

УДК 597.6+598.1

**ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS* NILSS., 1842).
НЕТРАДИЦИОННОЕ РЕШЕНИЕ ОБЩЕЙ ЗАДАЧИ**

В.Г. Ищенко

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202

E-mail: zoovginnv@pm.convex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2007 г.

ВВЕДЕНИЕ

В ряду проблем, относящихся к популяционной экологии в целом и для амфибий в частности, существенное место занимает концепция *r*- и *K*-стратегий, в значительной мере определяемая исследованиями характеристик жизненного цикла (Pianka, 1970). Накопленные данные в большинстве случаев приводят к заключению о том, что половое созревание наиболее предпочтительно в наиболее раннем, по возможности, возрасте и при максимально возможных размерах тела. По мнению большинства исследователей, при таких условиях обеспечивается наибольшая плодовитость, которая зачастую определяется размерами тела, репродуктивный потенциал реализуется в наибольшей степени и минимизируется риск гибели при наличии хищников по сравнению со случаями, когда для реализации репродуктивного потенциала требуется большее количество периодов размножения.

Немногочисленные исследования, проведенные на амфибиях, привели к заключениям о том, что изменения в характеристиках жизненного цикла (скорость роста и развития личинок, размеры тела при метаморфозе и др.) могут иметь следствием созревание в более раннем возрасте и при более крупных размерах тела, что имеет непосредственное отношение к приспособленности (Smith, 1987; Semlitsch et al., 1988; Scott, 1994). Недостатком общей теории компромисса при эволюции жизненных циклов (Stearns, 1992) рассматривается строго фиксированный возраст достижения полового созревания (McNamara, Houston, 1996), поскольку в природных условиях эта величина может значительно варьировать. Достоинства и недостатки *r*- и *K*-концепций обсуждены достаточно подробно (Vegon et al., 1986), и в настоящее время поиск фактов за или против общей теории представляется архаичным и наивным, но возрастает необходимость в демографических исследованиях и объединении их с теорией жизненных циклов (Reznick et al., 2002). В то же время в последнее время возрастает интерес к определению жизненного репродуктивного успеха в природных популяциях (Arnold, Wade, 1984; Clutton-Brock, 1988; Barrowclough, Rockwell, 1993), поскольку именно эта величина сопоставима с приспособленностью в понимании Р. Фишера (Fisher, 1930). Определение этой величины на уровне особи позволяет оценить дисперсию приспособленности и среднюю приспособленность, но требует индивидуального мечения животных, по меньшей мере, от полового созревания до последнего размножения, т.е. длительных стационарных исследований. Наличие в природе сложно пространственно орга-

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

низованных популяций или метапопуляций (Levins, 1970; Edenham, 1993; Sjørgen-Gulve, Ray, 1996; Hanski, 1999) снижает вероятность повторных поимок меченых особей из-за миграций и из-за повышенной смертности меченых особей, что, естественно, снижает вероятность успеха исследования. Для амфибий структурированность популяция можно считать обычной (Ищенко, 1991; Ishchenko, 1989), но при исследовании смертности миграции в пределах больших популяций нередко не учитываются, что приводит к искаженным результатам (Berven, 1990). С другой стороны, у амфибий при соблюдении определенных методических условий возможна оценка средней приспособленности при исследовании репродуктивного успеха генерации или поколения в целом, даже если генерация созревает не одновременно (Ищенко, 1989, 1991, 1999; Ishchenko, 1997). При этом неизбежно встает вопрос о причинах различий в репродуктивном успехе генераций. Настоящая работа посвящена решению одной из наиболее общих задач популяционной экологии – зависимости жизненного репродуктивного успеха от размеров тела при созревании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842) в 1977 – 2003 гг. в Талицком районе Свердловской области (56°58' с.ш. и 63°48' в.д.). Популяция заселяет сосново-березовые леса с примесью ели и осины, а имеющиеся на территории небольшие заболоченные ельники, преимущественно по берегам небольших лесных рек, остромордой лягушкой не заселяются. Первоначально размножение остромордых лягушек могло быть связано с небольшими водоемами в поймах рек и временными водоемами в лесных массивах, но интенсивные рубки 40-х гг. прошлого века привели к возникновению небольших открытых заболоченных участков, используемых для размножения амфибиями. Ситуация резко изменилась в 1963 – 1964 гг., когда в результате обустройства лесных дорог на основе межквартальных просек возникло большое количество как пересыхающих, так и не пересыхающих водоемов, которые с тех пор интенсивно используются амфибиями для размножения. Территория, заселенная популяцией остромордой лягушки, с востока и юга ограничена большими массивами сельскохозяйственных угодий, с запада – населенными пунктами и с севера – темнохвойными прирусловыми лесами, прилегающими к большой реке. Общая площадь территории, заселенной популяцией, достигает 30 км², но подавляющее большинство водоемов, в которых осуществляется воспроизводство популяции, расположено на территории около 20 км². Помимо остромордой лягушки на территории обычны сибирский углозуб и серая жаба, в небольших количествах, хотя и регулярно, встречаются обыкновенный тритон и травяная лягушка.

