

**ФОРМИРОВАНИЕ НОВЫХ  
ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА  
ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ  
(*Rana ridibunda*)  
В УСЛОВИЯХ ПОДОГРЕВАЕМОГО ВОДОЕМА**

© 2011 г. А. С. Фоминых<sup>1</sup>, С. М. Ляпков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Российский научно-исследовательский институт комплексного использования  
и охраны водных ресурсов  
620049 Екатеринбург, ул. Мира, 23  
e-mail: fominyh82@mail.ru*

<sup>2</sup>*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра биологической эволюции  
119992 Москва, Ленинские горы  
e-mail: lyapkov@mail.ru*

Поступила в редакцию 06. 12. 2010 г.

С помощью группового мечения завершивших метаморфоз особей и повторных отловов изучали многолетнюю динамику генераций популяции озерной лягушки, населяющей небольшой подогреваемый водоем-отстойник Нижнетагильского металлургического комбината. В зависимости от сроков завершения метаморфоза выделяли три группы особей: ранних (группа I), средних (группа II) и поздних, которые зимуют на личиночных стадиях и проходят метаморфоз в мае следующего после рождения года (группа III). Особи группы I по завершении метаморфоза были достоверно крупнее особей группы II, а особи обеих этих групп были достоверно мельче особей группы III. Неполовозрелые особи группы I после первой зимовки были достоверно крупнее особей группы II, а также завершивших метаморфоз (после первой зимовки) особей группы III, однако скорость роста последних была достоверно выше, чем у групп I и II, причем эти различия наблюдались как у неполовозрелых, так и у половозрелых особей. Выживаемость за период от завершения метаморфоза до окончания первой зимовки была достоверно выше у особей группы I и не различалась между группами II и III. Среди половозрелых особей максимальную выживаемость наблюдали у особей группы III, минимальную – у группы II, и эти различия воспроизводились в каждом из возрастов, вплоть до четвертой зимовки. Однако в возрасте 4 и 5 зимовок максимальную выживаемость наблюдали у группы II, что можно рассматривать как компенсацию сравнительно низкой выживаемости этой группы в более младших возрастах. Все описанные в литературе случаи зимовки головастиков этого вида (за исключением зимовок в других термальных водоемах) представляют собой редкое отклонение от нормального пути развития. Поэтому выявленное формирование в каждой из генераций многочисленной группы зимующих головастиков – новая адаптация, смысл которой состоит в снижении конкуренции между группами головастиков при практически круглогодичном использовании ими ресурсов термального водоема, отличающегося высокой продуктивностью. Преимущество в размерах и темпах роста не только личинок, но и завершивших метаморфоз неполовозрелых и половозрелых особей группы III указывает на то, что и после прохождения метаморфоза стратегия этой группы остается во многом более выигрышной. Причина этого – необычно крупные размеры по завершении метаморфоза, обеспечивающие также более высокую постметаморфозную выживаемость и более высокую плодовитость самок.

Многолетнее стационарное исследование одной популяции остромордой лягушки (Ляпков и др., 2001а, б, 2006, 2007; Lyapkov, 2008) позволило выявить зависимость характеристик постметаморфозных стадий жизненного цикла от размеров и сроков выхода завершивших метаморфоз особей. На темпы роста неполовозрелых и половозрелых особей сильное влияние оказывают как размеры, так и сроки завершения метаморфоза, определяемые темпами личиночного роста и развития. Вместе с тем на другую компоненту приспособленности – постметаморфозную выживаемость – размеры по завершении метаморфоза оказывают более сильное влияние, чем сроки выхода. Относительная численность особей, впервые размножающихся уже в 3-летнем возрасте, также сильнее зависит от размеров по окончании метаморфоза, чем от сроков выхода, у особей генераций, численность которых при выходе на сушу сравнительно высока, и, наоборот, сильнее зависит от сроков выхода у генераций со сравнительно низкой численностью покидающих водоем сеголеток (Ляпков и др., 2007). Влияние размеров по завершении метаморфоза и сроков выхода на выживаемость неполовозрелых и взрослых особей, темпы их роста и полового созревания, а также на репродуктивные характеристики было показано и для других видов бурых лягушек (Berven, 1988, 1990; Berven, Gill, 1983; Ляпков и др., 2009) и некоторых других бесхвостых амфибий умеренной зоны (Smith, 1987; Esteban et al., 1999; Morey, Reznick, 2001; Altwegg, Reyer, 2003).

Таким образом, у бурых лягушек сроки завершения метаморфоза в популяциях центральной и северной части их ареалов находятся под жестким контролем отбора, поскольку климатические условия делают невозможным перезимовку головастиков в водоемах, а особи, завершившие метаморфоз в самом конце теплого сезона, не успевают подготовиться к зимовке. Существуют и другие свидетельства в пользу такого контроля. Так, при сравнении географически удаленных популяций остромордой лягушки было также показано, что темпы предметаморфозного роста и развития имеют наследственную компоненту, и в одинако-

“Для амфибий, особенно для *Rana ridibunda*, термальные водоемы представляют собой своего рода лабораторию... Населяющие их популяции амфибий демонстрируют целый ряд особенностей, которые отличают их от всех других популяций нетермальных местообитаний данного региона” (Covaciu-Marcov et al., 2003).

вых лабораторных условиях личинки из северных популяций отличались сравнительно быстрыми темпами роста и развития. Сходные результаты были получены и для травяной лягушки (Ляпков и др., 2009). Другими словами, формирование изменчивости темпов предметаморфозного роста и развития, направленной против градиента условий среды, у каждого из двух видов обусловлено действием отбора, максимизирующего значения этих характеристик.

Существование наследственной компоненты межпопуляционных различий темпов пред- и постметаморфозного роста и развития было показано ранее при сравнении равнинной и горной популяций *Rana sylvatica* умеренной зоны (Berven, 1982a, b). Показав наследственную основу этих различий, Бerven поставил вопрос о причинах, препятствующих более широкому (чем наблюдаемое в природе) распространению “более приспособленного генотипа”, характеризующегося высокими темпами роста и развития. Из двух предложенных автором объяснений первое заключается в утрате преимуществ более быстрого личиночного развития в условиях более длительного сезона активности в равнинной популяции, второе – во влиянии материнского эффекта, обусловленного более крупными размерами яиц самок горной популяции (Berven, 1982b). Однако оба объяснения нельзя признать универсальными прежде всего потому, что названные выше результаты более поздних исследований показали сходный характер взаимосвязи обсуждаемых характеристик с компонентами приспособленности взрослых особей и, следовательно, принципиальную возможность их контроля у амфибий посредством отбора. Вместе с тем наши исследования межпопуляционных различий темпов не только предметаморфозного, но и постметаморфозного роста и развития (Ляпков и др., 2009) позволили выявить наследственную обусловленность сравнительно низкой скорости постметаморфозного роста до ухода в первую зимовку у особей северных популяций, характеризующихся высокими темпами предметаморфозного развития. Это означает, что по крайней мере в самом начале жизни

на суше отбор не благоприятствует сравнительно быстро растущим особям северных популяций, т.е. может быть не направлен на максимизацию темпов роста, а следовательно, единственного “более приспособленного генотипа” просто не существует. Однако эти результаты нельзя использовать для объяснения того, почему в более южных популяциях далеко не всегда происходит максимизация только лишь предметаморфозных темпов роста и развития. Ответ на этот вопрос мы попытаемся получить в данном исследовании характеристик жизненного цикла необычной популяции озерной лягушки.

Развитие индустриального рыбоводства, базирующегося на тепловых водах энергообъектов, за последние 40 лет способствовало формированию локальных интродуцированных (в результате внесения головастиков вместе с мальками рыб) популяций озерной лягушки *Rana (Pelophylax) ridibunda* в Свердловской области (Вершинин, 1990; Иванова, 1995, 2002). Появление озерной лягушки в Верхнетагильских водохранилищах-охладителях вызвано случайной интродукцией при зарыблении водохранилищ в 1969 г. белым амуром и толстолобиком (Э.Л. Зубарева, личное сообщение). Изучение данной популяции было начато Л.Я. Топорковой (Топоркова и др., 1979) в 1975 г. К этому моменту популяция занимала уже значительную площадь, распространившись на несколько километров от места первоначального выпуска головастиков. На сегодняшний день лягушки расселились по р. Тагил, достигнув г. Нижний Тагил и проникли в верховья р. Нейвы (пос. Нейво-Рудянка, г. Верх-Нейвинск). В конце 70-х – в начале 80-х гг. XX в. озерные лягушки встречаются в Рефтинском водохранилище-охладителе также вследствие интродукции, связанной с зарыблением водоема (Иванова, 1995). В последующие годы в Свердловской области наблюдали случаи реинтродукции лягушек в водоемы-охладители Белоярской АЭС и Серовской ГРЭС.

