

УДК 591.44

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВА ЛИМФЫ В ПОДКОЖНЫХ СИНУСАХ У ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*)

© 2024 г. Н. А. Булахова^{а,*}, К. И. Шишкина^а

^аИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: sigma44@mail.ru

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

После доработки 21.03.2024 г.

Принята к публикации 02.04.2024 г.

Показаны сезонные изменения количества жидкости в подкожных лимфатических синусах травяной лягушки (*Rana temporaria*) и различия динамики ее массы у взрослых самцов и самок от осени к весне. Проверена гипотеза о том, что непропорциональное увеличение лимфатических синусов (одного из элементов брачного наряда *R. temporaria*) может быть использовано мелкими лягушками для получения конкурентных преимуществ во время размножения при ассортативном по размерам особей подборе пар.

Ключевые слова: лимфатическая система, модели изменчивости, ассортативное по размерам спаривание

DOI: 10.31857/S0044513424050045, **EDN:** USHKF

Травяная лягушка (*Rana temporaria* L. 1758) — типичный представитель бесхвостых амфибий с так называемым взрывным типом размножения, при котором в нерестовых водоемах ранней весной на короткое время одновременно собирается большое количество самцов в ожидании постепенно подходящих для нереста самок. Время пребывания самок в водоемах ограничено обычно несколькими сутками, и сразу после откладки икры они выходят на сушу; самцы же остаются в воде более продолжительное время — до нескольких недель, поскольку каждый самец участвует, как правило, в оплодотворении не одной кладки. Считается, что для многих видов бесхвостых амфибий с “взрывным” типом размножения характерно неслучайное (ассортативное) спаривание, в основе которого лежит конкуренция самцов за самок, при этом выбор партнеров самками также не пассивный — они отдают предпочтение особям с определенными акустическими, фенотипическими или генотипическими признакам (Berven, 1981; Arak, 1988; Elmberg, 1991; Lee, 2001; Wells, 2007; Sherman et al., 2010 и др.).

Брачное поведение и размножение травяной лягушки разносторонне изучены, однако однозначного мнения о принципах формирования пар во время нереста не существует (Savage, 1961; Мина, 1974; Naaranen, 1982; Ryser, 1989; Elmberg, 1991; Ляпков и др., 2004, 2004а; Dittrich, 2020; Dittrich et al., 2022; Dittrich, Rödel, 2023). Формирование пары может происходить случайно (с первой встретившейся особью противоположного пола) как в нерестовом водоеме, так и еще на суше во время

миграции из зимовки, однако далеко не всегда пара сохраняется до момента откладки икры. Чаще же успешное размножение — это результат конкурентной борьбы самцов и отчасти выбора самками партнеров с предпочитаемыми признаками (Dittrich et al., 2022; Dittrich, Rödel, 2023). Для многих видов лягушек и жаб показан ассортативный по размерам особей (длине и массе тела) тип подбора партнеров. Кроме того, в качестве визуальных сигналов животные используют степень выраженности элементов “брачного наряда”. В сезон размножения в результате повышения уровня половых гормонов у самцов и самок становятся более выраженными диморфные признаки (увеличиваются размеры и изменяется цвет брачных мозолей и резонаторов, длина и диаметр конечностей и др.) или черты, возникающие лишь в этот период и редуцирующиеся после него (например, изменение окраски покровов) (Arak, 1988; Lee, 2001; Taylor et al., 2007; Vásquez, Pfennig, 2007; Wells, 2007; Greene, Funk, 2009; Hettyey et al., 2009; Sherman et al., 2010 и др.). Элементы брачного наряда призваны делать их носителя более привлекательным для противоположного пола и, вероятно, более конкурентоспособным по сравнению с особями своего же пола, однако функциональное значение многих из этих признаков у амфибий не совсем понятно (Wells, 2007).

У находящихся в нерестовых водоемах *R. temporaria* также формируется “брачный наряд” — кроме образования отчетливой зернистости кожи на боках и спине у самок, изменения окраски горла на голубоватую, развития “брачных” мозолей на

первом пальце передних конечностей и увеличения размеров плавательных перепонки между пальцами задних конечностей, гипертрофии мышц передних конечностей у самцов, у особей обоих полов возникает выраженная “отечность” всего тела (Crew, 1920; Терентьев, 1950; Банников, Денисова, 1956; Glandt, 2011, наши наблюдения). Эта “отечность” происходит в результате наполнения обширных подкожных лимфатических полостей (мешков, или синусов) жидкостью, что влияет на облик животных — делает их визуально крупнее при сохранении прежних линейных размеров. Подкожные лимфатические мешки у лягушек занимают почти все пространство между кожей и мышцами, прикрепляются соединительнотканными перегородками к мышцам и значительно превышают по объему остальные отделы лимфатической системы (Conklin, 1930; Терентьев, 1950; Feder, Burggren, 1992). Предполагается, что объем лимфатической жидкости во всем организме у бесхвостых амфибий может быть сопоставим с объемом крови, и у животных, находящихся во влажной среде или в водоемах, существенно увеличивается за счет воды, которая проникает через кожу в лимфатические мешки и потом постепенно выводится почками (Carter, 1979; Feder, Burggren, 1992; Toews, Wentzell, 1995). Наиболее существенно поступающая извне вода влияет на изменение морфооблика особей в нерестовых водоемах — наполненные лимфатические синусы принимают вид объемных “подушек” покрывающих у водных видов амфибий почти все тело, из-за чего животные выглядят более крупными (объемными).