В 1977 – 1980 гг. с помощью огораживания водоемов и на основе данных о количестве кладок икры остромордой лягушки были получены оценки численности сеголеток остромордой лягушки, проходящих метаморфоз в пересчете на одну самку для каждого водоема. Всего были получены данные для 49 ситуаций (Ищенко, 1982). С 1989 по 1997 г. на всей территории проводились учеты численности размножающихся самок остромордой лягушки на всей территории путем поштучного пересчета всех кладок икры на всей территории. С 1980 по 1996 г. и в

2001 и 2003 гг. постоянно отлавливались самки и брачные пары остромордой лягушки, и у всех животных определялся абсолютный возраст по срезам 2-й фаланги 4-го пальца правой задней конечности.

В пределах территории популяции топографически были выделены четыре группы крупных нерестилищ, рассматриваемых как «локальные популяции», и возрастной состав лягушек на этих нерестилищах определялся отдельно. Частоты отдельных возрастных групп вкуче с данными о численности половозрелых самок на нерестилищах использовались для ежегодного определения численности отдельных возрастных групп лягушек на разных нерестилищах и определения суммарной численности в популяции разных возрастных групп. Все отловленные брачные пары откладывали икру в лабораторных условиях на полевом стационаре, и для каждой отловленной самки определялась плодовитость путем поштучного пересчета всех икринок в каждой кладке. Всего ежегодно, в зависимости от численности размножающихся самок в популяции, для определения возрастной структуры популяции использовалось 150 – 380 самок, плодовитость была определена у 2978 особей. Одновременно у всех самок (живых) определялась длина тела (после икрометания) штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Численность каждой возрастной группы ежегодно определялась по формуле

$$N_i = \sum p_i n_i,$$

где N_i – абсолютная численность возрастной группы в конкретный период размножения (год) на территории всей популяции; p_i – частота возрастной группы в выборке из одного нерестилища и n_i – численность размножающихся самок на том же нерестилище.

Средние размеры тела самок разных возрастов определялись по формуле

$$L_i = \sum l_i n_i / N_i,$$

где L_i – средняя длина тела самок одной возрастной группы в один конкретный период размножения на отдельном нерестилище; l_i – средняя длина тела самок одной возрастной группы в конкретный период размножения (год) на отдельном нерестилище; n_i – численность самок одной возрастной группы на отдельном нерестилище; N_i – численность возрастной группы в популяции в целом.

Аналогичным образом определялась плодовитость каждой возрастной группы в разных нерестилищах и в популяции в целом, а также общее количество яиц, отложенных в популяции в каждый год лягушками разных возрастных групп и в популяции в целом.

Суммирование данных, полученных за разные годы, позволило определить общее количество яиц, отложенных самками одной и той же генерации с момента первого размножения до полного исчезновения генерации. При этом под термином «генерация» мы имеем в виду особей, прошедших метаморфоз в один и тот же год. Всего нами рассмотрена судьба 14 генераций остромордой лягушки, т.е. особей рождения 1979 г., 1980 г. и т.д. до особей рождения 1992 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обследованной популяции в период 1979 – 1996 гг. численность размножающихся самок колебалась от 6091 до 35771 особей. Поскольку хозяйственная

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

деятельность (рубка и подсечка сосны) на большей части изучаемой территории прекратилась в 1978 – 1980 гг., антропогенное воздействие (в том числе и возникновение новых водоемов) почти полностью исключалось, и колебания численности можно рассматривать как вполне естественные, определяемые преимущественно пересыханием водоемов и частично гибелью икры при выпадении осадков в виде снега в конце периода икротетания. Такого масштаба колебания можно считать обычными (Pechmann et al., 1991; Pechmann, Wilbur, 1994) и нормальными.

В подавляющем большинстве случаев наиболее молодые размножающиеся самки во всех генерациях – особи, пережившие 3 зимовки. Изредка в выборках попадались самки, размножающиеся после второй зимовки, но лишь в двух случаях (1989 и 1992 гг.) количество их было таковым, что они брались в расчет при определении средних размеров тела и плодовитости. В то же время половозрелые самцы, пережившие две зимовки встречаются гораздо чаще (в половине случаев), но они, естественно, в данном анализе популяции не используются.

