое достоверно отличалось от сравнительно низких значений R двух других популяций (см. табл. 1).



В качестве примеров такого типичного роста приведена возрастная динамика длины тела (рис. 1) и скорости приростов (рис. 2) четырёх популяций, различающихся по длительности сезона активности.

2. Частота встречаемости случаев нетипичной динамики роста. Как уже отмечалось выше, выявленные случаи первоначального замедления роста характеризуются значениями R меньше 1. Частота встречаемости таких особей сравнительно невысокая и изменяется от 1.4 до 13.0% в различных популяциях (см. табл. 1). При этом корреляция частоты таких особей в данной популяции с длительностью сезона активности близка к нулевой и недостоверная как у самок, так и у самцов. Частота встречаемости особей, у которых $1 < R < 1.6$, так же невысока и изменяется от 1.4 до 9.1%. Как и в случае осо-

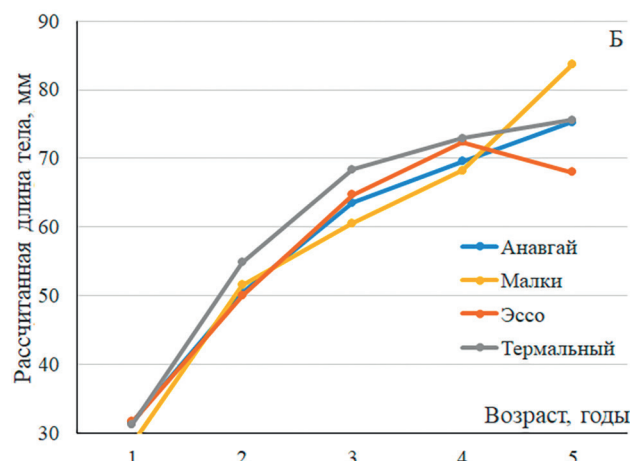


Рис. 1. Средневозрастные значения рассчитанной длины тела самок (А) и самцов (Б) исследованных популяций озёрной лягушки.

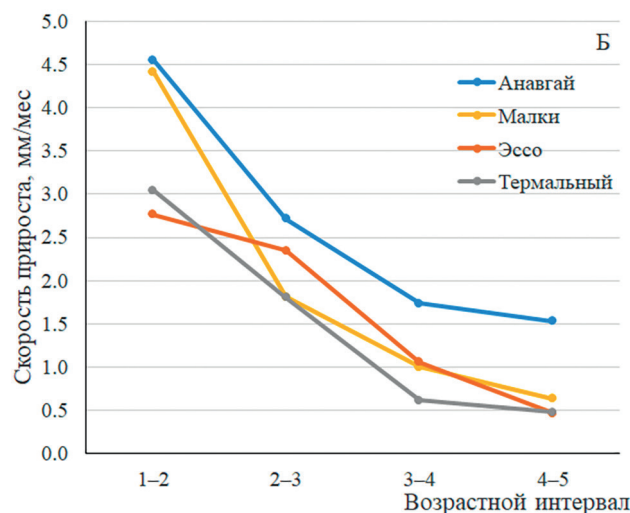
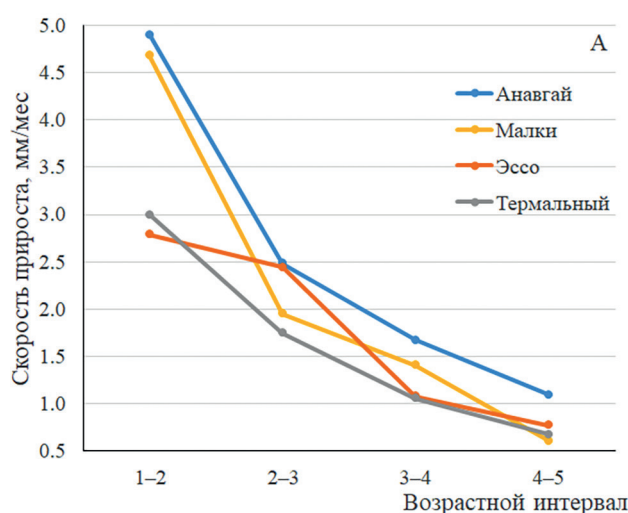


Рис. 2. Возрастная динамика скорости приростов (мм/мес.) самок (А) и самцов (Б) исследованных популяций озёрной лягушки.