Согласно широко распространенному мнению, более крупные особи в популяции могут иметь больший успех размножения: крупные самцы имеют преимущества в борьбе за самок или самки предпочитают их более мелким конкурентам; самки получают преимущества перед мелкими (а значит, менее плодовитыми) самками, поскольку самцы выбирают их при формировании пары (см. Wells, 2007; Dittrich, 2020). Надежная прижизненная оценка количества жидкости не только во всей лимфатической системе, но даже во внешних отделах (в подкожных мешках) у амфибий невозможна, поэтому подобные исследования малочисленны, а характер зависимости этого показателя от размеров животных, условий среды или фенологических сроков почти не изучен (Feder, Burggren, 1992; Toews, Wentzell, 1995; Wells, 2007). Вместе с тем, вызывая сильное изменение морфооблика амфибий в сезон размножения (увеличивая “отечность” тела, и тем самым, его размеры), увеличение количества лимфы может оказаться адаптивным признаком — использоваться мелкими лягушками для повышения их конкурентных преимуществ перед более крупными особями. Для выявления сезонной динамики массы лимфы в подкожных синусах травяной лягушки была определена ее изменчивость

от осени к весне у взрослых самцов и самок. Для оценки вероятности того, что во время размножения увеличение количества лимфы в подкожных мешках у мелких и крупных особей может быть непропорциональным, было изучено варьирование относительной массы лимфы во время размножения у лягушек разного размера.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выяснения того, существует ли сезонная динамика количества лимфы в подкожных лимфатических мешках у травяной лягушки и различается ли она у самцов и самок, мы оценили массу лимфы у 120 особей в три фенологических срока: поздней осенью во время миграции к зимовочным водоемам, во время зимовки в воде и в самом начале сезона размножения (в первые его дни, когда в водоемах встречались лишь одиночные кладки икры). Животные были отловлены в двух популяциях в ближайших окрестностях г. Москвы (осень и зима) и г. Перми (осень и весна). Осенняя выборка включала 12 самцов и 7 самок, зимняя — 15 самцов и 16 самок, весенняя — 40 самцов и 30 самок. Весной все животные были отловлены в брачных скоплениях в нерестовых водоемах, причем 60 из них находились в парах, но самки еще не отложили икру. Осенью и зимой половозрелость самцов определяли по внешнему виду и относительным размерам семенников, а также по состоянию жировых тел, половозрелость самок — по наличию крупных пигментированных ооцитов в яичниках. Это позволяет быть уверенными, что все исследованные особи были взрослыми.

Прижизненная оценка количества жидкости у амфибий невозможна, а использование анестезии для обездвиживания животных и последующего измерения площади/объема их лимфатических мешков сильно искажает результаты. Поэтому количество лимфы в подкожных мешках было оценено нами у умерщвленных животных, использованных впоследствии для других исследований. Процедуры были унифицированы для всех особей, что позволило сравнивать результаты в исследованных сезонных выборках. Лягушки сразу после отлова были умерщвлены шоковой заморозкой в герметичной упаковке для минимизирования потери жидкости, затем разморожены при 4 °C и дважды взвешены — после исчезновения льда в лимфатических мешках и поверхностных тканях (P_1 , г) и после удаления подкожной лимфы через надрезы синусов с последующим обсушиванием тушек на бумажных полотенцах (P_2 , г). По разнице P_1 и P_2 рассчитывали абсолютную массу подкожной лимфы (МЛ, г), а по отношению ее к массе тела — относительную массу (ОМЛ, %). После полного оттаивания животных измеряли длину их тела (L , мм) и вскрывали. Плодовитость каждой самки рассчитывали как число икринок в навесках из яичников

(осень и зима) или яйцеводов (весна), умноженное на массу яичников или комка икры в яйцеводах.