Распределение особей по территории в разные периоды размножения неравномерное. Допустимо выделение 4 групп водоемов-нерестилищ.

Группа 1. Северо-западный край территории популяции. Включает в себя 7 придорожных водоемов (бульдозерных ям) площадью 32 – 84 м², практически не пересыхающих до завершения метаморфоза новой генерации. Здесь размножается ежегодно 37.0 – 66.4% самок от всей численности размножающихся самок в популяции в конкретный репродуктивный период (год). К водоемам прилегают лесные разливы, облигатно пересыхающие ежегодно. Они также учитывались при расчете численности, как относящиеся к одной топографической группировке. Окружающая обстановка – преимущественно молодые или высокоствольные сосняки-черничники с бедным травостоем. Травостой нередко значительно вытаптывается местным населением в период сбора ягод и грибов, т.е. незадолго до начала выхода молодняка на сушу. Средние размеры самок на размножении в разные годы колеблются от 43.7 до 52.8 мм. Средняя плодовитость в разные годы – 592 – 1117 яиц. Средний возраст нерестящихся самок – 3.31 – 4.63 лет (пережитых зимовок). Средние размеры сеголеток сразу после завершения метаморфоза – 13 – 29 мм.

Группа 2. Один крупный, площадью 300 – 350 м² в разные годы водоем искусственного происхождения. Хорошо освещается и прогревается. Расположен в 1350 м юго-восточнее водоемов группы 1. Полностью пересыхал лишь однажды – в 2006 году. Ежегодно в нем размножалось 9.0 – 37.6% самок остромордой лягушки. Средний возраст самок в разные годы – 3.56 – 4.89 лет. Средняя длина тела самок – 46.6 – 54.3 мм. Средняя плодовитость – 625 – 1136 яиц. Водоем окружен спелыми сосново-березовыми лесами и посадками, с богатым разнотравьем. Средние размеры сеголеток – 11 – 21 мм. Поблизости располагаются небольшие, всегда пересыхающие до метаморфоза, временные водоемы.

Группа 3. Крупная, заболоченная вырубка, с площадью водного зеркала в период размножения до 1.2 га, но в отдельные годы представляет собой набор мелких заболоченных водоемов. Расположен водоем в 1450 м по прямой юго-восточнее группы 2. Ежегодно размножается 696 – 11477 самок, что составляет 11.4 – 52.1% от общей численности. Средние размеры самок – 43.0 – 55.3 мм.

Средняя плодовитость – 562 – 1169 яиц. Средний возраст – 3.18 – 6.16 лет. Водоем пересыхает всегда, еще на начальных стадиях личиночного развития. Из 67624 самок, отложивших икру в 1979 – 1996 гг., потомство лишь 280 – 320 самок смогло пройти метаморфоз в 1987 и 1991 гг. Доля этого нерестилища в формировании новой генерации ничтожна. Здесь размножаются особи, родившиеся, т.е. прошедшие метаморфоз, в других нерестилищах (водоемах).

Группа 4. Группа водоемов, расположенных в 1.5 км юго-восточнее группы 3. Юго-восточный край территории популяции. Включает в себя несколько искусственных водоемов на территории бывшего поселка лесорубов, площадью от 60 до 4500 м², а также залившую пойму лесной реки. Здесь ежегодно размножается 5.3 – 11.7% самок всей популяции. Средние размеры самок – 49.2 – 55.6 мм. Средняя плодовитость – 776 – 1281 яиц, средний возраст – 3.94 – 4.6 лет (зимовок). К этой группе относится несколько придорожных водоемов, расположенных на краю территории, занимаемой популяцией. Подавляющее большинство не пересыхает никогда, за исключением нескольких близлежащих лесных разливов. Окружающие леса – сосново-березовые как высокоствольные, так и молодые, также с богатым травостоем, с большим количеством полян и покосов, заселяемых лягушками после периода икротетания.