бей, у которых $R < 1$, корреляция их частоты с длительностью сезона активности недостоверная.

3. Изменчивость величины R у особей с нетипичной динамикой роста. В качестве примера выявленных случаев нетипичного роста приведена возрастная динамика длины тела (рис. 3) и скорости приростов (рис. 4) четырёх особей. Микрофотографии поперечных срезов середины диафиза голени этих особей приведены на рис. 5–8.

Как в группе особей, у которых $R < 1$, так и в группе, у которых $1 < R < 1.6$, среднепопуляционные значения R не различались достоверно между популяциями (см. табл. 1). Вместе с тем в пределах каждой популяции средние значения R каждой из этих двух групп были достоверно меньше в сравнении с группой особей с типичной динамикой роста

(см. табл. 1). Кроме того, корреляция величины среднепопуляционных значений R каждой из этих двух групп с длительностью сезона активности была недостоверной как у самок, так и у самцов.

4. Корреляции индивидуальных значений R с L_1 , L_2 , L_3 . Корреляции значения R с длиной тела особи, достигнутой ко времени ухода в 1-ю, 2-ю и 3-ю зимовки, сильно различаются по величине. В каждой из популяций, а также в объединённой совокупности всех популяций корреляции R с L_1 , и L_3 близки к нулю или отрицательные, но недостоверные и у самок, и у самцов (табл. 2). Вместе с тем корреляции R с L_2 у самок часто положительные, но достоверные только в одной популяции и суммарно, а у самцов – положительные и достоверные в шести из 8 популяций и суммарно (см. табл. 2). Такое различие

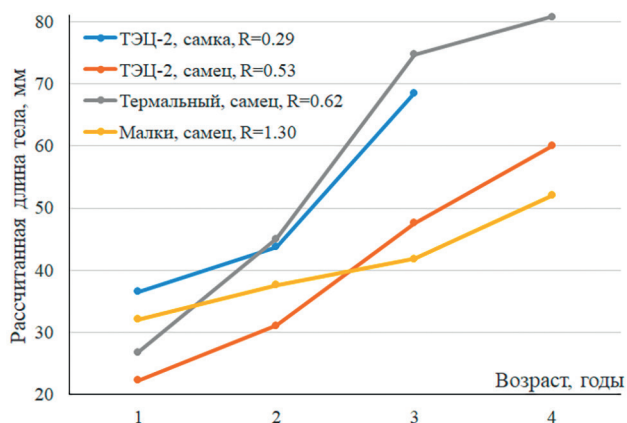


Рис. 3. Примеры выявленных случаев нетипичного роста озёрных лягушек: индивидуальные траектории роста.

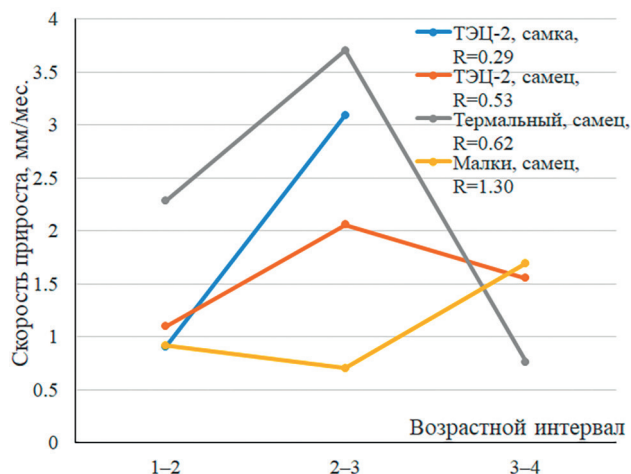


Рис. 4. Примеры выявленных случаев нетипичного роста озёрных лягушек: индивидуальные скорости приростов.