Первые находки озерной лягушки на территории г. Нижний Тагил, по свидетельству местных жителей, относятся к 1978 г. По всей видимости, появление вида в городе связано с естественным расселением верхнетагильской популяции по р. Тагил. Первое научное сообщение о нахождении вида на территории города связано с экспертным обследованием Нижнего Тагила в 1988 г. Тогда была отмечена только одна локальная популяция озерной лягушки в пределах городской агломерации. В 1999 г. этот вид был обнаружен уже на 14 участках, причем на 10 из них отмечено размножение. В настоящее время этот вид

является фоновым на всей территории города. Для размножения озерная лягушка использует в городе разнообразные водоемы. Однако нерест наблюдается чаще в искусственных водоемах-отстойниках технического назначения с высоким химическим и температурным загрязнением (Фоминых, 2007а).

Приспособления озерной лягушки к обитанию в искусственных водоемах, подверженных высокому антропогенному влиянию, определяются высокой толерантностью и экологической пластичностью данного вида. Ранее (Фоминых, 2006, 2007а) было показано, что в популяциях озерной лягушки в условиях техногенного воздействия вырабатываются специфические особенности, позволяющие животным существовать в этих условиях среды. В первую очередь это касается изменений в продолжительности периода активности в водоемах с более высокими, чем в природе, температурами. К таким особенностям популяции относятся также необычная сезонность динамики численности (в связи с завершением метаморфоза частью особей к началу зимнего периода и после зимовки), преобладание в популяции молодых особей и смещение соотношения полов в сторону самок. Выявленное численное преобладание самок свойственно и другим популяциям антропогенных местообитаний (Пескова, 2002; Замалетдинов, 2003; Файзулин, 2008; Вершинин, 1997), хотя причины этого явления исследованы недостаточно полно.

Приобретение способности к более длительному личиночному развитию и перезимовке головастиков является, вероятно, наиболее адекватной реакцией на экстремальные условия техногенной среды (тепловое загрязнение нерестовых водоемов). Такое изменение стратегии жизненного цикла успешно реализуется в условиях химического и теплового загрязнения, что повышает шансы на выживаемость популяций озерной лягушки, например, по сравнению с автохтонными видами бурых лягушек. Так, известно, что остромордая лягушка – широко распространенный в Свердловской обл. и массовый вид – не размножается в отстойниках Нижнетагильского металлургического комбината, а в Рефтинском водохранилище размножается только в заводах, находящихся вне территории, подверженной термальному загрязнению (Фоминых, неопубл. данные).

В результате предварительного исследования нами были выделены три внутривидовые группировки завершивших метаморфоз особей, различающихся сроками размножения и соответственно завершения метаморфоза, т.е. “ранние”,

“средние” и “поздние”. Большая часть “поздних” зимует головастиками и проходит метаморфоз весной следующего года (подробнее см. раздел “Материал и методика”). В связи с уникальными особенностями изучаемой популяции озерной лягушки целью нашей работы было получение данных по росту и выживаемости этих трех групп на каждой из последовательных стадий жизненного цикла. Конкретными задачами были:

1) исследование изменчивости длины тела и темпов роста особей трех выделенных групп (потомков лягушек с различными сроками рождения) по окончании метаморфоза, до достижения половой зрелости и по мере дальнейшего роста;

2) исследование половых различий по размерам и темпам роста в пределах каждой из этих трех групп;

3) выявление межгрупповых и половых различий в выживаемости;

4) выявление межгрупповых различий по плодовитости;

5) выявление факторов, способствующих устойчивому воспроизведению в ряду генераций особенностей каждой из трех групп и позволяющих популяции формировать новую стабильную стратегию жизненного цикла.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в г. Нижний Тагил, на небольшом искусственном водоеме-отстойнике Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК), созданном в 70-х гг. XX в. с целью охлаждения и осаждения отходов, сбрасываемых сточными водами НТМК. Сброс сточных вод НТМК осуществляется в “голову” этого водоема, расположенного в русле р. Малая Кушва. Оценка фактического состояния этого водоема-осветлителя по индексу загрязнения воды (ИЗВ=18.8) показала, что он характеризуется как “чрезвычайно грязный”. Помимо гидрохимического загрязнения водоем испытывает высокую температурную трансформацию воды. Разность температур воды по сравнению с естественными терморегимами составляет в среднем 12 °С, в период ледостава достигает 13–15 °С, летом – 9–11 °С. Таким образом, после установления стабильных отрицательных температур воздуха температура воды не опускается ниже +14 °С, а летом – не ниже +29 °С.

С 2003 по 2008 г. завершивших метаморфоз сеголеток отлавливали при помощи заборчиков из полиэтиленовой пленки, расположенных возле уреза воды, и с помощью сачка. В зависимости от

сроков размножения и завершения метаморфоза выделяли три внутривидовые группировки. Сеголеток делили на ранних (проходивших метаморфоз в период с 15.07 по 05.08 со средней длительностью личиночного развития 110 сут – группа I), средних (соответственно 20.08–15.09 и 130 сут – группа II) и поздних, большая часть которых зимует на личиночных стадиях и проходит метаморфоз в период с 15.05 по 05.06 следующего после размножения года (соответственно более 250 сут – группа III).

У завершивших метаморфоз особей маркировали год рождения и принадлежность к внутривидовой группировке, отрезая по два пальца в определенных сочетаниях. С помощью такой групповой метки в дальнейшем определяли возраст и принадлежность к группе каждой повторно отловленной особи. За все годы исследования было помечено 967 завершивших метаморфоз особей группы I, 1928 особей группы II и 330 особей группы III (распределение числа меченых и повторно отловленных особей каждой из трех групп по годам приведено в табл. 1).

С 2004 по 2009 г., во время пика размножения в июне, проводили повторные массовые отловы взрослых лягушек для выявления среди них меченых особей. Кроме того, повторные отловы особей группы III проводили в конце лета, поскольку часть самцов этой группы достигала половой зрелости в том же году, когда они заканчивали метаморфоз. Отловы взрослых лягушек осуществляли сачком и сетью. У каждой отловленной особи измеряли длину тела. Плодовитость определяли в апреле 2010 г., до начала размножения, путем вскрытия самок и полного подсчета зрелых яиц в яичниках, полости тела и яйцеводах. Плодовитость была определена у 45 самок группы I, 55 самок группы II и 27 самок группы III.

Среднюю скорость роста оценивали как отношение длины тела данной особи к ее возрасту, т.е. к среднему времени (в сутках), прошедшему от рождения (т.е. времени массового икрометания) до отлова особей данной группы. Выживаемость этой группы оценивали как число повторно отловленных особей к численности завершивших метаморфоз особей данной группы. При этом мы исходили из предположения о равной численности полов среди этих особей (обзор см. Matsuba et al., 2008) и о сходных сроках завершения метаморфоза самцами и самками (Vorburger, 2001).

Различия между тремя группами в пределах одного пола у особей, завершивших метаморфоз, а также у неполовозрелых и половозрелых особей оценивали с помощью двухфакторного дисперсион-

ного анализа (факторы “группа” и “год рождения”, оба с фиксированными градациями) и последующих множественных сравнений. Различия между полами оценивали с помощью трехфакторного дисперсионного анализа (факторы “пол”, “группа” и “год рождения”, все – с фиксированными градациями) и последующих множественных сравнений. Попарное сравнение выживаемости групп проводили с помощью *t*-критерия для сравнения долей. Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### I. Межгрупповые различия по длине тела по завершении метаморфоза и темпам предметаморфозного роста

**Различия по длине тела.** Особи группы I по завершении метаморфоза достоверно крупнее особей группы II (табл. 1). Особи обеих этих групп намного (и достоверно) мельче особей группы III. Кроме принадлежности к данной группе на длину тела по окончании метаморфоза достоверное влияние оказывает фактор “год рождения”, т.е. межгодовые различия, причем влияние этого фактора почти такое же сильное, как различия между группами (табл. 2). Отличие особей групп I и II от группы III может быть обусловлено как более высокой скоростью роста особей группы III, так и существенно более длительным их пребыванием в водоеме до метаморфоза, который, как уже отмечалось, проходит у них после первой зимовки. Такие сильные различия в сроках метаморфоза указывают на необходимость анализа межгрупповых различий по скорости роста.

**Различия по скорости роста.** Как и следовало ожидать, исходя из времени предметаморфозного развития, максимальное значение средней скорости роста до завершения метаморфоза наблюдалось у особей группы I, а группа III по скорости роста занимала второе место, уступая группе I, но обгоняя группу II (табл. 2, все отмеченные межгрупповые различия достоверны). Это означает, что условия роста головастиков группы III в течение поздней осени, зимы и весны лучше, чем у особей группы II, завершающих метаморфоз в конце лета – начале осени.

Кроме различий между группами, на скорость роста достоверное влияние также оказывает фактор “год рождения” (табл. 2). Влияние этого фактора на скорость роста несколько сильнее, чем на длину тела, что указывает на более сильную чувствительность скорости роста к межгодовым различиям. Особенно сильные межгодовые раз-

личия по скорости роста наблюдались у групп I и II, т.е. при условии сравнительно короткого предметаморфозного периода, связанного с метаморфозом в том же сезоне, без зимовки. Эти различия между двумя группами позволяют предположить, что условия личиночного развития в пределах данного сезона активности могут сильно изменяться, что и отражается на изменчивости скорости роста головастиков групп I и II.

