

УДК 597.828

## ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК РЕЗУЛЬТАТ РАЗЛИЧИЯ В ТЕМПАХ ЭВОЛЮЦИИ ПРИЗНАКОВ С ШИРОКОЙ И УЗКОЙ НОРМОЙ РЕАКЦИИ У ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana arvalis*)

© 2008 г. С. М. Ляпков, В. Г. Черданцев, Е. М. Черданцева

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, биологический факультет  
119992 Москва, Ленинские горы  
e-mail: lyarkov@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2007 г.

В течение многих лет исследовали репродуктивные и размерно-возрастные характеристики самок двух локальных изолированных популяций из южной части ареала остромордой лягушки и сравнивали их с аналогичными данными, полученными ранее для самок из одной подмосковной популяции. Благодаря более раннему началу сезона размножения, на первую зимовку сеголетки южных популяций уходят более крупными, чем сеголетки подмосковной популяции. Самки южных популяций начинают размножаться на второй, а самки подмосковной популяции – на третий год жизни. Этим объясняются географические различия возрастного состава популяций (размножающиеся самки южных популяций в среднем моложе, чем в подмосковной популяции), сохраняющиеся несмотря на значительную локальную изменчивость размерно-возрастных характеристик самок южных популяций. Более раннее репродуктивное созревание самок не компенсируется соответствующим увеличением темпов роста. Напротив, в течение первых двух лет жизни самки южных популяций растут медленнее подмосковных самок и в результате оказываются более мелкими. Учитывая это обстоятельство, а также историю географического распространения вида, изменение размерно-возрастной структуры популяций в южной части его ареала можно считать результатом педоморфоза. С педоморфозом связано изменение репродуктивных характеристик самок – уменьшение размера яиц, увеличение репродуктивного усилия и более тесная связь плодовитости с размером особей. Локальная и географическая изменчивость различаются не масштабом, а структурой, так как при сравнении локальных популяций южной части ареала между возрастом размножающихся самок и их размерами не обнаруживается отрицательной связи. Местообитания южных популяций нельзя рассматривать как “неблагоприятные в отношении размеров”, т.е. географические различия не являются результатом оптимизации репродуктивных стратегий в популяционно-экологическом смысле. Педоморфоз возникает потому, что темпы полового созревания самок оказываются признаком с более широкой нормой реакции, нежели темпы роста. В то же время фиксация типа онтогенеза сужает норму реакции признаков, важных для репродуктивной приспособленности фенотипа, что во многом предопределяет направление их дальнейшей эволюции.

Виды, как правило, расширяют свой ареал благодаря признакам с достаточно широкой нормой реакции, позволяющей осваивать новые географические области путем образования модификаций (“эффект Болдуина”). С этого, собственно, и начинается отбор, направленный на генетическую фиксацию (ассимиляцию) адаптивных модификаций фенотипа (Waddington, 1940, 1961; Шмальгаузен, 1946) и (или) генетическую компенсацию его инадаптивных модификаций (Conover, Schultz, 1995; Grether, 2005). Таким образом, адаптация к географической среде является как минимум двухкомпонентным процессом, включающим в себя смещение фенотипической моды в пределах исходной нормы реакции и преобразование самой нормы.

Географическая и локальная изменчивость онтогенеза и репродуктивных характеристик остро-

мордой лягушки (*Rana arvalis*) рассматриваются в данной работе как модельный пример, показывающий всю сложность взаимодействия этих компонент при формировании географических различий. Самки южных популяций этого вида отличаются от северных популяций меньшими размерами (Ищенко, 1978; Berger, Rybacki, 1993; Babik, Rafinski, 2000) и более ранним половым созреванием. При этом они имеют меньшую продолжительность жизни, более высокое отношение массы откладываемой икры к массе тела самок и меньшие размеры яиц (Кабардина, 2004; обзор см. Lyarkov, 1999; Morrison, Hero, 2003). Аналогичным образом другие виды бурых лягушек равнинных популяций отличаются от лягушек, живущих в горной местности (Berven, 1982; Berven, Gill, 1983; Maud et al., 1999).