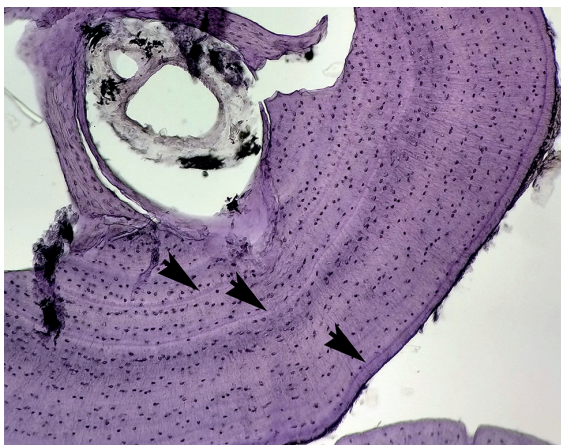


Рис. 5. Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: ГЭЦ-2, самка, $L = 70$ мм, возраст 3 года, $R = 0.292$.



Рис. 6. Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: ГЭЦ-2, самец, $L = 60$ мм, возраст 5 лет, $R = 0.533$.

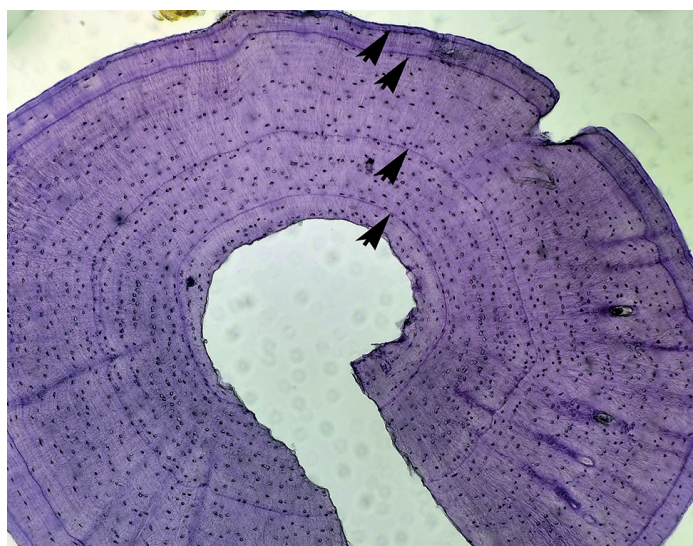


Рис. 7. Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: Термальный, самец, $L = 82$ мм, возраст 4 года, $R = 0.616$.

между полами указывает на относительно более быстрый рост до 2-й зимовки и более сильное замедление роста в период между 2-й и 3-й зимовками у самцов большинства популяций, в отличие от самок. Это означает, что самцы достигают половой зрелости в возрасте двух лет чаще, чем самки.

Обсуждение

1. Возможные причины выявленных случаев нетипичного роста у озёрных лягушек. В исследованных нами популяциях особи, у которых $R < 1$ или $1 < R < 1,6$, имеют низкую частоту встречаемости (максимум 19.6% суммарно у двух этих групп у особей одного пола в пределах одной популяции), что даёт основание рассматривать такое соотношение приростов от 1-й до 2-й зимовки и от 2-й до

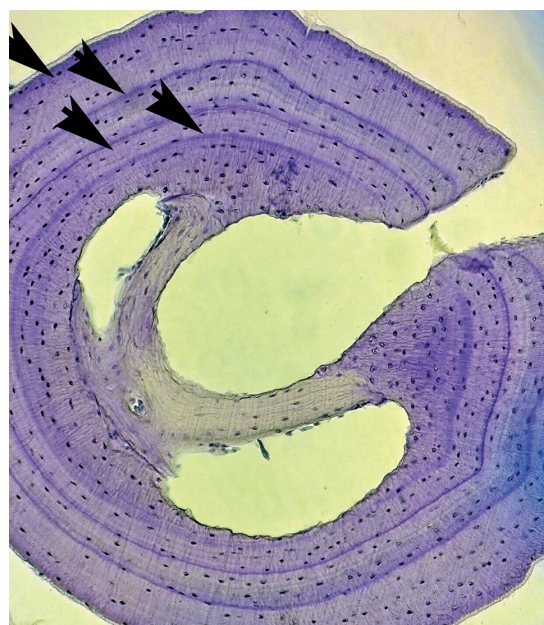


Рис. 8. Микрофотография поперечного среза голени озёрной лягушки с нетипичным ростом: Малки, самец, $L = 52$ мм, возраст 4 года, $R = 1.3$.