Статистическую обработку результатов исследования проводили в программе R (версия 4.3.1, R Core Team, 2023). Значения в тексте приведены как среднее $\pm$ стандартная ошибка. Попарное сравнение переменных при нормальном их распределении и однородности дисперсии проведено с использованием критерия Стьюдента, при отличном от нормального — критерия Манна — Уитни, множественные сравнения средних значений проведены с использованием однофакторного дисперсионного анализа или теста Крускала — Уоллеса и последующих попарных сравнений. Зависимость показателей определяли посредством коэффициентов корреляции (Пирсона или Спирмена в зависимости от типа распределения сравниваемых переменных). Для выяснения характера и силы связи массы и относительной массы лимфы с размерами особей в основных регрессионных моделях (линейных, полиномиальных нескольких степеней, логарифмических и сплайн) в качестве предикторов использовали L и P_2 . Адекватной считали модель с наименьшим критерием АИС, а лучшим предиктором — переменную, тренд которой имел максимальный коэффициент детерминации при $p \leq 0.05$. Для оценки потенциальной вероятности того, что во время размножения объемные подкожные лимфатические мешки могут быть причиной непропорционального увеличения размеров тела, применяли биномиальный логистический анализ. При анализе относительную массу лимфы больше медианного значения в весенней выборке принимали за 1, меньше медианного — за 0. Кроме того, сравнивали средние значения относительной массы лимфы в парах групп весенних особей, разделенных по размерным признакам: особи, L и P_2 которых превышали медианные значения в выборке, были отнесены к категории “крупных”, особи с размерами меньше медианных — к категории “мелких”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры животных

Ни для одного из размерных показателей (L , P_1 и P_2) не выявлены половые различия как в группах, объединяющей всех исследованных животных (67 самцов и 53 самки), так и в сезонных выборках (осень, зима, весна), а также при сравнении пермских и подмосковных особей в осенней выборке ($p > 0.05$ во всех случаях).

Сравнение размеров лягушек из разных сезонных выборок показало, что в весенней группе и самки, и самцы были крупнее (L , P_1 и P_2), чем в зимней группе ($p \leq 0.05$ во всех случаях); между особями других выборок различий не было. По плодовитости самки трех сравниваемых групп не различались ($p > 0.05$).

Масса лимфатической жидкости в подкожных мешках

У самок масса подкожной лимфатической жидкости составляла в среднем 0.7 ± 0.2 г осенью, 0.9 ± 0.1 г — зимой и 1.1 ± 0.1 г — весной; весенние самки значимо отличались ($p \leq 0.05$) по этому показателю от осенних (рис. 1А). Относительная масса лимфы у осенних самок ($2.1 \pm 0.3\%$) была значимо меньше, чем у зимних ($3.4 \pm 0.4\%$) и весенних ($3.2 \pm 0.2\%$) (рис. 1Б).

У самцов масса лимфатической жидкости изменялась от 1.0 ± 0.1 г осенью и 0.9 ± 0.1 г — зимой до 4.0 ± 0.4 г — весной, и весенние особи выделялись по этому показателю среди остальных (рис. 1В). Осенью относительная масса лимфы ($3.4 \pm 0.3\%$) не отличалась от таковой зимой ($3.7 \pm 0.3\%$), но весной ($10.5 \pm 0.7\%$) была значимо выше, чем в два других сезона (рис. 1Г).

Относительная масса лимфы не коррелировала ни в одной из выборок ни с одной из переменных, характеризующих размеры тела самок или самцов ($p > 0.05$ во всех случаях).

При сравнении массы лимфы у самцов и самок в каждой из сезонных выборок оказалось, что весной она была значимо больше у самцов, чем у самок ($t = 7.1$, $df = 44$, $p = 0.0000008$), в другие сезоны различий не наблюдалось (рис. 2). Относительная масса лимфы у самцов была выше, чем у самок, в два сезона — осенью ($W = 70.5$, $p = 0.02$) и весной ($t = 7.7$, $df = 53$, $p = 0.0000003$) (рис. 2).

Зависимость массы подкожной лимфы от размеров животных

Связь массы подкожной лимфы с размерами лягушек различалась как по сезонам, так и между самцами и самками. Лучшее всего она прослеживалась в осенней выборке — высокие значения коэффициентов детерминации ($R^2 = 0.64$ и 0.93 при $p = 0.02$ и 0.05) свидетельствовали о хорошем соответствии моделей, описывающих изменчивость массы лимфы в связи с размерами особей (рис. 3). В другие сезоны эта связь была слабой (табл. 1) и у самок во все сезоны полиномиальной с массой тела (рис. 3А, табл. 1), а у самцов, в отличие от самок, — всегда линейной, и в осенней выборке масса лимфы была связана не с массой тела, а с его длиной (рис. 3Б, табл. 1). Относительная масса лимфы только у самок в осенней выборке была связана с массой тела (рис. 3В), в остальные сезоны ни у самок, ни у самцов зависимость этого показателя от размеров животных не была установлена.

При разделении весенней выборки самок на группы по размерам (больше и меньше медианного значения в выборке по длине тела и больше и меньше медианного значения в выборке по массе