В целом изменчивость средних размеров тела размножающихся самок на 69.1% определяется временным фактором (фактор «год»), на 10% биотопом (группа) и на 20.9% взаимодействием факторов «год» и «группа». Соответственно изменчивость плодовитости определяется фактором «год» на 73.6%, биотопом и взаимодействием факторов – на 14.6 и 11.8%. Изменчивость возрастного состава (средний возраст размножающихся самок) определяется, напротив, в значительной мере биотопом и взаимодействием факторов «группа» и «год» на 18.7 и 41.4%, а только фактором «год» – на 40%. Таким образом, различные демографические характеристики популяции сильно варьируют во времени и в пространстве, оккупируемом популяцией. Разумеется, хронографическая и хорологическая изменчивость размерной и возрастной структуры популяций амфибий известна и описана достаточно давно (Ищенко, 1982, 1983; Ищенко, Леденцов, 1987; Ryser, 1986; Augert, Joly, 1993 и др.), в данном случае приведена лишь количественная оценка роли некоторых факторов.

С помощью ловчих канавок и маршрутных учетов в 1977 – 1986 гг. установлено, что сеголетки, завершившие метаморфоз в группе 4, мигрируют (из поймы реки) на север, в группу 3 и из большого водоема – на восток. Минимальная скорость расселения сеголеток не менее 2 км за 2 недели. Сеголетки из группы 1 мигрируют во всех направлениях, из группы 2 – на север, юг и восток, а из группы 3 лишь в 1987 г. отмечался небольшой выход молодняка из одного небольшого водоема, и сеголетки преимущественно мигрировали на юг. Наблюдения показывают, что меченые на размножении особи в группах 2 и 3 на следующий год могут быть отловлены соответственно в группе 3 и 2. Наиболее существенное расселение зарегистрировано в 1980 г., когда в группе 1 в период размножения была поймана особь, меченая после первой зимовки в группе 4 в 1978 г. (расстояние между местом мечения и выпуска и местом повторной поимки составляет по прямой не менее 4 км).

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Общая протяженность территории, заселенной популяцией по диагонали, достигает (по прямой) 4.5 км, а с учетом крайних точек – около 9 км. Общая протяженность маршрута при учете кладок икры (в одну сторону) – около 18 км. Общая начальная численность генерации (n_0) определялась как число яиц, отложенных популяцией за один период размножения, что позволяет оценить величину биотического (репродукционного) потенциала в понимании Чэпмена (Chapman, 1931).

Половина этого числа является начальной численностью самок на стадии яйца (n_{0f} для самок). В дальнейшем определяется общее число отложенных яиц этой генерацией за все время её существования (N_t) на основе данных о плодовитости каждой генерации в каждой группе в течение ряда лет.

Отношение N_t / n_{0f} и является средним жизненным репродуктивным успехом группы (генерации). Эта величина логически корректна (Barrowclough, Rockwell, 1993) и определяется достаточно точно.

Второй подход заключается в следующем. Ежегодно определяется количество водоемов, в которых успешно проходят метаморфоз личинки остромордой лягушки. Для всех этих водоемов известно количество самок, отложивших в них икру, их плодовитость и полученное ранее количество молодых (сеголеток) приходящихся на одну самку в популяции. Допускается, что эта средняя величина (Ищенко, 1982) постоянна, на основании которой и данных о количестве самок, обеспечивших поступление молодняка в популяцию, определяется количество сеголеток, поступающих ежегодно в популяцию. Половина этого количества являются самками. Действительно, в результате многолетних исследований при вскрытии многих сотен сеголеток было установлено, что количество самцов (и соответственно самок) варьирует в пределах 48.6 – 51.4%, что позволяет принять за исходное «наземное» соотношение полов в генерации 1:1, хотя в дальнейшем оно может сдвигаться из-за различной скорости полового созревания и разной продолжительности жизни особей разного пола. В любом случае достаточно просто определяется отношение числа яиц, отложенных генерацией, и начальной численностью самок на стадии сеголетки. Эта величина (N_t / n_f , где n_f – начальное число самок-сеголеток) также может характеризовать средний жизненный репродуктивный успех генерации в зависимости от размеров тела при созревании. Первые результаты такого подхода опубликованы ранее (Ищенко, 1999; Ishchenko, 1997).

В то же время допустимо и целесообразно рассмотреть отдельные группы водоемов в качестве самостоятельных популяций, поскольку перечисленные и описанные выше группы обеспечивают воспроизводство на всей территории в течение по меньшей мере уже 40 лет, и нет оснований полагать, что ситуация может существенно измениться. В результате, при определении величины N_t / n_{0f} для группы 1 мы получаем зависимость между этим показателем и размерами тела самок при половом созревании, достоверную, но не очень сильную обратную зависимость (рис. 1), когда $R = -0.517$ при $p = 0.058$. Для группы 2 $R = -0.620$, $p = 0.024$, для группы 3 $R = +0.631$, $p = 0.028$, и для группы 4 $R = +0.364$, $p = 0.263$. Если неизвестная истинная корреляция в каждом конкретном случае искажается, то это может быть следствием непредсказуемых и неповторяемых миграций половозрелых особей из одной группы в другую.