3-й зимовки как сравнительно редкое. Из литературы нам известен только один случай нетипичного роста у озёрных лягушек. Сходное с выявленным нами соотношением приростов в первые три года постметаморфозного роста было обнаружено в популяции озёрной лягушки из окрестностей Трабзона [Турция, Fig. 2 – Yilmaz et al., 2005]. Значительно чаще наблюдается существенно более быстрый рост в интервале от 1-й до 2-й зимовки и затем его замедление от 2-й до 3-й зимовки. Это объясняется достижением половой зрелости после 2-й зимовки или даже в течение активного сезона после 1-й зимовки. Такое сравнительно раннее достижение половой зрелости наблюдается на юге Европейской части России [Блохин

Таблица 2. Корреляции отношения прироста от 1-й до 2-й к приросту от 2-й до 3-й зимовки (R) с рассчитанной длиной тела перед 1-й (L_1), 2-й (L_2) и 3-й (L_3) зимовками

Пол	Самки				Самцы			
	n	Корреляция R с			n	Корреляция R с		
Популяция		L_1	L_2	L_3		L_1	L_2	L_3
Анавгай	11	-0.522	-0.028	-0.447	12	-0.108	0.402	-0.143
Эссо	13	0.165	0.502	-0.150	15	0.147	0.647	0.095
Малки	11	0.154	0.579	0.468	12	-0.250	0.491	0.085
Парагунка	3	0.399	-0.336	-0.758	10	0.367	0.910	0.543
Термальный	14	0.095	0.513	-0.082	30	0.008	0.614	-0.158
ТЭЦ-2	45	-0.013	0.309	-0.064	45	-0.129	0.492	0.094
Гелиос	9	0.074	0.536	0.091	11	-0.273	0.265	-0.359
Все вместе	107	-0.036	0.321	-0.055	149	-0.098	0.497	0.040

Примечание. n – объём выборки; полужирным шрифтом отмечены значимые корреляции ($p < 0.05$).

и др., 2025], а также в других южных регионах обширного нативного ареала вида [обзор см. Блохин и др., 2025]. Очевидно, такое соотношение приростов – проявление стратегии, направленной на максимально быстрое достижение половой зрелости и дальнейшее перераспределение ресурсов на размножение. В более северных частях ареала, в том числе в Московской обл., половая зрелость наступает не ранее чем после трёх зимовок, что приводит к более крупным, чем у камчатских популяций, размерам в возрасте 3 лет [Ляпков, Брякова, 2024]. При этом частота особей со значением $R < 1$ составляла 25.0%, т.е. была выше, чем суммарно в камчатских популяциях (6.0%). Соответственно, у особей популяции Московской обл. с типичным ростом среднее значение R (5.37) было ниже, чем у большинства камчатских популяций (см. табл. 1) и чем у совокупности всех камчатских популяций (невзвешенное среднее суммарно самок и самцов: 7.86). Таким образом, в популяциях из местообитаний с коротким сезоном активности следует ожидать уменьшения величины R и соответственно – увеличения встречаемости особей, у которых $R < 1$.

Кроме сравнительно высоких значений приростов между 2-й и 3-й зимовками, другой причиной низких значений R может быть небольшая величина приростов между 1-й и 2-й зимовками вследствие неблагоприятных «стартовых условий» постметаморфозного роста. Это обусловлено либо мелкими размерами по окончании метаморфоза, либо поздними сроками завершения метаморфоза, ограничивающими длительность роста метаморфов до 1-й зимовки [обзор см. Фоминых, Ляпков, 2011]. Результатом этого становятся сравнительно малые размеры, достигнутые ко времени ухода в 1-ю зимовку, и в итоге прирост между 1-й и 2-й зимовками может оставаться низким. Известно, что различия в начальных размерах метаморфов озёрной лягушки могут сохраняться вплоть до достижения ими половой зрелости [Фоминых, Ляпков, 2011]. В некоторых случаях постметаморфозный рост до 1-й зимовки может быть также ограничен неблагоприятными локальными условиями, такими как низкая влажность и бедная кормовая база.

Особо отметим, что выявленные нами случаи первоначально медленного постметаморфозного роста описаны впервые для озёрных лягушек.

2. Известные из литературы случаи нетипичного роста у других видов амфибий и у рептилий. Все опубликованные случаи нетипичного (сходного с нашими результатами) роста амфибий и рептилий не сопровождаются количественными оценками изменения величины приростов. Поэтому мы могли сравнивать эти литературные данные только качественно на основе соотношения расстояния между соседними линиями остановки роста на приводимых авторами фотографиях срезов трубчатых костей.