### II. Межгрупповые различия по длине тела и темпам роста у неполовозрелых особей

**Различия по длине тела.** Неполовозрелые особи группы I после первой зимовки достоверно крупнее особей группы II, а также завершивших метаморфоз (после первой зимовки) особей группы III (табл. 1). В отличие от влияния принадлежности к данной группе на длину тела неполовозрелых особей фактор “год рождения” (т.е. межгодовые различия) достоверного влияния не оказывает (табл. 2). Это означает, что уже после первой зимовки различия по длине тела между этими группами воспроизводятся устойчиво, независимо от межгодовых различий в условиях их роста. Следует отметить, что особей группы III, только что завершивших метаморфоз после первой зимовки, можно лишь формально сравнивать с неполовозрелыми особями двух других групп, поскольку особи группы III были отловлены в среднем раньше (в конце мая – начале июня). Следовательно, для межгрупповых сравнений на этой стадии жизненного цикла также необходимо использовать скорость роста.

**Различия по скорости роста.** Темпы роста особей группы I были достоверно выше, чем у группы II. Если с этими двумя группами сравнить особей группы III по окончании метаморфоза, то их скорость роста оказывается достоверно выше, чем у групп I и II. Это означает, что рост на личиночных стадиях с задержкой метаморфоза – более выигрышная стратегия, чем сравнительно ранний метаморфоз перед зимовкой. Возможной причиной такого преимущества может быть лучшая кормовая база личинок в сравнении с таковой завершивших метаморфоз особей. Как и в случае сравнения длины тела, межгодовые различия в отличие от межгрупповых достоверного влияния не оказывали, хотя взаимодействие этих двух факторов было достоверным (табл. 2). Это взаимодействие указывает на неодинаковую чувствительность скорости роста к межгодовым различиям у особей трех групп, скорее всего – по причине различий в условиях роста и развития личинок группы III, с одной стороны, и завершивших метаморфоз особей групп I и II – с другой.

Таблица 1. Средняя длина тела (L, мм) и скорость роста (GR, мм/сут) особей озерной лягушки трех групп (I–III) (объединенные данные за все годы)

Возраст мечения и повторных отловов	Показатель	I		II		III	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂
		м. или н.п.					
Метаморфоз	n	967		1928			
	L	23.1		20.3			
	GR	0.212		0.154			
1 зимовка	n	624	19*	1099		330	86*
	L	48.9	48.9	39.6		44.4	51.5
	GR	0.112	0.113	0.097		0.177	0.156
2 зимовки	n	232	177	596		169*	82
	L	57.3	56.7	48.3		48.9	57.3
	GR	0.072	0.072	0.063		0.063	0.091
3 зимовки	n	116	53		206	130	27
	L	61.4	59.7		57.5	56.6	60.5
	GR	0.054	0.052		0.050	0.050	0.061
4 зимовки	n	39	10		98	41	13
	L	66.4	64.1		63.1	62.3	67.2
	GR	0.044	0.043		0.042	0.041	0.049
5 зимовок	n	9			28	7	
	L	69.2			69.5	67.7	
	GR	0.037			0.037	0.036	
Все половозрелые	n	396	259		335	347	186
	L	59.7	57.1		60.3	53.8	55.2
	GR	0.063	0.070		0.047	0.055	0.116

Примечание. м. или н.п. – особи по окончании метаморфоза или неполовозрелые (в возрасте после одной или двух зимовок). Для группы III в столбце “м. или н.п.” приведены размеры всех особей в начале – середине мая, в столбце “♂” приведены размеры самцов, размножавшихся во второй половине лета; n – объем выборки. Жирным шрифтом выделены средние значения, достоверно различающиеся между полами.

\* Число половозрелых самцов в их первый год созревания.

**III. Межгрупповые и половые различия по длине тела и темпам роста у половозрелых особей**

**Межгрупповые различия по длине тела.** Самки группы III после второй зимовки достоверно крупнее самок группы I (самки группы II достигают половой зрелости на год позднее – табл. 1). Среди самцов особи группы II после второй зимовки достоверно мельче особей двух других групп, а группы I и III достоверно не различались между собой. У каждого из полов межгодовые различия, а также взаимодействие факторов “год рождения” и “группа” достоверного влияния на длину тела в этом возрасте не оказывали (табл. 2).

У обоих полов после третьей зимовки устанавливалось сходное с наблюдаемым годом раньше соотношение размеров: особи группы II были достоверно мельче особей двух других групп, а особи групп I и III не различались между собой. Межгодовые различия, а также взаимодействие двух факторов достоверного влияния на длину тела в этом возрасте также не оказывали (табл. 2). После четвертой зимовки выявленные ранее соотношения размеров между особями трех групп также сохранялись. Таким образом, различия по длине тела между тремя группами воспроизводятся устойчиво в каждом из возрастов, а также независимо от межгодовых различий в условиях их роста.

**Межгрупповые различия по скорости роста.** У обоих полов (в каждом из возрастов) темпы роста особей группы III были достоверно выше, чем у особей двух других групп, а у группы I – достоверно выше, чем у группы II, причем различия между группами I и II были выражены не столь сильно (табл. 1 и 2). Межгодовые различия, а также взаимодействие двух факторов достоверного влияния на темпы роста обычно не оказывали. Таким образом, в отличие от длины тела различия по темпам роста были выявлены между всеми тремя

**Таблица 2.** Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (уровень значимости) характеристик неполовозрелых и половозрелых особей

Признак	Фактор		
	год рождения (1)	группа (2)	1 × 2
L <sub>m</sub>	0.000	0.000	0.000
GR <sub>m</sub>	0.000	0.000	0.000
L <sub>sad</sub>	0.315	0.000	0.221
GR <sub>sad</sub>	0.155	0.000	0.000
L <sub>2♀</sub>	0.809	0.001	0.563
L <sub>3♀</sub>	0.846	0.000	0.325
L <sub>4♀</sub>	0.544	0.000	0.966
GR <sub>2♀</sub>	0.001	0.000	0.065
GR <sub>3♀</sub>	0.589	0.000	0.009
GR <sub>4♀</sub>	0.878	0.000	0.356
L <sub>2♂</sub>	0.246	0.000	0.317
L <sub>3♂</sub>	0.774	0.000	0.780
L <sub>4♂</sub>	0.740	0.000	0.757
GR <sub>2♂</sub>	0.601	0.000	0.000
GR <sub>3♂</sub>	0.695	0.000	0.127
GR <sub>4♂</sub>	0.216	0.123	0.223

**Примечание.** L<sub>m</sub> – длина тела завершивших метаморфоз особей; GR<sub>m</sub> – скорость роста завершивших метаморфоз особей; L<sub>sad</sub> – длина тела неполовозрелых особей; GR<sub>sad</sub> – скорость роста неполовозрелых особей. Число в нижнем индексе обозначает возраст (число зимовок) особей.

группами, причем эти различия воспроизводятся устойчиво в каждом из возрастов и независимо от межгодовых различий в условиях их роста.

**Половые различия по длине тела и скорости роста.** Половые различия в размерах наблюдались уже после второй зимовки в группах I и III, а во всех более старших возрастах – в каждой из трех групп (табл. 1 и 3). Во всех этих случаях самки

**Таблица 3.** Результаты трехфакторного дисперсионного анализа (уровень значимости) характеристик половозрелых особей

Признак	Фактор						
	год рождения (1)	группа (2)	пол (3)	1 × 2	1 × 3	2 × 3	1 × 2 × 3
L <sub>2</sub>	0.762	0.002	0.001	0.770	0.598	0.348	0.194
L <sub>3</sub>	0.672	0.000	0.000	0.552	0.957	0.509	0.692
L <sub>4</sub>	0.974	0.001	0.011	0.795	0.529	0.335	0.766
GR <sub>2</sub>	0.003	0.000	0.000	0.126	0.513	0.175	0.143
GR <sub>3</sub>	0.457	0.000	0.000	0.003	0.944	0.501	0.679
GR <sub>4</sub>	0.083	0.000	0.011	0.043	0.552	0.338	0.792

**Примечание.** Обозначения признаков – как в табл. 2.

**Таблица 4.** Плодовитость (количество зрелых яиц, среднее значение) самок озерной лягушки трех групп

Возраст	Группа		
	I	II	III
2	860.4		856.0
3	<b>1265.2</b>	<b>880.9</b>	<b>1336.5</b>
4	<b>1839.1</b>	<b>1453.7</b>	<b>2018.7</b>
5	2166.0	2148.5	
6		1975.0	
Все вместе	1319.6	1237.0	1198.7

**Примечание.** При сравнении групп в пределах одного возраста: выделение цветом – различия недостоверны, жирным шрифтом – достоверны.

**Таблица 5.** Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния возраста и группы на плодовитость

Фактор	d.f.	MS	F	<i>p</i>
Группа (1)	2	1838796	30.3	0.000
Возраст (2)	1	5143703	84.8	0.000
1 × 2	2	12602	0.2	0.813
Ошибка	86	60628		

**Примечание.** d.f. – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – F-критерий, *p* – уровень значимости. Градации факторов: возраст – 3 и 4, группа – I, II и III.

были достоверно крупнее самцов. Выявленным размерным половым различиям соответствуют различия в темпах роста: в пределах каждой из групп самки росли быстрее самцов в возрасте после двух и трех зимовок (табл. 1 и 3). Половые различия в темпах роста особей более старших возрастов были недостоверными, вследствие чего достигнутые ранее размерные половые различия сохранялись.