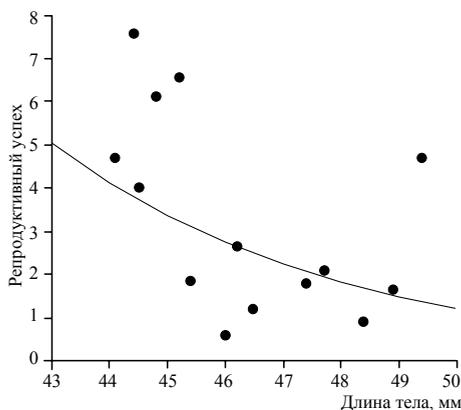


Рис. 1. Зависимость репродуктивного успеха генерации (число яиц в пересчете на одну самку на стадии завершения метаморфоза) от размеров тела при созревании в пределах одной пространственной группировки (локальной популяции) *Rana arvalis* (группа 1):
 $r = -0.517$, $R^2 = 26.73$, $p = 0.0582$

ров тела при созревании и репродуктивный успех группы, полученная на основе данных, характеризующих всю популяцию, выглядит совершенно иначе. Результаты, полученные с использованием двух разных характеристик репродуктивного успеха, отображены на рис. 2 и 3.

Особенно парадоксальная ситуация наблюдается в группе 3, где корреляция между размерами тела при созревании и жизненным репродуктивным успехом является положительной, из чего можно сделать вывод, что созревание при больших размерах тела имеет преимущество и свидетельствует о большей приспособленности. В действительности же рассматриваемая ситуация абсурдна, ибо в этой группе водоемов размножаются особи, за редчайшим исключением, никогда там не рождающиеся. Таких особей в пересчете на численность в одной возрастной группе в популяции насчитывается до 50 – 70%, т.е. степень филопатрии в популяции достаточно низка. Этим особей нельзя не учитывать при анализе закономерностей, характеризующих популяцию в целом. Истинная зависимость, описывающая связь размеров

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты однозначно свидетельствуют о том, что созревание при более мелких размерах тела не только не снижает приспособленность группы в традиционном толковании этого термина, но напротив, повышает её. Представляется важным то обстоятельство, что использование двух различных критериев (N_t / n_f и N_t / n_{of}) приводит к очень близким результатам – в обоих случаях мы получаем достоверную существенную отрицательную зависимость, что противоречит распространенной точке зрения. Однако следует отметить, что исследований подобного рода в природе на амфибиях вообще не проводилось. Важным представляется и то, что мы исследовали судьбу достаточно большого количества генераций. Разумеется, использованный нами подход не является традиционным. Однако следует иметь в виду следующее. Если исходить из классического способа (теоретического) решения задачи, то мы должны индивидуально пометить на стадии сеголетки многие сотни или тысячи особей и в дальнейшем проследить их судьбу в различные периоды размножения, определяя их плодовитость, численность, размеры и т.д. В результате мы получили бы некую среднюю величину, которая теоретически должна идеально совпадать с той величиной, которую мы определяем на основе описываемого здесь подхода, поскольку просто-напросто используем обратный расчет. Единственное, что несколько удивляет – совпадение

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

результатов, основанных на разных критериях. Это может свидетельствовать, во-первых, об относительной стабильности средней популяционной характеристики «количество сеголеток на одну самку» и, во-вторых, о более или менее постоянной доле в каждой генерации гибнущей икры из-за пересыхания. Последнее зачастую трудно определить, особенно на больших территориях, но для решения поставленных задач это и не требуется.

Большая плодовитость многих видов амфибий рассчитана на большую гибель на разных стадиях онтогенеза, и различные механизмы могут определять выживаемость. Для популяции в каждом конкретном случае может не иметь значения, какой из не определяемых нами механизмов включается, важно, чтобы их было несколько, причем взаимозаменяемых. Однако уже на первых этапах исследования было замечено, что уменьшение размеров тела при созревании не приводит (или не обязательно приводит) к задержке полового созревания, но имеет следствием увеличение продолжительности жизни и увеличение количества репродуктивных периодов на особь (Ищенко, 1991). Это устанавливается достаточно легко при сравнении численностей одной и той же генерации в разном возрасте. Простейший показатель, используемый нами, – это отношение численности генерации в трехлетнем возрасте (возраст первого размножения) к численности этой же генерации в последующем возрасте (4 года). Для разных генераций это отношение колеблется от 0.355 до 1.17, но существенная связь между ним и средними размерами тела при созревании генерации не обнаружена ($r = -0.48$, $p = 0.073$), хотя тенденция есть.