Возрастная динамика роста, сходная с выявленной у камчатских озёрных лягушек, наблюдалась также в популяциях бурых лягушек из северных частей их ареалов. Так, в западносибирской популяции остромордой лягушки вследствие сильного ограничения ежегодных приростов коротким сезоном активности прирост между 1-й и 2-й зимовками был также сравнительно небольшим, а в некоторых случаях – меньше, чем прирост между 2-й и 3-й зимовками [рис. 9, подробнее – см. рис. 2 и описание к нему – Ляпков, 2024]. В крайней северной популяции тра-

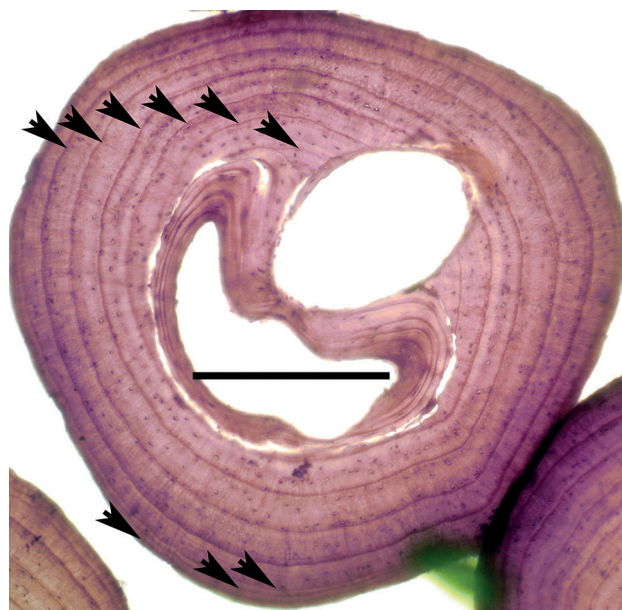


Рис. 9. Пример медленного роста у бурых лягушек: микрофотография поперечного среза голени остромордой лягушки из исследованной нами популяции с коротким сезоном активности, пос. Юган (ХМАО), самка, длина тела 57 мм, возраст 10 лет.

вяной лягушки в Финляндии была выявлена сходная картина малых приростов в первые годы после метаморфоза [Fig. 2 – Patrelle et al., 2012].

Необходимо также отметить, что сходные случаи были выявлены и в двух популяциях травяных лягушек из юго-западной части ареала вида со сравнительно длительным сезоном активности [Fig. 3 – Augert, Joly, 1993]. Вместе с тем такое нетипичное соотношение приростов [соответствующие скелетограммам 3, 6 и 9 – Fig. 3] встречается наиболее редко в двух этих популяциях травяной лягушки во Франции [Augert, Joly, 1993].

Несколько менее выраженная (по сравнению с камчатскими озёрными лягушками) картина ускорения роста была выявлена у *Bufo sachalinensis* из Уссурийского заповедника [рис. 4, В – Матушкина и др., 2024] и даже у *Duttaphrynus melanostictus* из южной Индии [Fig. 2, С – Kumbhar, Lad, 2017]. В первом случае ускорение может быть связано с исходно очень мелкими размерами метаморфов этого вида и достижением половой зрелости в сравнительно позднем возрасте. Наблюдаемое ускорение роста может быть также связано с расширением размерного спектра объектов питания по мере увеличения размеров особей.

Сходная в целом картина ускорения роста наблюдается у нескольких видов тритонов. Интересно, что такой рост был отмечен не только у сравнительно крупных видов, например у *Ommatotriton ophryticus* [Fig. 2 – Gumus Ozcan, Uzum, 2015] и *Ommatotriton vittatus* [Fig. 2 – Altunişik, 2018], но и у более мелкого *Lissotriton schmidtleri* [Fig. 2 – Özkan et al., 2024]. Небольшие объёмы выборок исследованных тритонов этих видов и отсутствие количественных оценок приростов не позволяют судить о том, насколько часто встречается такое ускорение роста в исследованных популяциях. Однако наличие такой онтогенетической особенности позволяет предположить, что сравнительно медленный рост в первые годы после завершения метаморфоза может быть характерен для всей этой группы видов.