На первый взгляд такие различия вполне соответствуют каноническому различию  $K$ - и  $r$ - отбора (MacArthur, Wilson, 1967), причем лягушек из южных популяций следует считать  $r$ - стратегами. Однако применение  $K/r$ -схемы сталкивается, как и во многих других случаях (см., например, Бигон и др., 1989), с серьезными затруднениями как концептуального, так и практического характера. Дело в том, что  $r$ -стратегам приходится считать лягушек с более длительным периодом сезонной активности и, главное, более длительной начальной фазой жизненного цикла – от начала эмбрионального развития до ухода молодых лягушек на первую зимовку. Далеко не ясно, почему такие условия, благоприятные не только для быстрого созревания, но и для ускоренного роста лягушек, делают их местообитания неблагоприятными в отношении размеров (Бигон и др., 1989).

Концептуальное же затруднение состоит в том, что основная парадигма популяционной экологии, рассматривающая жизненный цикл как своего рода компромисс (trade-off) между выживанием и репродукцией (MacArthur, Wilson, 1967; Day, Rowe, 2002), практически игнорирует онтогенетическую пластичность взаимодействия компонент приспособленности (Креславский, 1987; Cherdantsev et al., 1996; Черданцев и др., 1997). Так, в исследованной нами подмосковной популяции остромордой лягушки положительная связь между длиной тела и плодовитостью уменьшается с возрастом и зависит от темпов роста и созревания: она сильнее всего у быстро растущих лягушек, начинающих размножение в более раннем возрасте и развивающихся, как правило, из крупных яиц (Ляпков и др., 2001, 2006; Черданцева и др., 2007). В результате плодовитость особей, приступающих к размножению в разном возрасте и имеющих разные размеры, выравнивается, и величина чистой скорости размножения,  $R_0$ , определяющая вклад особи в численность следующего поколения, зависит почти исключительно от выживаемости, которая, естественно, выше у лягушек, начинающих размножение более молодыми. При этом, однако, лягушки подмосковной популяции начинают размножаться в более позднем возрасте, чем лягушки южных популяций, т.е. отбор не идет в том направлении, в котором должен был бы идти, исходя из ключевого для популяционной экологии представления о максимизации  $R_0$  (см. Бигон и др., 1989).

При переносе только что завершивших метаморфоз особей горных популяций *R. sylvatica* в равнинную популяцию, вырастающие из них лягушки наследуют размерно-возрастные и репродуктивные характеристики особей родительской популяции. При обратном переносе тип онтогенеза изменяется в соответствии с новыми (более суровыми) условиями развития, т.е. половое созревание лягушек смещается на более поздний возраст (Berven, 1982). По своим репродуктивным характе-

ристикам лягушки сохраняют сходство с особями родительской популяции, т.е. генетическая фиксация различных репродуктивных характеристик во все не означает, что изменение нормы реакции онтогенеза тоже наследственно.

Особый интерес и, возможно, ключ к пониманию различия размеров северных и южных лягушек представляет тот факт, что географическим различиям репродуктивных стратегий соответствуют системные онтогенетические гетерохронии полового созревания и соматического роста. В северных или горных популяциях половое созревание задерживается, а в южных популяциях ускоряется относительно темпов роста, т.е. в первом случае можно говорить о гиперморфозе, а во втором – о педоморфозе (Gould, 1977).

В данной работе изложены результаты многолетнего исследования демографических и репродуктивных характеристик двух локальных популяций остромордой лягушки из южной части ее ареала (Украина, Киевская обл.). Нас прежде всего интересовала зависимость репродуктивной стратегии от типа онтогенеза, и выводы, которые мы делаем, основаны на сопоставлении с данными, полученными нами при многолетнем исследовании одной подмосковной популяции (Ляпков и др., 2001, 2006). Мы постараемся показать, что географические различия в отличие от локальных различий популяций данного ареала не являются адаптацией в популяционно-экологическом смысле, т.е. результатом оптимизации репродуктивной стратегии особей соответственно типу их местообитания. Направление эволюции диктуется, как ни парадоксально, признаками с наиболее широкой нормой реакции. Смещение их фенотипической моды – в нашем случае это изменение темпов полового созревания лягушек – создает новую изменчивость, т.е. новые направления отбора признаков с более узкой нормой реакции.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран на Украине в Чернобыльском р-не Киевской обл. в 1987–1992 гг. Сразу отметим, что единственным замеченным нами последствием аварии на Чернобыльской АЭС было наблюдавшееся в 1987 г. увеличение доли неоплодотворенных яиц в кладках икры лишь одной популяции, обитавшей на расстоянии 2 км от места катастрофы. Уже на следующий год этот эффект исчез, а в других популяциях, обитавших на расстоянии более 10 км от АЭС, не было замечено вообще никаких последствий радиационного воздействия.