Численность в возрасте 4 года является результатом не только созревания части генерации к четвертой зимовке, т.е. неодновременного созревания одной возрастной группы, что хорошо установлено для остромордой (*Rana arvalis*) (Ищенко, 1991) и травяной (*Rana tempo-*

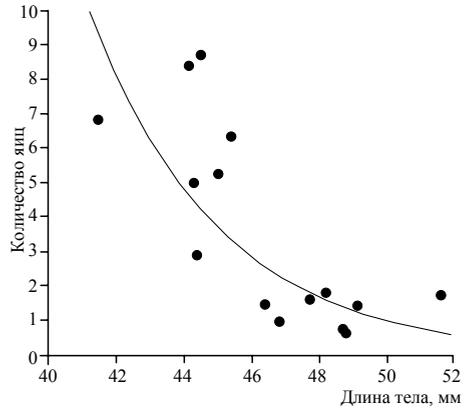


Рис. 2. Зависимость репродуктивного успеха генерации для популяции в целом (количество яиц, отложенных генерацией в пересчете на 1 самку на стадии яйца) от размеров тела при созревании (при первом размножении): $r = -0.761$, $R^2 = 57.92$, $p = 0.0011$

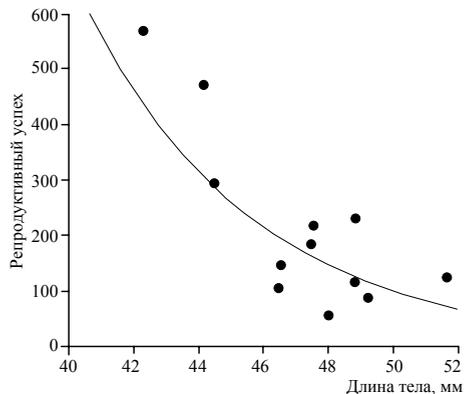


Рис. 3. Зависимость репродуктивного успеха генерации для популяции *Rana arvalis* в целом (число отложенных яиц в пересчете на одну самку на стадии завершения метаморфоза) и размерах генерации при созревании: $r = -0.796$, $R^2 = 63.36$, $p = 0.002$

raria) (Ляпков и др., 2002) лягушек, но и смертности части особей после первого размножения (после третьей зимовки). Обе эти величины невозможно определить без массового индивидуального мечения животных, требующего больших временных и финансовых затрат. Используемый нами подход позволяет решить задачу только одним исследователем при условии, что популяция и оккупируемая ей территория предварительно хорошо изучены. В то же время подобные исследования могут быть сравнительно легко осуществимы на некрупных популяциях, с использованием вместо индивидуального мечения цифровых фотокамер и дальнейшего распознавания особей по фотографиям.

Гораздо более важным представляется другое, а именно изучение популяции целиком, а не отдельных её частей. По современным представлениям, наиболее корректны долговременные исследования на уровне метапопуляций, хотя по сути принятое в русскоязычной литературе понимание термина «популяция» (Шварц, 1960; Шварц и др., 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987) практически идентично термину «метапопуляция», используемому в англоязычной литературе. Более того, в одной из работ, посвященных теории метапопуляций, автор (Hanski, 1999) мягко критикует классиков экологии Андреварта и Берч за то, что они в своей монографии (Andrewartha, Birch, 1954) упустили из виду пространственную структурированность популяции, тем самым подчеркивая идентичность пространственно структурированной популяции и метапопуляции. Однако главная проблема состоит в том, что при созревании при более мелких размерах тела продолжительность жизни увеличивается, или, по крайней мере, имеется тенденция к ее увеличению (Ищенко, 1999; Ishchenko, 1997).