Сходная динамика роста встречается также у рептилий, но была выявлена лишь у сравнительно крупных видов. Так, у *Varanus*

salvator macromaculatus [Fig. 2 – Kurniati et al., 2025] медленный рост, предшествующий его ускорению, наблюдали в течение первых 4–5 лет жизни. На срезах плечевой кости логгерхеда *Caretta caretta* первые 4–5 линий остановки роста расположены близко друг к другу, но в более позднем возрасте – на значительно большем расстоянии [Fig. 1 и 2 – Snover et al., 2010; Fig. 1 – Medetian, Miaud, 2024]. Это указывает на увеличение темпов роста, которое, по мнению авторов, происходит вследствие миграции молоди по мере взросления из открытого океана в акваторию прибрежной зоны. Очевидно, что во всех описанных случаях ускорение темпов роста представляет собой следствие либо пространственного изменения среды обитания, либо достижения таких размеров, при которых изменяются отношения особей со средой, в том числе происходит расширение размерного спектра объектов питания.

У рыб широко известен случай повторного ускорения роста после его замедления по достижении половой зрелости, что было выявлено в некоторых забайкальских популяциях арктического гольца *Salvelinus alpinus* [Fig. 4 и 5 – Alekseyev et al., 2009; Fig. 4 – Alekseyev et al., 2013]. Такая необычная динамика роста наблюдалась у половозрелых особей ручьевой мелкой формы этого вида после их миграции в сравнительно крупное озеро и после перехода на питание с мелких беспозвоночных на рыбу. Однако, в отличие от морских черепах, в этом случае ускорение роста наблюдалось в значительно более позднем возрасте и через большой промежуток времени после достижения половой зрелости.

Обзор выявленных случаев нетипичного роста в различных группах пойкилотермных позвоночных позволяет предположить существование (наряду с отмеченными выше неблагоприятными «стартовыми условиями» по завершении метаморфоза у озёрных лягушек) других причин повторного ускорения роста. К ним относятся: 1. Мелкие размеры по завершении метаморфоза, являющиеся видовой нормой (многие виды жаб). 2. Ограничение роста коротким сезоном активности. 3. Сравнительно мелкие размеры взрослых и «запрограммированный» медленный рост до

достижения половой зрелости. 4. Ускорение роста по мере достижения более крупных размеров у крупных видов со сравнительно мелкими размерами при вылуплении (вараны, морские черепахи). 5. Переход в более благоприятную среду обитания (арктические гольцы, морские черепахи).

Выводы:

1. Доля особей, у которых $R < 1$, варьирует в различных популяциях от 1.4 до 13%. Доля особей, у которых $1 < R < 1.6$, варьирует в различных популяциях от 1.4 до 9.1%. Это указывает на отсутствие дискретности группы особей с $R < 1$.

2. Среднепопуляционное значение R в случае типичного роста изменяется от 2.3 до 9.7 и не различается достоверно между всеми исследованными популяциями, за исключением значения 13.7 (самки популяции «Малки»).

3. У самцов большинства популяций выявлен более быстрый рост до 2-й зимовки и более сильное замедление роста между 2-й до 3-й зимовками, в сравнении с самками.

4. Причиной выявленных нами случаев первоначального отставания в росте у камчатских озёрных лягушек является либо высокое значение приростов между 2-й и 3-й зимовками, либо сравнительно небольшой прирост между 1-й и 2-й зимовками вследствие мелких размеров перед 1-й зимовкой и, вероятно, неблагоприятных для роста внешних условий.

5. Наиболее вероятной причиной нетипичного роста у озёрных лягушек из нативной части ареала со сравнительно коротким сезоном активности являются сравнительно большой прирост между 2-й и 3-й зимовками и связанное с этим достижение половой зрелости не ранее чем после 3-й зимовки.

6. Сходные случаи у других видов амфибий и у рептилий, известные из литературы, указывают на существование различных причин формирования такого нетипичного роста.

Благодарности

Авторы благодарны рецензенту Георгию Аркадьевичу Ладе за внимательное прочте-

ние и сделанные им замечания и исправления, которые улучшили нашу статью.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственных заданий МГУ имени М.В. Ломоносова и ИЭРиЖ УрО РАН № 122021000082-0.