Всего были исследованы четыре локальные популяции, но наиболее полные многолетние данные получены для двух пространственно изолированных популяций, многочисленных и различавшихся

характером местообитания и историей формирования. Местом размножения первой популяции (П1) был водоем антропогенного происхождения, образовавшийся в 1986 г. в открытом луговом биотопе в результате строительства дамбы для предотвращения поверхностного стока загрязненных вод в Киевское водохранилище. Первые кладки были найдены в этом водоеме весной 1988 г., затем в течение трех лет численность размножающихся особей непрерывно росла, выйдя на плато к 1991 г.

Вторая популяция (П2) размножалась в непересыхающих старицах р. Уж, расположенных в лесном, сравнительно затененном биотопе. Численность этой популяции оставалась стабильной в течение всех лет наблюдения. От первой популяции она находилась на расстоянии 20 км, что намного больше радиуса индивидуальной активности лягушек.

Самок остромордой лягушки отлавливали в нерестовых водоемах в амplexусе с самцами в течение шести сезонов размножения подряд (1987–1992 гг.). У самок измеряли длину тела ( $L$ ), определяли число икринок в отложенной кладке (плодовитость самки,  $F$ ) и их диаметр ( $D$ ) с точностью до 0.05 мм. Число икринок в кладке вычисляли, исходя из общего объема кладки, и объема ее фрагмента, в котором подсчитывали все икринки (подробнее см. Черданцев и др., 1997). Величину репродуктивного усилия ( $E$ ) рассчитывали по формуле  $E = FD^3/L^3$  (Черданцев и др., 1997). Эту величину, характеризующую отношение суммарного объема яиц к объему тела самки, можно использовать для оценки вклада размеров тела в репродукцию на том основании, что она имеет принципиально такую же связь с длиной тела, что и масса кладки, измеряемая с помощью взвешивания. В подмосковных популяциях величина  $E$  достоверно коррелирует с относительной массой кладки и у остромордой ( $r = +0.601$ , сборы 1998–2002 гг. – Ляпков, неопубл. данные), и у травяной лягушки ( $r = +0.528$  – Ляпков и др., 2002). В популяции остромордой лягушки Талицкого р-на Свердловской обл. (Ishchenko, 2003) положительная корреляция этих показателей ниже, но тоже достоверна ( $r = +0.378$ ,  $p < 0.001$ ).

Возраст самок определяли с помощью стандартной скелетохронологической методики. Из середины III фаланги IV пальца задней конечности были изготовлены поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха. Принадлежность самок к данной генерации устанавливали на основании оценки их возраста.

Для анализа географических различий данные, полученные для южных популяций, сравнивали с опубликованными ранее данными (Ляпков и др., 2001, 2006; Луарков, 2005), полученными с помощью тех же методик в 1987–1996 и 1998–2002 гг. для популяции из Московской обл., в окрестностях

Звенигородской биостанции МГУ (ЗБС, 55 км западнее Москвы). Доли влияния факторов “популяция” (в пределах Чернобыльского р-на) и “возраст”, а также факторов “регион” (Чернобыльский р-н и ЗБС) и “возраст” оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (модуль Variance Components в STATISTICA 6.0) методом вычисления средних квадратов (тип I). Для исключения влияния длины тела на репродуктивные характеристики использовали ковариационный анализ с длиной тела в качестве ковариансы (тоже с помощью модуля Variance Components, который не дает оценку доли влияния ковариансы). Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