Механизм этого феномена неясен. В то же время репродуктивное усилие может не зависеть от возраста и размеров тела. Определение истинного репродуктивного усилия как доли энергии, затраченной на репродукцию (созревание половых продуктов при отсутствии заботы о потомстве у лягушек) по отношению к потребленной энергии между двумя репродуктивными периодами, достаточно затруднено. Используемые объёмные критерии оценки репродуктивного усилия (Ляпков, 2005; Ляпков и др., 2006) не учитывают содержания воды в кладках, и наиболее корректной и легко определяемой оценкой репродуктивного усилия является отношение сухой массы зрелых половых продуктов к сухой массе каркаса или к общей сухой массе организма. Исследования, проведенные на остромордой лягушке (Ishchenko, 2003) и на зеленой жабе (Castellano et al., 2004), показали, что эта величина не зависит от возраста или размеров тела и в среднем остается постоянной. Можно предположить, что величина репродуктивного усилия фиксирована сравнительно жестко, и, если по каким-либо причинам происходит созревание при относительно небольших размерах тела, то организм сохраняет способность к дальнейшему росту, реализуемую в более длительный промежуток времени. Реальные механизмы, обеспечивающие такого рода феномены у амфибий, неизвестны. Одной из причин, определяющих изменчивость размеров тела взрослых особей, является изменчивость размеров тела при метаморфозе, формируемая на основе вариабельности скорости роста и развития личинок, и у хвостатых амфибий она определяет размеры взрослых особей на 90% (Camp et al., 2000). Поэтому при анализе приспособленности популяций наиболее перспективны долговременные ис-

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

следования пространственно структурированных популяций (метапопуляций) с одновременным анализом характеристик жизненного цикла и демографии популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты необходимо учитывать не только при проведении популяционных исследований амфибий *sensu stricto*, но и при исследованиях влияния антропогенных факторов, прежде всего урбанизации, на популяции амфибий. Можно считать очевидным, что сопоставление каких-либо из нескольких частей большой структурированной популяции, используемой в качестве контроля, со сравнительно небольшой популяцией, подверженной антропогенному воздействию, могут привести к совершенно противоположным заключениям. Это существенно затрудняет использование демографических характеристик для оценки антропогенного воздействия. Кроме того, различия между крупными природными популяциями и сравнительно небольшими, характерными, например, для урбанизированных территорий, могут проявляться не в результате антропогенных нагрузок, а вследствие специфичности демографических и генетических процессов в малых популяциях. Решение этого вопроса требует пристального внимания.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург): А.В. Леденцову, благодаря которому было освоено определение возраста амфибий на основе скелетохронологии и определявшему возраст в период 1980 – 1985 гг., С.И. Гребенниковой, взявшей на себя труд по изготовлению многочисленных препаратов срезов фаланг пальцев, а также Е.Л. Щупак, чьё критическое отношение к автору в значительной мере стимулировало интенсивность исследований и поиск новых решений в области популяционной экологии амфибий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №05-04-48939).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иценко В.Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и её возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: Изд-во Урал. науч. центра АН СССР, 1982. С. 23 – 49.

Иценко В.Г. Пространственная структура как фактор стабилизации продуктивности популяций амфибий // Экология. 1983. № 2. С. 76 – 78.

Иценко В.Г. Экологические механизмы, обеспечивающие стабильность популяций амфибий // Экология. 1989. № 2. С. 12 – 19.

Иценко В.Г. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 114 – 128.

Иценко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 64 с.

Иценко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: Изд-во Урал. науч. центра АН СССР, 1987. С. 40 – 51.

Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 6. С. 719 – 733.

Ляпков С.М. Долговременное стационарное изучение демографических характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Тр. Звенигородской биол. станции. М.: Логос, 2005. Т. 4. С. 170 – 187.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за репродуктивными и демографическими характеристиками одной популяции // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 9. С. 1128 – 1142.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. С. 278.

Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных: Доклад на философском семинаре по вопросам биологии. Свердловск: УФ АН СССР, 1960. 51 с.

Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Сосин В.Ф. Функциональное единство популяции // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33, № 1. С. 3 – 14.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Andrewartha H.G., Birch L.C. The distribution and abundance of animals. Chicago: University of Chicago Press, 1954. 782 p.

Arnold S.J., Wade M.J. On the measurement of natural and sexual selection: theory // Evolution. 1984. Vol. 38. P. 709 – 719.

Augert D., Joly P. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian J. of Zoology. 1993. Vol. 71. P. 26 – 33.

Barrowclough G.F., Rockwell R.F. Variance of lifetime reproductive success: estimation based on demographic data // Amer. Nat. 1993. Vol. 141, № 2. P. 281 – 295.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.L. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Oxford: Blackwell Sci. Publications, 1986. 916 p.

Berven K.A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. 1990. Vol. 71. P. 1599 – 1608.

Camp C.D., Marshall J.L., Austin R.M. Jr. The evolution of adult body size in black-bellied salamanders (*Desmognathus quadramaculatus* complex) // Canad. J. of Zool. 2000. Vol. 78, № 10. P. 1712 – 1722.

Castellano S., Cocco M., Giacoma C. Reproductive Investment of Female Green Toads (*Bufo viridis*) // Copeia. 2004. № 3. P. 659 – 664.