#### IV. Межгрупповые различия по плодовитости

Средние значения плодовитости самок групп I и III после второй зимовки достоверно не различались (табл. 4 и 5), причем плодовитость этих возрастов была минимальной в сравнении с более старшими возрастными. Плодовитость самок группы II после третьей зимовки (впервые размножавшихся в этом возрасте) была достоверно ниже, чем у самок двух других групп; такое же соотношение между группами сохранялось после четвертой зимовки. Следует также отметить, что средние для групп значения плодовитости (полу-

ченные путем объединения данных по всем возрастам) достоверно между собой не различались, хотя самки группы I характеризовались максимальным средним значением, а самки группы III – минимальным. Такое отсутствие различий по объединенным данным, наиболее вероятно, связано со сравнительно низкой долей особей старших возрастов в группе III (см. табл. 1).

Корреляция длины тела самок с плодовитостью (среднее значение длины тела самок, у которых определяли плодовитость, составило 61.57 мм) была высокой (и достоверной) как в целом ( $r = 0.928$ ), так и в пределах каждой из трех групп (0.925; 0.952 и 0.877 соответственно при средней длине тела 61.98; 61.36 и 61.34 мм).

#### V. Межгрупповые и половые различия по выживаемости

**Межгрупповые различия по выживаемости у неполовозрелых особей.** Выживаемость за период от завершения метаморфоза до повторных отловов особей после первой зимовки различалась между группами: она была достоверно выше у особей группы I и не различалась между группами II и III (табл. 6). Следует отметить, что, поскольку особи группы III метаморфизировали только после первой зимовки, для оценки их выживаемости использовали данные по численности самцов и самок этой группы уже после второй зимовки, т.е. полученная оценка была несколько заниженной.

**Межгрупповые и половые различия по выживаемости у половозрелых особей.** Среди половозрелых особей одного пола достоверные различия в выживаемости воспроизводятся в каждом из возрастов, вплоть до четвертой зимовки: максимальная выживаемость наблюдалась у особей группы III, минимальная – у группы II (табл. 6). Однако в возрасте четырех и пяти зимовок максимальная выживаемость наблюдалась у группы II, что можно рассматривать как компенсацию сравнительно низкой выживаемости этой группы в более младших возрастах.

Половые различия в пределах каждой группы наблюдались уже после второй зимовки и далее – во всех более старших возрастах. Во всех случаях выживаемость самок была достоверно выше, чем у самцов, что принято объяснять более ранним наступлением половой зрелости у самцов и их большей уязвимостью, связанной с более высокой активностью и заметностью в период размножения.

Таблица 6. Выживаемость (относительно числа завершивших метаморфоз) особей различного возраста трех групп

Год рождения	Группа	N <sub>мет</sub>		sad I	♀ 2	♂ 2	♀ 3	♂ 3	♀ 4	♂ 4	♀ 5	♂ 5
2003	Год отлова	2003	2004	2004	2005	2005	2006	2006	2007	2007	2008	2008
	I	186		0.645	0.495	0.398	0.301	0.129	0.140	0.032	0.065	0.000
	II	372		0.586		0.247	0.258	0.183	0.215	0.091	0.065	0.011
2004	III		78		0.692	0.513	0.436	0.179	0.205	0.000		
	Год отлова	2004	2005	2005	2006	2006	2007	2007	2008	2008	2009	2009
	I	173		0.601	0.555	0.416	0.301	0.035	0.127	0.000	0.035	0.000
2005	II	357		0.594		0.185	0.314	0.230	0.123	0.073	0.090	0.028
	III		56		0.643	0.536	0.464	0.250	0.107	0.000		
	Год отлова	2005	2006	2006	2007	2007	2008	2008	2009	2009	2009	2009
2006	I	213		0.742	0.610	0.394	0.291	0.197	0.141	0.066		
	II	394		0.574		0.132	0.249	0.122	0.183	0.056		
	III		62		0.710	0.484	0.452	0.161	0.065	0.000		
2007	Год отлова	2006	2007	2007	2008	2008	2009	2009	2009	2009	2009	2009
	I	202		0.678	0.396	0.356	0.307	0.168				
	II	423		0.605		0.180	0.251	0.147				
2007	III		81		0.691	0.444	0.370	0.198				
	Год отлова	2007	2008	2008	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009
	I	193		0.544	0.342	0.269	0.300	0.132	0.136	0.033	0.050	0.000
Средние (за все годы, невзвешенные) значения	II	382		0.490		0.136	0.268	0.170	0.174	0.073	0.077	0.013
	III		53		0.717	0.528	0.300	0.132	0.136	0.033	0.050	0.000
	I	967		0.642	0.480	0.367	0.300	0.132	0.136	0.033	0.050	0.000
Средние (за все годы, невзвешенные) значения	II	1928		0.570		0.176	0.268	0.170	0.174	0.073	0.077	0.013
	III		330		0.596	0.501	0.431	0.197	0.126	0	0.077	0.013
	I											

Примечание. N<sub>мет</sub> – число меченых особей по завершении метаморфоза; sad I – выживаемость неполовозрелых особей до отлова после 1-й зимовки; ♀ 2 (3, 4, 5) – выживаемость самок до отлова после 2-й (3-, 4-, 5-й) зимовки; ♂ 2 (3, 4, 5) – выживаемость самцов до отлова после 2-й (3-, 4-, 5-й) зимовки.

## ОБСУЖДЕНИЕ

I. Формирование новых особенностей  
жизненного цикла

**Увеличение продолжительности периода размножения.** Наиболее важной предпосылкой формирования группы головастиков, поздно завершающих метаморфоз (или уходящих в зимовку), является сравнительно позднее икротетание в каждом данном сезоне, связанное либо с растянутым периодом размножения, либо с возможностью откладывания повторной кладки при увеличении продолжительности сезона активности. Тенденция к увеличению длительности сезона размножения выявлена при сравнении центрально-европейских популяций озерной лягушки с более южными (Kyriakopoulou-Sklavounou, 2000). Было также показано (Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990), что самки греческих популяций вида могут откладывать икру не только в начале (март), но и в середине (июнь) и в конце сезона размножения (ноябрь), причем одна и та же самка может давать повторно позднюю кладку. Такая же тенденция наблюдается и у близких видов в регионах с мягким климатом. Так, *R. saharica* в Марокко размножается с марта по ноябрь (Esteban et al., 1999; Meddeb et al., 2007), причем из поздних кладок также формируется группа зимующих головастиков. Наиболее сильная растянутость сезона размножения наблюдалась у румынских популяций озерной лягушки в термальных водоемах, где размножение происходит практически круглогодично, хотя в зимний период активность спаривания невысокая (Covaciú-Marcov et al., 2003; Sas et al., 2010). Следует отметить, что в исследованной нами популяции поздние кладки, вероятно, дают в основном самки, поздно созревающие в данном сезоне, и в оплодотворении этих кладок участвуют рано достигающие половой зрелости самцы группы III.

**Зимовка головастиков: один феномен – разные причины.** Очевидно, что наиболее существенным внешним фактором, определяющим возможность перезимовки головастиков в водоеме, является сравнительно высокая температура воды, благодаря которой нерестовые водоемы зимой не замерзают. В ряде случаев головастики активно питаются в таких водоемах и продолжают расти и развиваться, хотя и не так быстро, как в теплое время года (Фоминых, 2008б; Berven et al., 1979; Covaciú-Marcov et al., 2003). Чтобы показать своеобразие исследованной нами популяции, рассмотрим сначала несколько известных случаев зимовки головастиков.

Зимовка головастиков зеленых лягушек может быть следствием нарушения гормональной регуляции личиночного развития и метаморфоза, а крупные перезимовавшие головастики – представлять собой редкий вариант в пределах внутривидовой изменчивости (обзор см. Боркин и др., 1981; Боркин, 1984; Milto, 2009). Одной из внешних причин такого нарушения может быть сравнительно низкая температура воды во время личиночного развития. Это подтверждается случаями регулярного массового ухода в зимовку головастиков озерной лягушки в сравнительно холодных горных водоемах поблизости от Алма-Аты (Войткевич, 1952), а также случаями зимовок головастиков на юго-востоке Азербайджана (Велиева, 1975). Аналогичная ситуация ограничения скорости личиночного развития низкими температурами была исследована в Англии у травяной лягушки (Walsh, 2007; Walsh et al., 2008): с продвижением от южных районов к северным наблюдалось увеличение доли головастиков, которые не успевали завершить развитие в данном сезоне и оставались зимовать в нерестовом водоеме. Такое сравнительно медленное развитие у травяной лягушки – явление необычное, поскольку во многих регионах континентальной части ареала головастики этого холодоустойчивого вида способны к наследственному изменению скорости своего развития в условиях существенно более короткого (чем в Англии) теплого сезона (обзор см. Ляпков и др., 2009; Lindgren, Laurila, 2009).