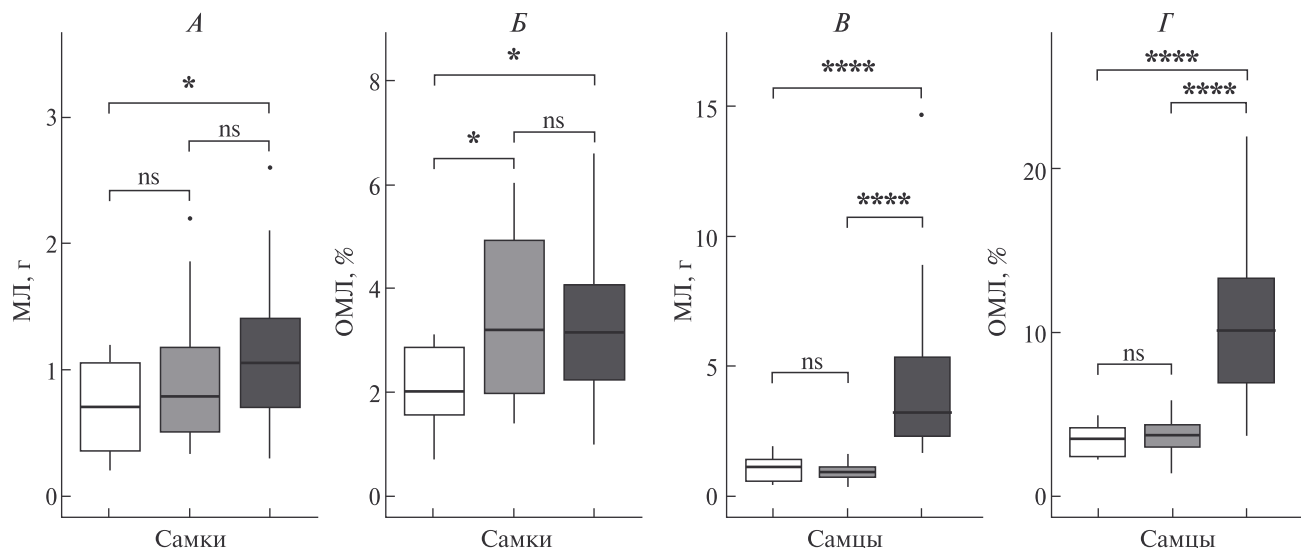


Рис. 1. Сезонная изменчивость массы лимфы в подкожных лимфатических синусах (МЛ, г) и относительной ее массы (ОМЛ, %) у самок и самцов травяной лягушки. Белые боксплоты – осень, светло-серые – зима, темно-серые – весна. Высота боксплотов – границы 25–75% значений в выборке, горизонтальные линии внутри боксплотов – медианные значения, концы вертикальных “усов” – минимальные и максимальные значения, точки – выбросы. Концы скобок указывают на сравниваемые выборки; над скобками приведена значимость различий: * $p \leq 0.05$, **** $p < 0.0001$, ns – нет различий.

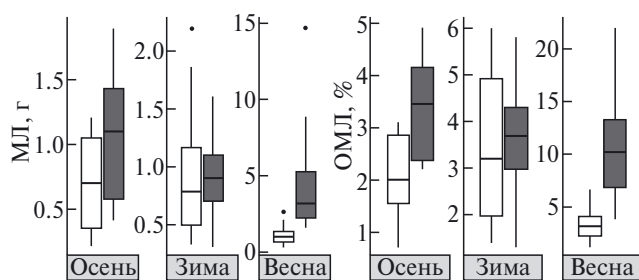


Рис. 2. Половые различия массы лимфы в подкожных синусах (МЛ, г) и относительной ее массы (ОМЛ, %) у самок и самцов травяной лягушки в различные сезоны. Белые боксплоты – самки, темно-серые – самцы. Остальные обозначения как на рис. 1.

тела) пары групп не различались по относительно-му количеству лимфы (рис. 4) ($p > 0.05$).

Такой же результат был получен при анализе “крупных” и “мелких” самцов в весенней выборке – различия групп по относительной массе лимфы не обнаружены ($p > 0.05$) (рис. 5).

Использование биномиального логистического анализа для оценки потенциальной вероятности того, что масса лимфы – адаптивный признак, используемый мелкими особями для увеличения размеров тела в нерестовых водоемах и, таким образом, получения конкурентных преимуществ, так же не дало значимых результатов (рис. 6). Несмотря на то, что подтверждающая наше предположение тенденция прослеживается со всеми

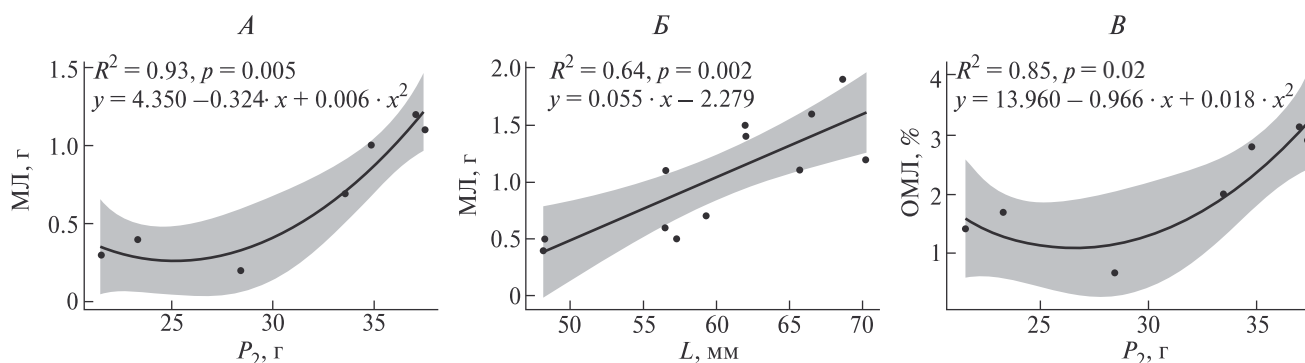


Рис. 3. Лучшие регрессионные модели связи массы лимфы (МЛ, г) и относительной ее массы (ОМЛ, %) с размерами самок (А и В) и самцов (Б) травяной лягушки в осенней выборке. Точки – индивидуальные значения, серая полоса – 95% доверительный интервал.