Chapman R.N. Animal Ecology, with Special Reference to Insects. N.Y.; L.: McGraw-Hill Book Co, 1931. 464 p.

Clutton-Brock T.H. Reproductive success. Chicago: Univ. Chicago Press, 1988. 437 p.

Edenhamn P. Metapopulation dynamics in an amphibian perspective // Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Basel, 1993. P. 65 – 70.

Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.

Hanski I. Metapopulation Ecology. N.Y.: Oxford University Press, 1999. 319 p.

Ishchenko V.G. Population biology of amphibians // Soviet Sci. Reviews, F. Physiol.-Gen. Biol. L.: Harwood AP GmbH, 1989. P. 119 – 151.

Ishchenko V.G. Maturity and Reproductive Success of different Generations in the Population of *Rana arvalis* Nilss. in the Middle Urals // Herpetology'97: Abstracts of the Third World Congress of Herpetology. Prague, 1997. P. 103.

Ishchenko V.G. The measurement of reproductive effort in amphibians // Rus. J. of Herpetology. 2003. Vol. 10, №3. P. 207 – 212.

Levins R. Extinction // Some mathematical questions in biology; lectures on mathematics in the life sciences // Some Mathematical Problems in Biology / Ed. M. Gerstenhaber. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, 1970. Vol. 2. P. 77 – 107.

McNamara John M., Houston A.I. State-dependent life histories // Nature. 1996. Vol. 380, № 6571. P. 215 – 221.

ЖИЗНЕННЫЙ РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Pechmann J.H.K., Scott D.E., Semlitsch R.E., Caldwell J.P., Vitt L.J., Gibbons J.W. Declining amphibian populations: the problem of separating human Impacts from natural fluctuations // *Science*. 1991. Vol. 253. P. 892 – 895.

Pechmann J.H.K., Wilbur H.M. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts // *Herpetologica*. 1994. Vol. 50, № 1. P. 65 – 84.

Pianka E.R. On r and K selection // *American Naturalist*. 1970. Vol. 194. P. 592 – 597.

Reznick D., Bryant M.J., Bashey F. r- and k-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // *Ecology*. 2002. Vol. 83, № 6. P. 1509 – 1520.

Ryser J. Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) auf der Schweiz // *Zool. Anz*. 1986. Bd. 217, № 3/4. S. 234 – 251.

Scott D.E. The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum* // *Ecology*. 1994. Vol. 75, № 5. P. 1383 – 1396.

Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // *Ecology*. 1988. Vol. 69, № 1. P. 184 – 192.

Sjorgen-Gulve Per, Ray Chris. Using Logistic regression to Model Metapopulation Dynamics: Large-Scale Forestry Expires the Pool Frog // *Metapopulations and Wildlife Conservation*. Washington: Island Press, 1996. P. 111 – 137.

Smith D.C. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. 1987. Vol. 68, № 2. P. 344 – 350.

Stearns S.C. The evolution of Life histories. Oxford: Oxford University Press, 1992. 249 p.

LIFE-TIME REPRODUCTIVE SUCCESS AND STRUCTURE OF POPULATION OF MOOR FROG, *RANA ARVALIS* NILSS., 1842: THE NON-TRADITIONAL DECISION OF GENERAL PROBLEM

V.G. Ishchenko

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of Russian Academy of Sciences
8 March Str., 202, Yekaterinburg, 620144, Russia
E-mail: zoovginnv@pm.convex.ru*

During 1977 – 1996, long-term studies of numbers, age structure determined on skeletochronology and spatial structure in mating period of population of moor frog, *Rana arvalis* Nilss., 1842, were carried out. The fecundity and size of spawning frogs were measured annually. As a result, size and age of first reproduction and rate of maturing of different generations were determined for 14 generations. The middle life-time reproductive success (LRS) of each generation was recorded as ratio between the total number of all eggs laid by each generation (since first reproduction till its extinction) and one half of numbers of this generation at stage of egg (LRS-1) or froglet at metamorphosis (LRS-2). Significant negative correlations between LRS -1 ($r = -0.761$) and LRS-2 ($r = -0.796$) and average body length of generation at maturity (at first reproduction) were estimated. The similar correlations (LRS-1) for separate «local populations» can vary from -0.517 to +0.631 owing to various migrations of adults over the territory. Therefore, it is necessary to contend that a correct average LRS for population as a whole can be determined only after taking into account the spatial structure of population including the distribution of spawning frogs over the territory and correct information on size and boundaries of population.

Key words: amphibians, moor frog, population, age structure, spatial structure, rate of maturing, size at maturing, life-time reproductive success.