Связанные с зимовкой головастиков изменения наблюдаются в жизненном цикле и у широкоареальных теплолюбивых видов, близких к озерной лягушке. В южной части своего естественного ареала североамериканская лягушка-бык *Rana (Lithobates) catesbeiana* обычно завершает личиночное развитие в том же году или (реже) после одной зимовки, а в северной части – после одной или двух зимовок (Govindarajulu et al., 2006). Бóльшая продолжительность личиночного развития связана со сравнительно крупными размерами, при которых проходит метаморфоз и которые обеспечивают особям ряд преимуществ в течение постметаморфозного периода. В более теплых регионах, куда этот вид был интродуцирован (например, в Бразилии – Kaefer et al., 2007), личиночное развитие проходит всегда за один сезон, без зимовки, и всегда быстрее, чем в южной части естественного ареала. Таким образом, темпы личиночного развития и количество зимовок головастиков, предшествующее началу метаморфоза, зависят не только от ограничивающего влияния температурного режима в нерестовых водоемах,

но и от минимальных размеров, при которых у данного вида (или данной его популяции) происходит метаморфоз. Как уже отмечалось, у зеленых лягушек размеры по окончании метаморфоза оказывают на постметаморфозную выживаемость более сильное влияние, чем сроки выхода (Altwegg, Reyer, 2003). Было также показано, что размеры сеголеток озерной лягушки оказывают влияние на длину их прыжка, которая отражает способность особей избегать хищников (Tejedo et al., 2000). Следовательно, зимовка у головастика многих сравнительно крупных и теплолюбивых видов зеленых лягушек – адаптивная реакция, сформированная в результате предшествующей эволюции.

Для бурых лягушек тропической зоны показано, что зимовка головастика является следствием сдвига периода икротетания на более поздние сроки. В горах Тайваня на высотах более 2000 м над ур. моря *Rana sauteri* размножается в начале теплого сезона (в мае), чтобы минимизировать неблагоприятное воздействие на головастика низких зимних температур, причем часть головастика даже при таком раннем размножении не успевает завершить метаморфоз в том же сезоне и зимует в нерестовом водоеме (Lai et al., 2002, 2003). На высотах менее 450 м икротетание происходит в октябре – декабре, головастики зимуют в более теплой, чем на больших высотах, воде и затем завершают метаморфоз не позднее апреля, тем самым избегая неблагоприятного воздействия высокой летней температуры воды.

Очевидно, что в рассмотренных выше случаях зимовки головастика озерной лягушки, в том числе и в термальных водоемах (Sas et al., 2010), не было выяснено, насколько часто происходит переход головастика на этот путь онтогенеза. Поэтому выявленное нами формирование в каждой из поколений многочисленной группы зимующих головастика, устойчиво воспроизводящих такое направление развития, которое ранее было присуще только немногим особям этого вида, – **принципиально новая адаптация**. Такой вывод основан прежде всего на том, что в условиях термального водоема температура воды с наступлением зимы хотя и снижается, но остается настолько высокой, что не должна вести к резкому замедлению развития, которое, собственно, и определяет переход к зимовке. Другими словами, снижение температуры воды становится не причиной сильного замедления личиночного развития, а сигналом к выбору иного направления развития. В дальнейшем устойчивость этого пути развития существенно повышается, что и ведет к формированию новой

нормы в соответствии с концепцией эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина (Шишкин, 1988, 2006). Сходные условия формирования такого нового пути устойчивого развития у озерной лягушки описаны ранее только в аналогичной ситуации термальных водоемов северо-запада Румынии (Covaciu-Marcov et al., 2003; Sas et al., 2010). Очевидно, что адаптивность такой массовой перезимовки головастика состоит в том, что в условиях теплых водоемов, отличающихся высокой продуктивностью (на юге умеренной зоны и в более низких широтах либо в термальных водоемах в умеренной зоне), становится выгодным использовать их ресурсы практически круглогодично, т.е. в пределах каждой новой генерации формировать несколько когорт головастика. Исследованная нами популяция озерной лягушки характеризуется длительным периодом размножения и ежегодно формирует три группы головастика, демонстрируя большое сходство со сроками икротетания и сроками развития групп головастика исследованной ранее популяции другого вида зеленой лягушки, *Rana clamitans*, характеризующейся растянутым сезоном размножения (Berven et al., 1979, fig. 3 – ср. с табл. 1). Еще более выраженной “интенсификацией” использования термальных водоемов является круглогодичное размножение и одновременное существование в них более крупных и более мелких головастика (Covaciu-Marcov et al., 2003), использующих высокую продуктивность таких водоемов. Сходной адаптацией является формирование двух когорт головастика (весенней и летней) с различными темпами роста и развития у индийской рисовой лягушки *Fejervarya limnocharis*. Можно предполагать, что в отмеченных случаях высокая продуктивность термальных водоемов и слабое перекрытие трофических ниш позволяют существовать в них вместе с личинками и особям всех постметаморфозных стадий.

**Особенности постметаморфозного роста, развития, плодовитости и выживаемости в термальных водоемах.** Завершившие метаморфоз особи групп I и II характеризовались более крупными размерами в сравнении с особями из природных популяций (табл. 7). По мнению В.Л. Вершинина (1985), на территории с высокой антропогенной нагрузкой преимущество имеют сравнительно крупные сеголетки, что объясняется и более крупными размерами головастика НТМК в сравнении с естественными популяциями. Согласно нашим данным, сеголетки со всех исследованных участков достигают сравнительно крупных размеров по сравнению с сеголетками из загородных популяций (Фоминых, неопубл.

**Таблица 7.** Зависимость длины тела (мм) озерной лягушки от возраста, сравнение наших данных с литературными

Место сбора	Пол	Возраст						Источник	
		мет-з	1	2	3	4	5		6
НМТК	н.п.	21.23 <sup>а</sup>	44.36 <sup>б</sup>						Наши данные
	♀		44.34 <sup>в</sup>	57.65	59.34	64.31	69.40		
	♂		50.99	53.75	57.90	62.62	67.67		
Винницкая обл., Украина	♀					78	83.2		Ремінний, 2007
	♂				79.92	75.67	78.5		
Греция	♀		51	70	75	85	95		Kyriakopoulou-Sklavounou et al., 2008
	♂		50	60	65	75	85		
Ущелье Боржоми, Грузия	н.п.	19							Tarkhishvili, Gokheshvili, 1999
	♀		47.5	79	87	98			
	♂		47.5	77	78	80			
Трабзон, Турция	♀			80	82	83			Yilmaz et al., 2005
	♂			58	70	72			
Рефтинское водохранилище	н.п.	27.48	43.27						Иванова, 2002
♀				83.5	92.7	108.92	118		
Верхнетагильское водохранилище	н.п.	23.14	27.48						Socha, Ogielska, 2009
♀				71	79.5				
Юго-запад Польши	♀	16.23	28.5 <sup>г</sup>						
	♂	16.55	28.1 <sup>г</sup>						
♀			41	62.9	79.8 <sup>д</sup>				
	♂		40.3	71.1 <sup>е</sup>					
Кицманский рыбокомбинат, Украина	♀				86	99	107.77	111.67	Савчук, 2009
	♂				73.6	98.87	97.83	113.85	

**Примечание.** н.п. – неполовозрелые особи, пол которых не определяли. а – группы I и II, б – группа III, в – неполовозрелые особи групп I и II, г – перед первой зимовкой, д – длина тела самок в возрасте 3–7 лет, е – длина тела самцов в возрасте 2–6 лет.

данные). Вместе с тем размеры завершивших метаморфоз особей популяции НМТК были меньше, чем у особей, завершающих метаморфоз в Рефтинском и Верхнетагильском водохранилищах (Иванова, 2002), что, вероятно, обусловлено сравнительно небольшими размерами водоема-охладителя НМТК, а также высокой плотностью головастиков. По данным В.Л. Вершинина (1995), средняя длина тела сеголеток городских популяций Екатеринбурга составляет 26.7 мм, что также превышает размеры сеголеток НМТК. Согласно результатам исследования нескольких популяций озерной лягушки Нижнего Тагила, сеголетки, личиночное развитие которых проходило в других, менее загрязненных водоемах, по завершении метаморфоза были еще крупнее (Фоминих, 2007а). В целом наблюдается отрицательная корреляция ( $r = -0.76$ ) размеров сеголеток и степени загряз-

ненности водоема, где они развивались (Фоминих, 2007б), поэтому сравнительно мелкие размеры сеголеток исследованной нами популяции могут быть обусловлены также сильной загрязненностью водоема-охладителя НМТК. Недалеко от Екатеринбурга, вниз по течению р. Пышмы (на участке, где тепловое загрязнение незначительное), длина тела сеголеток по завершении метаморфоза составляет в среднем 24.1 мм, на северо-восточной границе ареала озерной лягушки в Курганской обл. – 18–26 мм (Фоминих, неопубл. данные).