Таблица 1. Лучшие регрессионные модели, описывающие связь массы лимфы (МЛ, г) с размерами самок и самцов травяной лягушки зимой и весной

Сезон	Пол	Лучший предиктор	Регрессия	R^2	p
Зима	Самцы	P_2	Линейная: $y = 0.0437 \cdot x - 0.1168$	0.29	0.04
	Самки	P_2	Полиномиальная: $y = 6.1946 - 0.4719 \cdot x + 0.01 \cdot x^2$	0.39	0.04
Весна	Самцы	P_2	Линейная: $y = 0.4450 + 0.0237 \cdot x$	0.17	0.008
	Самки	P_2	Полиномиальная: $y = 0.1091 \cdot x - 0.9950 - 0.0013 \cdot x^2$	0.20	0.02

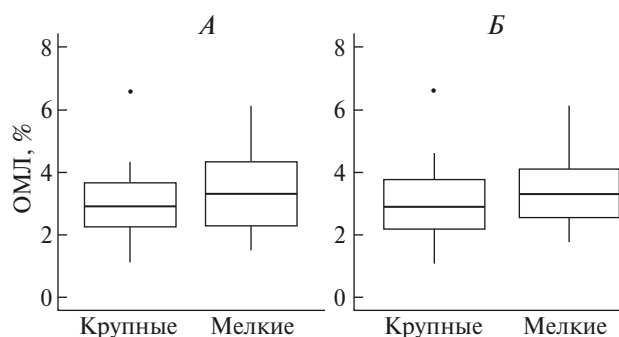


Рис. 4. Относительная масса лимфы (ОМЛ, %) в подкожных лимфатических синусах у самок травяной лягушки весенней выборки ($n = 30$), разделенной на две группы по размерам: *A* – по длине тела (“крупные” $L \geq 63.5$ мм, $n = 15$ и “мелкие” $L < 63.5$ мм, $n = 15$), *B* – по массе тела (“крупные” $P_2 \geq 33.0$ г, $n = 15$ и “мелкие” $P_2 < 33.0$ г, $n = 15$). Обозначения, как на рис. 1.

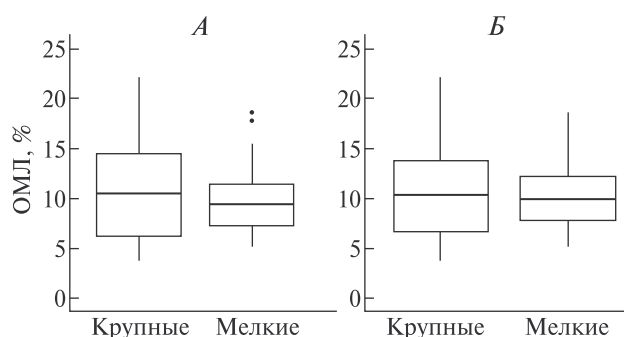


Рис. 5. Относительная масса лимфы (ОМЛ, %) в подкожных лимфатических синусах у самцов травяной лягушки весенней выборки ($n = 40$), разделенной на две группы по размерам: *A* – по длине тела (“крупные” $L \geq 61.5$ мм, $n = 19$ и “мелкие” $L < 61.5$ мм, $n = 21$), *B* – по массе тела (“крупные” $P_2 \geq 32.0$ г, $n = 20$ и “мелкие” $P_2 < 32.0$ г, $n = 20$). Обозначения как на рис. 1.