Соблюдение этических стандартов

Работа выполнена в соответствии с методикой работы с амфибиями и рептилиями, одобренной решением комиссии по биоэтике ИЭРиЖ УрО РАН (протокол № 15 от 11.10.2023).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

- Блохин И.Г., Африн К.А., Степанкова И.В., Кидов А.А. Возрастная структура и рост озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus*, Amphibia, Anura, Ranidae) на юге России // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2025. Т. 78, № 2. С. 39–50.
- Брякова М.А., Ляпков С.М. Влияние гидрохимических характеристик термальных водоёмов Камчатки на рост и размеры озёрных лягушек (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771, Amphibia, Ranidae) // Зоологический журнал. 2025. Т. 104, № 12. С. 41–54.
- Клевезаль Г.А., Смирин Э.М. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 8. С. 872–896.
- Ляпков С.М. Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, № 2. С. 66–79.
- Ляпков С.М. Изменчивость темпов роста травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в первые годы наземной жизни // Зоологический журнал. 1997. Т. 76, № 2. С. 199–205.
- Ляпков С.М. Места находок и состояние популяций озёрной лягушки на Камчатке // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2016. Т. 21, № 5. С. 1821–1824.
- Ляпков С.М. Популяционная экология остромордой и травяной лягушек. Географическая изменчивость возрастного состава, постметаморфозного роста, размеров и репродуктивных характеристик. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 224 с.
- Ляпков С.М. Скелетохронология амфибий и рептилий: основы методологии, разнообразие задач и перспек-

- тивы // Зоологический журнал. 2024. Т. 103, № 6. С. 31–44.
- Ляпков С.М., Брякова М.А. Изменчивость возрастного состава и темпов постметаморфозного роста у озёрной лягушки – *Pelophylax ridibundus* (Ranidae, Anura): сравнение подмосковной и камчатских популяций // Современная герпетология. 2024. № 1/2. С. 74–79.
- Ляпков С.М., Брякова М.А. Возрастной состав популяций и постметаморфозный рост озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Anura: Ranidae) природного парка «Быстринский», Камчатка // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 4. С. 736–742.
- Ляпков С.М., Ермаков О.А., Титов С.В. Распространение и происхождение двух форм озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* complex (Anura, Ranidae) на Камчатке по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 11. С. 1384–1391.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., Северцов А.С. Выживаемость и рост сеголеток бурых лягушек по мере их расселения от нерестового водоёма // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, № 6. С. 729–741.
- Матушкина К.А., Степанкова И.В., Африн К.А. Возрастная структура и половой диморфизм дальневосточной жабы, *Bufo sachalinensis* Nikolsky, 1905 на территории Уссурийского заповедника // Амурский зоологический журнал. 2024. Т. 16, № 1. С. 69–83.
- Романова Е.Б., Рябинина Е.С., Ляпков С.М. Размерные, возрастные, фенетические, морфофизиологические и цитогенетические характеристики популяций озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) (Amphibia, Ranidae) загрязнённых термальных водоёмов Камчатки // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 8. С. 924–937.
- Смирин Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Институт зоологии АН УССР, 1989. С. 144–153.
- Смирин Э.М., Ройтберг Е.С. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определённых А.М. Сергеевым // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1291–1301.
- Терентьев П.В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950. 346 с.
- Фоминых А.С., Ляпков С.М. Формирование новых особенностей жизненного цикла озёрной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоёма // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 403–421.
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environmental Biology of Fishes. 2009. Vol. 86. P. 487–505.
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev A.L., & Smirina E.M. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // Journal of Ichthyology. 2013. Vol. 53, no. 10. P. 792–803.
- Altunışık A. The first demographic data and body size of the southern banded newt, *Ommatotriton vittatus* (Caudata: Salamandridae) // Acta Herpetologica. 2018. Vol. 13, no. 1.
- Aragon A., Rutschmann A., Richard M., Bestion E., Pellerin F., Winandy L., San Jose L.-M., Di Gesu L., Darnet E., Cribellier J., Massot M., Clobert J., Cote J., & de Villemereuil P. Quantitative genetics of lifetime growth curves in a lizard // 2025. ПРЕПРИНТ.
- Augert D., Joly P. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian Journal of Zoology. 1993. Vol. 71, no. 1. P. 26–33.
- Gumus Ozcan C., Uzum N. Body size and age in three populations of the northern banded newt *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846) from Turkey // Turkish Journal of Zoology. 2015. Vol. 39, no. 4. P. 672–679.
- Hota A.K. Growth in amphibians // Gerontology. 1994. Vol. 40, no. 2-4. P. 147–160.
- Kumbar S.M., Lad S.B. Determination of age and longevity of road mortal Indian common toad by skeletochronology // Russian Journal of Herpetology. 2017. Vol. 24, no. 3. P. 217–222.
- Kurniati H., Phadmacanty N.L.P.R., Semiadi G., Trilaksono W., & Azwar F. Skeletochronology, Body Growth and Effectiveness of Growth Marks to Estimate the Ages of Sumatran Water Monitor Lizards (*Varanus salvator macromaculatus*) // Tropical Life Sciences Research. 2025. Vol. 36, no. 3. P. 87–99.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. 2000. Vol. 19. P. 81–89.
- Medetian D., Miaud C. Age and growth rate estimated by skeletochronology in loggerhead sea turtles from French Mediterranean waters // Amphibia-Reptilia. 2024. Vol. 45, no. 4. P. 415–426.
- Özkan H., Bülbül U., Çalışkan D., & Özkan F.Ş. Age and Body Size of the Turkish Smooth Newt *Lissotriton schmidtleri* (Raxworthy 1988) (Urodela: Salamandridae) // Acta Zoologica Bulgarica. 2024. Vol. 76, no. 3. P. 353–358.
- Patrelle C., Hjernerquist M.B., Laurila A., Söderman F., & Merilä J. Sex differences in age structure growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic // Polar Biology. 2012. Vol. 35, no. 10. P. 1505–1513.
- Snover M.L., Hohn A.A., Crowder L.B., & Macko S.A. (2010). Combining stable isotopes and skeletal growth marks to detect habitat shifts in juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta* // Endangered Species Research. 2010. Vol. 13, no. 1. P. 25–31.
- Yilmaz N., Kutrup B., Cobanoglu U., & Ozoran Y. Age determination and some growth parameters of a *Rana ridibunda* population in Turkey // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2005. Vol. 51, no. 1. P. 67–74.