Длина тела завершивших метаморфоз особей исследованной нами популяции НМТК в возрасте 1 года была близка к максимальной, выявленной в популяциях Греции и Грузии (табл. 7), однако начиная с двухлетнего возраста длина тела в каждом

из возрастов была меньше, чем у особей из других популяций, в том числе из Рефтинского и Верхнетагильского водохранилищ (табл. 7). Выявленная неравномерность в темпах постметаморфозного роста в популяции НТМК можно объяснить сильным замедлением роста после наступления половой зрелости. Отметим также, что первое размножение у самцов групп I и III происходит уже после первой зимовки, у самок этих групп – после второй зимовки, а у самцов и самок группы II – соответственно на 1 год позднее. Столь быстрое достижение половой зрелости и размножение уже после первой зимовки отмечено только в южных популяциях в Греции (Kyriakopoulou-Sklavounou et al., 2008). Размножение после первой зимовки отмечено в южных популяциях близких видов зеленых лягушек: *R. saharica* (Bellakhal et al., 2008) и *R. epeirotica* (Tsiora, Kyriakopoulou-Sklavounou, 2002). Согласно данным скелетохронологии, было сделано предположение, что половое созревание самцов прудовой лягушки г. Казани может происходить уже после первой зимовки при средней длине тела 44.6 мм, причем в пределах одной популяции имеются две группы самцов, различающихся по скорости полового созревания, но не различающихся существенно по скорости роста (Замалетдинов и др., 2005). Таким образом, резкое замедление роста по достижении половой зрелости можно объяснить перераспределением ресурсов в репродуктивную сферу, что было показано нами для южных популяций остромордой лягушки (Ляпков и др., 2008). Еще одной причиной замедления роста особей, достигших половой зрелости, может быть особенность их зимовок: в исследованной популяции взрослые особи уходят в зимовку, перемещаясь в более холодную часть водоема, где остаются малоактивными. В отличие от них неполовозрелые особи проводят свою первую и вторую зиму в активном состоянии, продолжая питаться в теплой части водоема.

Вместе с тем медленный рост половозрелых особей более старших возрастов (сравнительно с особями других популяций) позволяет также предположить, что в условиях водоема-охладителя НТМК происходит ограничение кормовой базы в целом. Состояние кормовой базы в водоеме-охладителе, включая численность и биомассу донных беспозвоночных, определяли посредством количественного отбора при помощи циркулярного скребка, а также качественным отбором (Фоминых, 2008а; Фоминых, Кочетков, 2011). Выявленное количество кормов непосредственно не могло лимитировать постметаморфозный рост, в пользу чего указывает и сравнительно высокая избирательность питания (Фоминых,

2008а). Вместе с тем было выявлено довольно высокое перекрытие состава кормов между сеголетками и неполовозрелыми, которое оценивали по индексу Мориситы: в летнее время оно составляло 0.3–0.4 (за счет сухопутных кормов разных размеров – Фоминых, неопубл. данные), а в зимнее время – не ниже 0.7.

Выявленные нами половые различия темпов роста сводятся к тому, что после наступления половой зрелости размеры самок в каждом из возрастов превышают размеры самцов. Эти результаты полностью совпадают с данными большинства исследований, в которых половые различия выявляли отдельно для каждого возраста (табл. 7). Более крупные размеры самок объясняются сильным влиянием на длину их тела отбора на увеличение плодовитости (обзор см. Monnet, Cherry, 2002).

Полученные нами средние значения плодовитости намного меньше в сравнении с данными Н.Л. Ивановой (2002) по Рефтинскому (7443 яйца) и Верхнетагильскому (3124.4 яйца) водохранилищам, что может быть связано с существенно более крупными размерами самок этих двух популяций. В свою очередь выявленные различия в размерах самок можно объяснить тем, что размеры водоема-охладителя НТМК (площадь зеркала 0.24 км<sup>2</sup>) намного меньше размеров Рефтинского (25.3 км<sup>2</sup>) и Верхнетагильского (3.5 км<sup>2</sup>) водохранилищ. Однако на размеры взрослых особей не исключается влияние различий в происхождении этих интродуцированных популяций (популяция Рефтинска основана особями из Одесской области, а популяция Верхнего Тагила – особями из Краснодарского края). Данные по средней плодовитости греческой популяции (3373 яйца при средней длине тела самок 93.15 мм – Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990) более сходны с данными Н.Л. Ивановой (2002), чем с нашими, вероятно, также из-за более мелких размеров самок исследованной нами популяции.

Литературные данные по выживаемости зеленых лягушек в естественных условиях встречаются редко (Altwegg, 2002; Altwegg, Reyer, 2003). В сравнении с результатами опыта, проведенного в искусственных условиях (где выживаемость составила от 85 до 95% – Altwegg, Reyer, 2003), оцененная нами выживаемость до первого повторного отлова была приблизительно в 2 раза ниже, однако существенно выше, чем выживаемость за тот же период у бурой лягушки *R. sylvatica* (Berven, Gill, 1983), что свидетельствует в пользу очень высокой выживаемости в целом. Если судить по такому косвенному показателю, как возрастной

состав (см. табл. 7), то можно заключить, что, как и в большинстве других популяций, взрослые особи популяции НТМК редко доживают до возраста 5 лет. При этом в более южных популяциях зеленых лягушек не наблюдалось заметного снижения среднего возраста, выявленного у бурых лягушек (Ляпков и др., 2009).

Выявленное в нашем исследовании преимущество в размерах и темпах роста не только личинок, но и завершивших метаморфоз, неполовозрелых и половозрелых особей группы III (в сравнении с двумя другими группами) указывает на то, что и после прохождения метаморфоза стратегия этой группы остается во многом более выигрышной. Причиной этого могут быть необычно крупные размеры по завершении метаморфоза (см. табл. 1), которые должны обеспечивать также более высокую постметаморфозную выживаемость, а кроме того, более высокую плодовитость самок (табл. 4). Уточним, что небольшая часть особей группы III очень мелких размеров может завершать метаморфоз без зимовки, в ноябре–декабре, т.е. в том же сезоне, но их выживаемость сразу после метаморфоза очень низкая. Очевидно, удлинение периода личиночного развития, дающее возможность избежать недостатков такого быстрого развития, и было отправной точкой формирования новой стратегии этой группы. Следует отметить, что эта стратегия направлена на максимизацию как пред-, так и постметаморфозных темпов роста, но не предметаморфозного развития, т.е. связана со сравнительно поздним завершением метаморфоза, и может быть реализована лишь в условиях теплых водоемов, без существенного замедления роста в течение зимы. Таким образом, увеличение температуры воды и соответственно продолжительности сезона активности практически до круглогодичного позволяет личинкам из поздних кладок расти и развиваться в водоеме до следующей весны, достигая по завершении метаморфоза существенно более крупных размеров.

Как уже отмечалось, для нескольких видов бесхвостых амфибий умеренной зоны было показано, что сравнительно крупные и/или рано завершившие метаморфоз особи имеют преимущество в выживаемости до первого размножения, а также в темпах постметаморфозного роста и достигнутых взрослыми особями размерах (см. обзор Ляпков и др., 2001a; Altwegg, Reyer, 2003). Наши данные в основном соответствуют этим результатам: и неполовозрелые, и взрослые особи группы I имели преимущество перед особями группы II, которые завершали метаморфоз позднее, но в том же сезоне. Исследование зеленых лягушек *R. lessonae* и *R. esculenta* (Altwegg, Reyer, 2003) показало, что

на постметаморфозную выживаемость размеры по завершении метаморфоза влияют сильнее, чем сроки выхода. В соответствии с этим результатом особи группы III, завершающие метаморфоз лишь после зимовки, но при крупных размерах, имели после метаморфоза преимущество не только в сравнении с группой II, но ряде случаев – и в сравнении с группой I, характеризующейся наиболее быстрым личиночным ростом и развитием, а также более быстрым (чем у группы II) постметаморфозным ростом.

Исходя из понятия емкости среды, можно утверждать, что основное различие между исследованной нами популяцией озерной лягушки и ранее изученной популяцией остромордой лягушки (Ляпков и др., 2006, 2007) состоит в сильном ограничении местообитания первой популяции размерами водоема-охладителя (т.е. его акватории и прилегающего узкого участка прибрежной суши), обеспечивающего пищевыми ресурсами и головастиков, и завершивших метаморфоз особей. Следствием этого должна быть сравнительно высокая плотность особей озерной лягушки как на личиночных, так и на постметаморфозных стадиях и соответственно сильное влияние этой плотности на рост, развитие и регуляцию численности. Следствия такого влияния – сравнительно мелкие размеры по завершении метаморфоза, медленный постметаморфозный рост и низкая плодовитость (обзор см. Berven, 2009).

Следует также отметить, что исследованное нами временное расхождение трех групп головастика позволяет поддерживать не только более высокую численность головастика, но и неполовозрелых особей, поскольку до наступления половой зрелости особи озерной лягушки не территориальны и способны существовать при сравнительно высокой плотности. Среди взрослых особей более выраженным территориальным поведением обладают самцы, что позволяет также увеличивать численность половозрелой части популяции за счет самок. Таким образом, формирование новой популяционной стратегии, заключающейся во временном расхождении трех групп головастика каждой из генераций, позволяет увеличить емкость среды и поддерживать более высокую численность популяции.