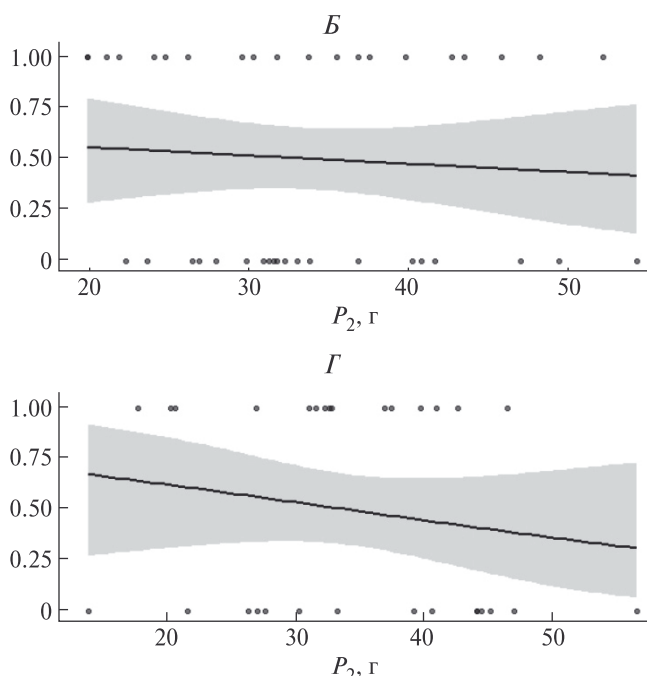
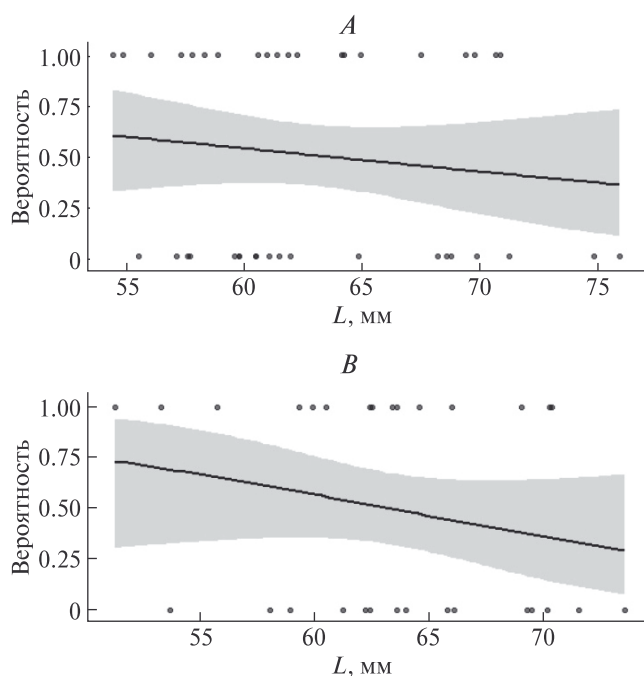


Рис. 6. Результаты биномиальной логистической регрессии, прогнозирующей вероятность того, что мелкие особи травяной лягушки имеют большую относительную массу жидкости в подкожных лимфатических мешках, чем крупные. В качестве предикторов использованы: *A* – длина тела самцов, *B* – масса тела самцов, *B* – длина тела самок, *Г* – масса тела самок. Черная линия – регрессия, серая полоса – 95% доверительный интервал.

четырьмя предикторами и у самок она более выражена, чем у самцов, коэффициенты регрессии относительной массы лимфы и размеров не достигали статистически значимых величин ($p > 0.05$ во всех случаях).

ОБСУЖДЕНИЕ

Лимфа амфибий возникает в тканях путем фильтрации плазмы за счет комбинации коллоидно-осмотического и гидростатического давления в кровеносных капиллярах (Conklin, 1930). Из тканей по мелким, слепо начинающимся лимфатическим сосудам она поступает в крупные сосуды, а из них — в обширные подкожные мешки и существенно меньшие по размеру расположенные в полости тела синусы (Conklin, 1930). Благодаря сокращению лимфатических сердец происходит медленное перемещение плазмы в системе сосудов и синусов (Carter, 1979; Feder, Burggren, 1992). Считается, что из-за относительно высокой проницаемости кровеносных капилляров лимфа амфибий, состоящая на 97% из воды, содержит все компоненты плазмы, за исключением эритроцитов (Conklin, 1930a). Вместе с тем недавнее исследование метаболомного состава лимфы остромордой лягушки показало значительное различие содержания малых молекул в лимфе и окружающих тканях (Shekhovtsov et al., 2022). Концентрация одних веществ в ней оказалась в несколько раз ниже или выше, чем в тканях, некоторые другие соединения, обычные, например, для мышц, не обнаружены в лимфе, в то время как менее распространенные в мышцах были найдены в лимфе.

Согласно результатам проведенного нами исследования, у самцов и самок травяной лягушки сезонные модели изменения количества лимфы в подкожных синусах (вероятно, и во всей системе) различаются. У самцов относительная масса лимфы уже осенью была значимо больше, чем у самок, несмотря на то, что вне сезона размножения и зимовки, как считается, все взрослые особи ведут почти исключительно наземный образ жизни, т.е. поступление воды в лимфатическую систему извне через кожу должно быть не велико. Эти различия трудно интерпретировать; возможно, в летне-осеннее время самцы выбирают более влажные местообитания (могут даже периодически посещать водоемы), либо у особей разного пола выделительная система функционирует с разной интенсивностью.