VARIABILITY IN GROWTH RATES OF THE MARSH FROG, *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA, RANIDAE), INTRODUCED TO KAMCHATKA IN THE FIRST YEARS AFTER METAMORPHOSIS

© 2026 Bryakova M.A.^{1, 2, *}, Lyapkov S.M.³

¹Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Ekaterinburg, 620062

²Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144

³ Faculty of Biology, Moscow Lomonosov State University, Moscow, 119234

e-mail: *marina.briakova@urfu.ru

Using skeletochronology, long-term samples of mature *Pelophylax ridibundus* from several populations in the invasive part of the specie's range in Kamchatka were studied. It is generally accepted that growth rates for this species are maximal immediately after metamorphosis, with a more or less pronounced slowdown occurring before sexual maturity. The change in postmetamorphic growth rate (hereinafter, R) was measured as the increment between the first and second winterings, divided by the increment between the second and third winterings. The proportion of individuals with $R < 1$ (i.e., with initially slow growth and its acceleration only in the period between the 2nd and 3rd wintering) varies in different populations from 1.4% to 13%. The proportion of individuals with $1 < R < 1.6$ (i.e., with a slight slowdown in growth) varies from 1.4% to 9.1%, which indicates the absence of a discrete group of individuals with $R < 1$. The population mean R value, corresponding to typical growth, varies from 2.3 to 9.7 and does not differ significantly between all the populations studied, with the exception of one case. Males in most populations exhibited faster growth before the second wintering and a more pronounced growth slowdown between the second and third winterings, compared to females. Similar cases of atypical growth were found in marsh frog population from their native range, which has a relatively short active season. The most likely cause of these cases is the relatively large growth increment between the second and third winterings and the associated reaching sexual maturity no earlier than after the third wintering. The similar ratio of growth increments in other species of amphibians and in reptiles, known from the literature, indicates the existence of different reasons for the formation of the observed pattern of delayed growth acceleration.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, invasive part of the range, postmetamorphic growth, skeletochronology, body length back-calculation, variation in early increment during activity season.