## II. Нерешенные вопросы.

### Направления дальнейших исследований

Остается пока невыясненным, отличается ли (и насколько сильно) характер зависимости плодовитости от размеров у самок трех групп. Если предположить, что эта зависимость от длины тела сходная, тогда получается, что  $R_0$  (число потомков,

произведенных за все время существования данной группы в пересчете на одну самку, т.е. удельная скорость роста данной группы) у групп I и III должна быть больше, чем у группы II, за счет более высокой плодовитости в возрасте 3 и 4 лет, а также за счет более высокой выживаемости. С другой стороны, самки именно группы III менее долговечны. Кроме существующих неопределенностей с оценками  $R_0$  трех групп неясно также, каковы величины времени их оборота  $T$ , а также значения времени оборота каждой из исследованных генераций. На основании сравнительно невысокого среднего значения возраста половозрелых особей можно допустить, что это время должно быть сравнительно небольшим. Но это только предположения, проверка которых невозможна без вычисления  $R_0$  и  $T$ . Эти оценки будут сделаны после получения нами более полных данных по плодовитости.

Неясно, насколько часто особи, относящиеся к каждой из трех групп, размножаются в те же сроки, что и их родители. Ранее достижение половой зрелости самцами группы III, впервые размножающимися в конце того же теплого сезона, когда они проходят метаморфоз, выявлено в каждой из исследованных генераций. Этот результат указывает на возможность существования механизма воспроизведения в ряду поколений сроков рождения по крайней мере одной из трех исследованных групп.

Наблюдаемое сильное удлинение личиночного периода в условиях высокой загрязненности водоема может оказывать и неблагоприятное влияние, удлиняя время воздействия поллютантов и снижая выживаемость головастиков. Насколько сильным может быть такое неблагоприятное воздействие, остается пока невыясненным. Мы не располагаем данными по предметаморфозной выживаемости трех исследованных групп головастиков, поскольку получение оценок начальной численности этих групп было невозможным (см. Методику). Однако согласно литературным данным по североамериканской *R. clamitans* (Snodgrass et al., 2005), сильное удлинение личиночного периода, соответствующее зимовке головастиков, в загрязненной воде ведет к высокой гибели головастиков.

Неясно также, насколько интенсивно происходит рост и развитие головастиков в течение зимовки, и в частности формируется ли линия склеивания в трубчатых костях во время их первой зимовки. Согласно результатам исследования популяции лягушки-быка, интродуцированной в Японии, у головастиков после первой зимовки в отличие от завершивших метаморфоз особей линия склеивания в бедренных костях и фалангах

пальцев не формируется (Khonsue, Matsui, 2001). Этот вопрос касается и особей после завершения метаморфоза, поскольку четко выраженная спячка в зимний период у них отсутствует.

Неисследованными остаются условия нарушения нормальной эндокринной регуляции (т.е. влияния гормонов гипофиза и щитовидной железы) личиночного развития, вызывающие у уходящих на зимовку головастиков остановку развития (но не роста) на протематоморфозных стадиях (стадии 31–40 – Gosner, 1960). Поскольку нами было показано, что в исследованной популяции зимовка головастиков (и соответствующая ей остановка развития) представляет собой новый стабильный путь развития, возникает вопрос о том, каким образом преобразуются эти механизмы, давая другую реакцию на внешние факторы, в результате которой и происходит выбор другого креода онтогенеза. Как уже отмечалось, таким фактором может быть снижение температуры воды к началу зимнего периода. В пользу такого сигнального воздействия снижения температуры указывает то, что в исследованном водоеме температура воды остается сравнительно высокой в течение всего года и поэтому не должна ограничивать личиночное развитие. Точнее, в процессе эволюционного формирования зимующей группы головастики начинают уже по-другому реагировать на изменения температуры: в исходном состоянии, т.е. непосредственно после интродукции, головастики в необычно теплой воде должны были развиваться быстро (согласно нормальному механизму гормональной регуляции в исходной популяции), а осеннее понижение температуры (всего до 14 °C) не должно было вызывать снижения темпов развития, поскольку головастики “исходной” популяции не обладали таким высоким порогом чувствительности. Другим таким сигнальным фактором может быть сезонное сокращение длительности светового дня: головастики “исходной” популяции, вероятно, должны были реагировать ускорением развития, поскольку должны были заканчивать развитие до завершения теплого сезона. В отличие от них головастики сформированной зимующей группы замедляют развитие по мере сокращения длительности светового дня.

## ВЫВОДЫ

1. Формирование многочисленной группы зимующих головастиков, стабильно воспроизводящейся в каждой из генераций, – новая адаптация, выявленная в популяции озерной лягушки термального водоема.

2. По темпам пред- и постметаморфозного роста и достигнутым размерам эта группа метаморфизирующих после зимовки особей приблизительно равноценна группе, характеризующейся наиболее ранним завершением метаморфоза, и превосходит группу, у особей которой метаморфоз происходит в том же сезоне, но позднее.

3. Различия по постметаморфозной выживаемости, а также по плодовитости между тремя выделенными группами обусловлены (так же, как и темпы роста) характером зависимости от возраста, но выражены в целом не столь сильно.

4. Формирование новой адаптации и соответственно временное расхождение трех групп головастиков обеспечивают каждой из генераций более полное использование ресурсов термального водоема, тем самым снижая конкуренцию внутри каждой данной генерации, и позволяет популяции поддерживать более высокую численность.

Авторы благодарны Н.Л. Ивановой и В.Л. Вершинину за ценные замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-90042).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л.Я., 1984. О гигантских головастиках озерной лягушки, *Rana ridibunda*, и о находке обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus*, в Киргизии // Труды Зоол. ин-та. Т. 124. С. 140–141.
- Боркин Л.Я., Бергер Л., Гюнтер Р., 1981. О гигантских головастиках зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* // Тр. Зоол. ин-та. Т. 101. С. 29–47.
- Велиева З.Д., 1975. Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. 20 с.
- Вершинин В.Л., 1985. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УрО АН СССР. С. 61–75.
- Вершинин В.Л., 1990. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология. № 2. С. 67–71.
- Вершинин В.Л., 1995. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города // Экология. № 4. С. 299–306.
- Вершинин В.Л., 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург. 48 с.
- Войткевич А.А., 1952. О температурной стадии в развитии бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 13. № 4. С. 286–297.
- Замалетдинов Р.И., 2003. Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани): Дис. ... канд. биол. наук. Казань. 167 с.
- Замалетдинов Р.И., Белявский В.И., Михайлова Р.И., 2005. Особенности размерно-возрастной структуры популяции и скорости полового созревания у прудовой лягушки *Rana lessonae* // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та. С. 73–78.
- Иванова Н.Л., 1995. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. 1995. № 6. С. 473–476.
- Иванова Н.Л., 2002. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) в водоемах-охладителях на Среднем Урале // Экология. № 2. С. 137–141.
- Лялков С.М., Корнилова М.Б., Сербинова И.А., Корзун Е.В., Новицкий Р.В., 2009. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. Т. 9. Вып. 3/4. С. 103–121.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2001а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). I. Динамика репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 4. С. 438–446.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2001б. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). II. Динамика компонент приспособленности // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 5. С. 567–575.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 9. С. 1128–1142.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 4. С. 475–491.
- Лялков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биол. Т. 69. № 1. С. 25–43.
- Пескова Т. Ю., 2002. Структура популяций земноводных как биоиндикатор антропогенного загрязнения среды. М.: Наука. 132 с.
- Реминний В. Ю., 2007. Вікова структура репродуктивної частини популяції озерних жаб *Pelophylax ridibundus* (Ranidae, Amphibia) // Збірник праць Зоологічного музею. № 39. С. 63–68.