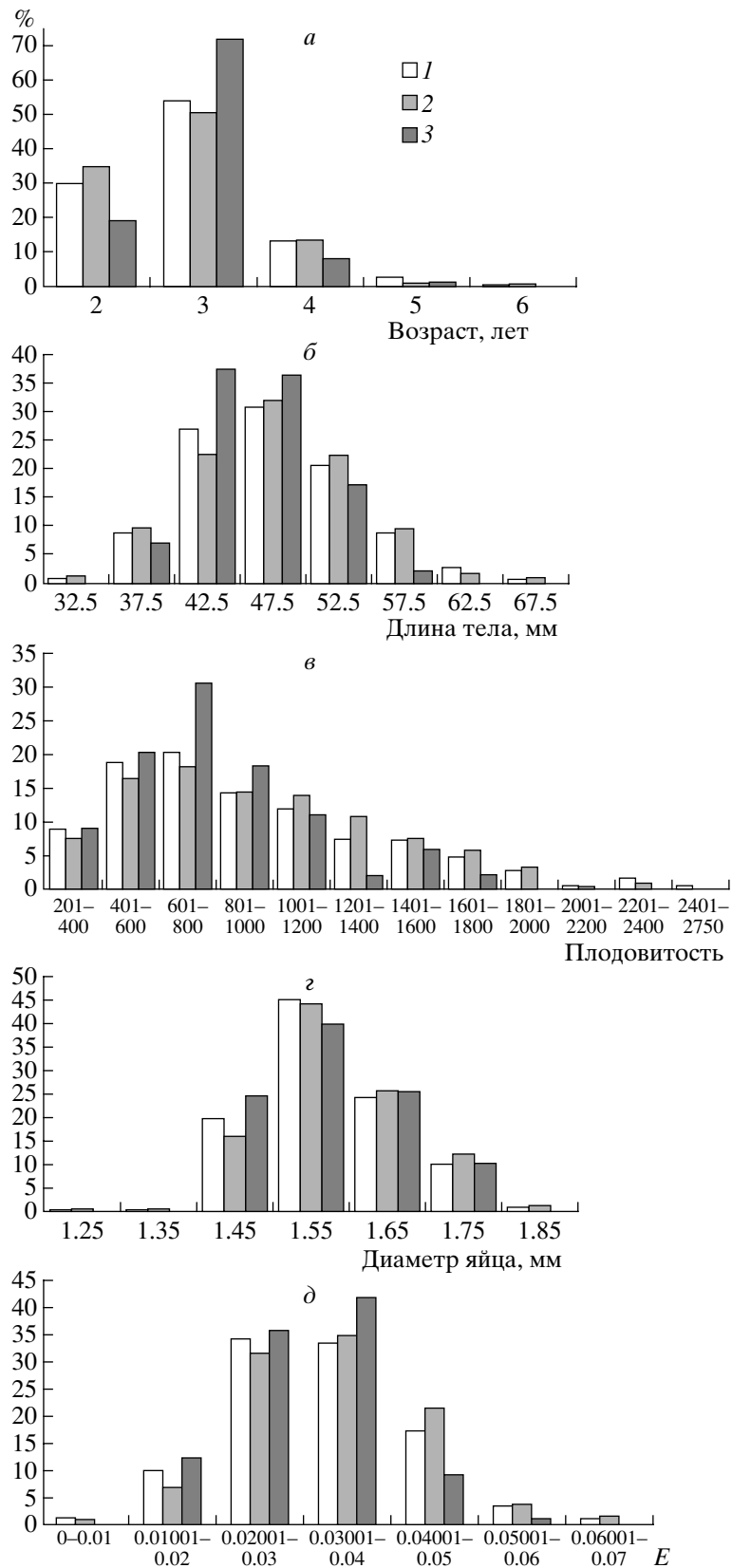
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Географические различия размерно-возрастного состава и репродуктивных характеристик

Сначала мы рассмотрим общие отличия чернобыльских популяций от популяции ЗБС, сравнивая данные, имеющиеся у нас для всех исследованных популяций этих двух регионов. Локальная изменчивость чернобыльских популяций, которую мы оцениваем, сравнивая контрастные популяции П1 и П2 (см. Материал и методика), рассматривается ниже.