Поступление воды в лимфатическую систему существенно усиливается при переходе животных с суши в водоемы — у некоторых видов бесхвостых амфибий приток воды через кожу может достигать 2–30% от массы тела в час (Feder, Burggren, 1992). Наши исследования свидетельствуют о том, что динамика изменения количества лимфы может различаться у особей разного пола — доля лимфы в

массе тела самок зимой существенно возрастала, а у самцов — не изменялась по сравнению с осенью, что приводило к нивелированию межполовых различий, наблюдавшихся ранее на суше. Весной, при смене одного типа водоемов на другой (зимовочного на нерестовый), у самок дальнейшего изменения относительной массы лимфы не происходило — она не отличалась от таковой во время зимовки. Это наблюдение позволяет сделать вывод, что увеличенные лимфатические мешки у самок в сезон размножения нельзя отнести к элементам брачного наряда. Очевидно, что “отечность” тела вследствие поступления воды извне во время пребывания в водоемах происходит у самок задолго до наступления сезона размножения — еще во время зимовки. У самцов, напротив, в сезон размножения наблюдалось значительное увеличение количества подкожной лимфы. Относительная масса лимфы у них возрастала в среднем почти в 3 раза по сравнению с зимой, и у некоторых особей доля жидкости в подкожных лимфатических мешках достигала 20–22% от массы тела. Очевидно, что во время нереста у самцов и самок травяной лягушки интенсивность поступления воды извне в организм и/или функционирования лимфатической и выводящей систем различаются, в то время как у особей, находящихся на зимовке (также в водной среде), — близки. Таким образом, по степени выраженности лимфатических мешков (количеству содержащейся в них жидкости) в сезон размножения самцы травяной лягушки существенно отличаются от самок, и гипертрофированные лимфатические синусы можно определенно считать одним из элементов их брачного наряда и признаком полового диморфизма.

Только у животных, обитавших вне водоемов (осенняя группа), масса лимфы была достоверно связана с размерами тела. При этом наблюдались половые различия как по характеру связи, так и по зависимым переменным: у самцов связь массы лимфы была линейной с длиной тела, а у самок связь массы лимфы была полиномиальной с массой тела. У животных во время зимовки и в сезон размножения связь массы лимфы с размерами тела была уже не столь явной — коэффициенты детерминации были слишком малы для однозначного заключения о зависимости. Относительная масса лимфы среди всех исследованных сезонных групп только у самок в осенней выборке была связана с размерами (полиномиальная связь с массой тела, $R^2 = 0.85$, $p = 0.02$).

Вероятно, что у находящихся в воде особей количество лимфы определяется также и другими, нежели размеры тела, причинами, которые не анализировались в данном исследовании. Известно, что у амфибий во время размножения и на зимовке в водоемах содержание воды повышается не только в лимфатической системе, но также в мышцах

и печени. Исследователи связывают это со снижением активности почек, увеличением доли метаболической воды, образующейся при катаболизме энергетических субстратов, и условиями водоемов (низкой температурой и варьированием содержания кислорода в воде) (Zamachowski, 1966; Christiansen, Penney, 1973; Bradford, 1984; Pasanen, Koskela, 1974; наши неопубликованные данные). Значительное увеличение количества лимфатической жидкости у самцов в сезон размножения может быть обусловлено также особым гормональным статусом, поскольку во время зимовки в водоемах количество жидкости в лимфатических мешках у них было кратно меньше.

При разделении весенней выборки на группы по размерам (больше и меньше медианного значения в выборке по длине тела и больше и меньше медианного значения по массе тела), не обнаружено различий между парами групп по относительному количеству лимфы. То есть этот признак, очевидно, не может служить ни самкам, ни самцам для визуального увеличения размеров и получения конкурентного преимущества при размножении. В том случае, когда в анализе зависимой переменной была относительная масса лимфы (больше и меньше медианной в выборке), а предикторами — размеры животных, анализ так же не выявил достоверных закономерностей. Вероятность обнаружения в выборке мелких особей с большой относительной массой лимфы и, напротив, крупных особей с маленькой относительной массой лимфы не была статистически значимой, несмотря на очевидную тенденцию к этому, видимую на графиках.

Таким образом, сезонные модели изменения массы лимфы в подкожных синусах у самцов и самок травяной лягушки оказались различны. Однако гипотеза о том, что один из элементов брачного наряда (увеличенные лимфатические синусы) может быть использован мелкими травяными лягушками для получения конкурентных преимуществ при ассортативном по размерам особей подборе пар во время размножения не подтвердилась. Непропорционального увеличения размеров тела (и тем самым компенсации размерных различий с более крупными животными) в исследовании у них не выявлено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность А.А. Соктину, В.Г. Старкову и А.С. Семухиной за предоставленных для исследования животных; Автономной некоммерческой организации “Общество сохранения диких животных” — за проведение семинаров по статистике, на основании которых были проанализированы представленные в статье данные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт 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

- Банников А.Г., Денисова М.Н., 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз. 168 с.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики // Зоологический журнал. Т. 83. № 11. С. 1375–1386.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2004а. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 2. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом // Зоологический журнал. Т. 83. № 12. С. 1448–1462.
- Мина М.В., 1974. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria*) в одном из малых водоемов Московской области // Зоологический журнал. Т. 53. № 12. С. 1826.
- Терентьев П.В., 1950. Лягушка: Учебное пособие для студентов биологических факультетов университетов. М.: Советская Наука. 345 с.
- Arak A., 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 22. P. 317–327.
- Berven K., 1981. Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica* // Evolution (USA). V. 35. № 4. P. 707–722.
- Bradford D.F., 1984. Water and osmotic balance in overwintering tadpoles and frogs, *Rana muscosa* // Physiological Zoology. V. 57. № 4. P. 474–480.