- Савчук Г.Г., 2009. Розмірно-вікова і статева структура репродуктивної частини популяцій *Pelophylax esculenta* complex за умов антропогенного впливу // Природничий альманах. № 12. С. 212–218.
- Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Г., 1979. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: УрО АН СССР. С. 108–115.
- Файзулин А.И., 2008. Земноводные как биоиндикаторы состояния окружающей среды в условиях среднего Поволжья: поло-возрастная структура популяций // Известия Самарского научн. центра РАН. Вып. 9. С. 271–275.
- Фоминых А.С., 2006. Особенности экологии озерной лягушки из отстойника Нижнетагильского металлургического комбината // Водн. хоз-во России. № 6. С. 50–56.
- Фоминых А.С., 2007а. Размножение озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в г. Нижний Тагил // Биоразнообразие животных в экосистемах. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 404–406.
- Фоминых А.С., 2007б. Использование личинок амфибий в биомониторинге малых рек урбанизированных территорий // Водное хозяйство России. № 5. С. 54–63.
- Фоминых А.С., 2008а. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в местах сброса металлургического комбината в зимний период // Вопр. герпетологии: Материалы 3-го съезда герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 408–411.
- Фоминых А.С., 2008б. Трофическая характеристика озерной лягушки на Среднем Урале в зимний период // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: Изд-во КубГУ. С. 62–66.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недр. С. 142–169.
- Шишкин М.А., 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37, № 3. С. 179–198.
- Altwegg R., 2002. Trait-mediated indirect effects and complex life-cycles in two European frogs // Evolutionary Ecology Research. 2002. № 4. P. 519–536.
- Altwegg R., Reyer H.-U., 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // Evolution. V. 57. № 4. P. 872–882.
- Bellakhal M., Neveu A., Missaoui H., 2008. Etude squeletochronologique de la grenouille verte d'Afrique du nord, *Rana saharica* // Revista electronica de Veterinaria V. 9. № 8. P. 1695–7504.
- Berven K.A., 1982a. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // Evolution. V. 36. № 5. P. 962–983.
- Berven K.A., 1982b. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. II. An experimental analysis of larval development // Oecologia. Berlin. V. 52. № 3. P. 360–369.
- Berven K.A., 1988. Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frogs (*Rana sylvatica*) // Copeia. 1988. № 3. P. 605–615.
- Berven K.A., 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. V. 71. № 4. P. 1599–1608.
- Berven K.A., 2009. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: evidence from a 21-year population study // Copeia. 2009. № 2. P. 328–338.
- Berven K.A., Gill D. E., 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // Amer. Zool. Vol. 23. № 1. P. 85–97.
- Berven K.A., Gill D.E., Smith-Gill S.J., 1979. Counter-gradient selection in the green frog, *Rana clamitans* // Evolution. V. 33. P. 609–623.
- Covaciu-Marcov S.-D., Ghira I., Ardeleanu A., Cogalniceanu D., 2003. Studies on the influence of thermal water from Western Romania upon Amphibians // Biota. V. 4. № 1–2. P. 9–20.
- Esteban M., Garcia-Paris M., Buckley D., Castanet J., 1999. Bone growth and age in *Rana saharica*, a water frog living in a desert environment // Ann. Zool. Fennici. V. 36. P. 53–62.
- Gosner K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. V. 16. P. 183–190.
- Govindarajulu P., Price W.S., Anholt B.R., 2006. Introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in Western Canada: has their ecology diverged? // J. Herpetol. V. 40. № 2. P. 249–260.
- Kaefer I.L., Boelter R.A., Cechin S.Z., 2007. Reproductive biology of the invasive bullfrog *Lithobates catesbeianus* in southern Brazil // Ann. Zool. Fennici. V. 44. P. 435–444.
- Khonsue W., Matsui M., 2001. Absence of lines of arrested growth in overwintered tadpoles of the American bullfrog, *Rana catesbeiana* (Amphibia, Anura) // Current Herpetol. V. 20. P. 33–37.
- Kyriakopoulou-Sklavounou P., 2000. Adaptations of some amphibian species to Mediterranean environmental conditions // Belg. J. Zool. V. 130. Suppl. 1. P. 109–113.
- Kyriakopoulou-Sklavounou P., Loumbourdis N., 1990. Annual ovarian cycle in the frog, *Rana ridibunda*, in Northern Greece // J. Herpetol. V. 24. № 2. P. 185–191.
- Kyriakopoulou-Sklavounou P., Stylianou P., Tsiora A., 2008. A skeletochronological study of age, growth and

- longevity in a population of the frog *Rana ridibunda* from southern Europe // *Zoology*. V. 111. P. 30–36.
- Lai S.-J., Kam Y.-C., Hsu F.-S., Lin Y.-S., 2002. Elevational effects on the growth and development of tadpoles of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger in Taiwan // *Acta Zoologica Taiwanica*. V. 13. № 1. P. 11–20.
- Lai S.-J., Kam Y.-C., Lin Y.-S., 2003. Elevational variation in reproductive and life history traits of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger, 1909 in Taiwan // *Zoological Studies*. V. 42. № 1. P. 193–202.
- Lindgren B., Laurila A., 2009. Physiological variation along a geographical gradient: is growth rate correlated with routine metabolic rate in *Rana temporaria* tadpoles? // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 98. P. 217–224.
- Lyapkov S.M., 2008. A long-term study on population ecology of the moor frog (*Rana arvalis*) in Moscow province, Russia // *Der Moorfrosch, Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement. B.13. S. 211–230.
- Matsuba C., Miura I., Merilä J., 2008. Disentangling genetic vs. environmental causes of sex determination in the common frog, *Rana temporaria* // *BMC Genetics* 2008. V. 9 № 3. P. 1–9.
- Meddeb C., Nourira S., Cheniti T.L., Walsh P.T., Downie J.R., 2007. Age structure and growth in two Tunisian populations of green water frogs *Rana saharica*: a skeletochronological approach // *Herpetol. J.* V. 17. P. 54–57.
- Milto K.D., 2009. A giant tadpole record of *Rana esculenta* in Northwestern Russia // *Russian J. Herpetol.* V. 16. № 2. P. 143–145.
- Monnet J.-M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*. V. 269. P. 2301–2307.
- Morey S., Reznick D., 2001. Effects of larval density on postmetamorphic spadefoot toads (*Spea hammondi*) // *Ecology*. V. 82. № 2. P. 510–522.
- Sas I., Antal C., Covaciu-Marcov S.D., 2010. Tropics patch in the Holarctic: A new case of wintertime breeding of a *Pelophylax ridibundus* population in North-Western Romania // *North-Western J. Zool.* V. 6. № 1. P. 128–133.
- Socha M., Ogielska M., 2010. Age structure, size and growth rate of water frogs from central European natural *Pelophylax ridibundus*-*Pelophylax esculentus* mixed populations estimated by skeletochronology // *Amphibia-Reptilia*. V. 31. № 2. P. 239–250.
- Smith D.C., 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. V. 68. № 2. P. 344–350.
- Snodgrass J.W., Hopkins W.A., Jackson B.P., Baionno J.A., Broughton J., 2005. Influence of larval period on responses of overwintering green frog (*Rana clamitans*) larvae exposed to contaminated sediments // *Environmen. Toxicol. and Chem.* V. 24. № 6. P. 1508–1514.
- Tarkhnishvili D.N., Gokhelasvili R.K., 1999. The Amphibians of the Caucasus. Sofia: Pensoft Publ. 236 p.
- Tejedo M., Semlitsch R.D., Hotz H., 2000. Covariation of morphology and jumping performance in newly metamorphosed water frogs: effects of larval growth history // *Copeia*. № 2. P. 448–458.
- Tsiora A., Kyriakopoulou-Sklavounou P., 2002. A skeletochronological study of age and growth in relation to adult size in the water frog *Rana epirotica* // *Zoology*. V. 105. P. 55–60.
- Vorbürger C., 2001. Testing for differences in larval life-history traits between male and female *Rana ridibunda* // *Herpetologica*. V. 57. № 2. P. 133–138.
- Walsh P. T., 2007. The plasticity of life histories during larval development and metamorphosis, using amphibians as study organisms. Glasgow: Ph.D., Institute of Biomedical and Life Sciences Univ. 206 p.
- Walsh P.T., Downie J.R., Monaghan P., 2008. Larval overwintering: plasticity in the timing of life-history events in the common frog // *J. Zool.* V. 276. P. 394–401.
- Yilmaz N., Kutrup B., Cobanoglu U., Ozoran Y., 2005. Age determination and some parameters of a *Rana ridibunda* population in Turkey // *Acta Zool. Hung.* V. 51. P. 67–74.

## The formation of new characteristics in life cycle of the marsh frog (*Rana ridibunda*) in thermal pond conditions

A. S. Fominykh<sup>1</sup>, S. M. Lyapkov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Russian Research Institute for Integrated Water Management and Protection  
620049 Ekaterinburg, Mira, 23  
e-mail: fominyh82@mail.ru*

<sup>2</sup>*M.V. Lomonosov Moscow State University  
Biological Faculty, Department of Biological Evolution  
119992 Moscow, Leninskie Gory  
e-mail: lyapkov@mail.ru*

Using mark and recapture approach, the long-term population dynamics in the marsh frog (*Rana ridibunda*) was studied. Group-marking of metamorphs was conducted in a small thermal pond serving as a sedimentation basin for discharged waters from Nizhny Tagil metallurgic works. Depending on the time of metamorphosis, three groups of individuals could be singled out, namely: early ones (group I), middle ones (group II), and late ones that overwinter as tadpoles and complete metamorphosis in May of the next year (group III). Upon metamorphosis completion, individuals of group I were found to be significantly larger than those of group II, and individuals of both these groups to be significantly smaller than those of group III. After first wintering, immature individuals from group I were significantly larger than either individuals from group II or metamorphs from group III, though a growth rate of the latter was significantly higher than in groups I and II. These discrepancies were observed both between immature and adult individuals. Over the period from metamorphosis completion to the first wintering ending, survivorship in group I was significantly higher and did not differ between groups II and III. In adult frogs, maximum survivorship was registered in group III and minimum one in group II; the detected differences recurred in each age class till the fourth wintering. However, in age classes that overwintered 4 and 5 times, maximum survivorship was observed in group II, which can be treated as a compensation for rather low survivorship of this group at younger ages. All the events of tadpoles of this species overwintering (except in other thermal water bodies) that are described in literature, correspond to rare deviations from normal ontogenesis. Therefore, the revealed formation of a numerous group of overwintering tadpoles in successive generations should be considered as a new adaptation which sense is a decrease of competition between tadpole groups when using the highly productive resources of the thermal pond practically year-round. The advantage in body size and growth rate of not only tadpoles but also of metamorphs, immature and adult individuals of group III indicates that after metamorphosis the strategy of this group still remains successful. The reason for that is unusually large body size of metamorphs which provides higher postmetamorphic survivorship and greater female fecundity.