- Dittrich C., 2020. Reproductive behaviour of the European common frog (*Rana temporaria*). Dissertation. Humboldt Universitat. Berlin. 106 p.
- Dittrich C., Tietje M., Rödel M.O., 2022. Larger is not better: no mate preference by European common frog (*Rana temporaria*) males // Behaviour. V. 159. № 12. P. 1133–1150.
- Dittrich C., Rödel M.O., 2023. Drop dead! Female mate avoidance in an explosively breeding frog // Royal Society Open Science. V. 10. № 10. 230742.
- Carter D.B., 1979. Structure and function of the subcutaneous lymph sacs in the Anura (Amphibia) // Journal of Herpetology. V. 13. P. 321–327.
- 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.
- Conklin R.E., 1930. The formation and circulation of lymph in the frog. I. The rate of lymph production // American Journal of Physiology. V. 95. P. 75–90.
- Conklin R.E., 1930a. The formation and circulation of lymph in the frog. II. Volume and blood pressure // American Journal of Physiology. V. 95. P. 91–97.
- Crew F.A.E., 1920. Sexual dimorphism in *Rana temporaria*, as exhibited in rigor mortis // Journal of Anatomy. V. 54. № 2–3. P. 217–221.
- Elmberg J., 1991. Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. P. 125–131.
- Feder M.E., Burggren W.W., 1992. Environmental physiology of the amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 646 p.
- Greene A.E., Funk W.C., 2009. Sexual selection on morphology in an explosive breeding amphibian, the Columbia spotted frog (*Rana luteiventris*) // Journal of Herpetology. V. 43. № 2. P. 244–251.
- Glandt D., 2011. Grundkurs Amphibien-und Reptilienbestimmung. Beobachten, Erfassen und Bestimmen aller europäischen Arten. Wiebelsheim: Quelle and Meyer-Verlag. 411 p.
- Haapanen A., 1982. Breeding of the common frog (*Rana temporaria*) // Annales Zoologici Fennici. V. 19. P. 75–79.
- Hettyey A., Herczeg G., Laurila A., Crochet P.A., Merilä J., 2009. Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male moor frogs (*Rana arvalis*) // Amphibia-Reptilia. V. 30. № 1. P. 37–43.
- Lee J.C., 2001. Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus* // Copeia. V. 2001. № 4. P. 928–935.
- 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. A. V. 47. № 2. P. 635–654.
- 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., 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria* // Oecologia. V. 78. P. 264–268.
- Savage R.M., 1961. The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London. UK: Sir Isaac Pitman and Sons, Ltd. 221 p.
- Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P., Zelentsova E.A., Meshcheryakova E.N., Poluboyarova T.V., Berman D.I., 2022. Metabolomic analysis reveals that the moor frog *Rana arvalis* uses both glucose and glycerol as cryoprotectants // Animals. V. 12. 1286.
- Sherman C.D., Sagvik J., Olsson M., 2010. Female choice for males with greater fertilization success in the Swedish moor frog, *Rana arvalis* // PLoS One. 5:e13634.
- Taylor R.C., Buchanan B.W., Doherty J.L., 2007. Sexual selection in the squirrel treefrog *Hyla squirella*: the role of multimodal cue assessment in female choice // Animal Behaviour. V. 74. № 6. P. 1753–1763.
- Toews D.P., Wentzell L.A., 1995. The role of the lymphatic system for water balance and acid-base regulation in the Amphibia // Mechanisms of Systemic Regulation: Respiration and Circulation. P. 201–214.
- Vásquez T., Pfennig K.S., 2007. Looking on the bright side: females prefer coloration indicative of male size and condition in the sexually dichromatic spadefoot toad, *Scaphiopus couchii* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 62. P. 127–135.
- Wells K.D., 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 1400 p.
- 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 Zoologia. V. 11. P. 199–206.

VARIATION OF THE QUANTITY OF LYMPH IN THE SUBCUTANEOUS SINUSES IN THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA*)

N. A. Bulakhova^{1,*}, K. I. Shishikina¹

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

**e-mail: sigma44@mail.ru*

Seasonal variation in the amount of fluid in the subcutaneous lymphatic sinuses of the common frog (*Rana temporaria*) and differences in the dynamics of its mass in adult males and females from autumn to spring are shown. The hypothesis that enlarged lymphatic sinuses (one of the elements of the “nuptial attire” of *R. temporaria*) can be used by small frogs to gain competitive advantages in assortative pair selection during reproduction is tested.

Keywords: size-assortative mating, lymphatic system, patterns of variability