**Возрастной состав.** В чернобыльских популяциях значительная часть самок начинает размножаться в 2-летнем возрасте, т.е. уже после второй зимовки, большинство же самок размножается в возрасте 3 лет. Доля самок, которые размножались в 4-летнем возрасте, была меньше доли 2-летних самок, а в еще более позднем возрасте на нерест приходили лишь единичные самки (рис. 1, а). В итоге распределение возрастов достоверно отличалось от нормального (положительная асимметрия, критерий Колмогорова-Смирнова:  $d = 0.283$ ,  $p < 0.01$ ). Совершенно иной была возрастная структура популяции ЗБС (Ляпков и др., 2006). В 2-летнем возрасте размножались лишь единичные самки, большинство же самок размножается в возрасте 3 или 4 лет, причем многие 4-летние самки размножаются в этом возрасте впервые. Среднее значение возраста также достоверно выше, чем у чернобыльских самок (табл. 1).

**Длина тела и ее возрастная динамика.** Наиболее заметным различием самок двух сравниваемых географических областей является более широкий диапазон изменчивости размеров у самок чернобыльских популяций. Длина тела самок ( $L$ ) в этих популяциях варьирует от 32.5 до 69 мм (рис. 1, б), а в популяции ЗБС – от 40 до 64 мм (Ляпков и др., 2006). При этом в чернобыльских популяциях среднее значение  $L$  у размножающихся самок достоверно меньше, чем на ЗБС ( $p < 0.001$ ), за



**Рис. 1.** Частотное распределение возраста (а), длины тела (б), плодовитости (в), диаметра яйца (г) и репродуктивного усилия (д) у самок чернобыльских популяций. Обозначения в легендах всех рисунков: 1 – все самки, 2 – самки из П1, 3 – самки из П2.

**Таблица 1.** Средние значения ( $X$ ) и коэффициенты вариации ( $CV$ , %) длины тела ( $L$ ), возраста и репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки

Регион	Выборка	Год	$n$	$L$ , мм		$F$		$D$ , мм		$E$		Возраст	
				$X$	$CV$	$X$	$CV$	$X$	$CV$	$X$	$CV$	$X$	$CV$
Чернобыль, Киевская обл.	П1	1988	52	44.14	12.67	670	47.99	1.513	3.67	0.0257	29.64	2.39	25.19
		1989	23	43.04	7.94	564	33.67	1.580	4.59	0.0277	25.31	2.62	19.00
		1990	24	43.63	9.01	620	24.43	1.533	5.91	0.0267	18.80	2.47	20.74
		1991	55	50.35	9.01	1237	34.35	1.627	5.35	0.0412	23.40	3.06	18.44
		1992	86	51.40	10.60	1174	33.69	1.626	5.02	0.0363	22.65	3.05	26.75
		Все годы	240	48.01	12.73	968	46.55	1.589	5.78	0.0334	30.17	2.82	25.73
	П2	1987	14	46.50	9.93	656	35.05	1.555	5.87	0.0253	29.18	2.64	23.96
		1988	15	51.67	7.79	1213	26.81	1.544	5.11	0.0319	18.03	3.33	18.52
		1990	28	43.93	9.64	565	25.81	1.518	3.80	0.0231	17.96	3.07	12.31
		1991	42	45.98	8.40	805	34.73	1.624	5.33	0.0346	21.61	2.74	18.14
		Все годы	99	46.33	10.21	779	41.70	1.572	5.76	0.0297	27.49	2.91	19.08
		Все 2-летние	То же	113	42.44	8.28	617	40.98	1.525	4.53	0.0276	30.99	
	Все 3-летние	»	205	48.30	8.36	960	40.93	1.593	5.19	0.0333	29.44		
	Все 4-летние	»	50	56.25	6.32	1460	35.39	1.648	5.02	0.0366	30.10		
Все 2-летние	»	10	59.00	4.59	1849	38.59	1.607	6.58	0.0379	41.27			
Все возрасты	»	402	47.89	12.82	932	51.84	1.579	5.59	0.0318	32.06	2.89	25.61	
ЗБС, Москов- ская обл.	То же	»	934	53.33	6.40	919	27.23	1.708	4.94	0.0300	24.30	4.26	22.22

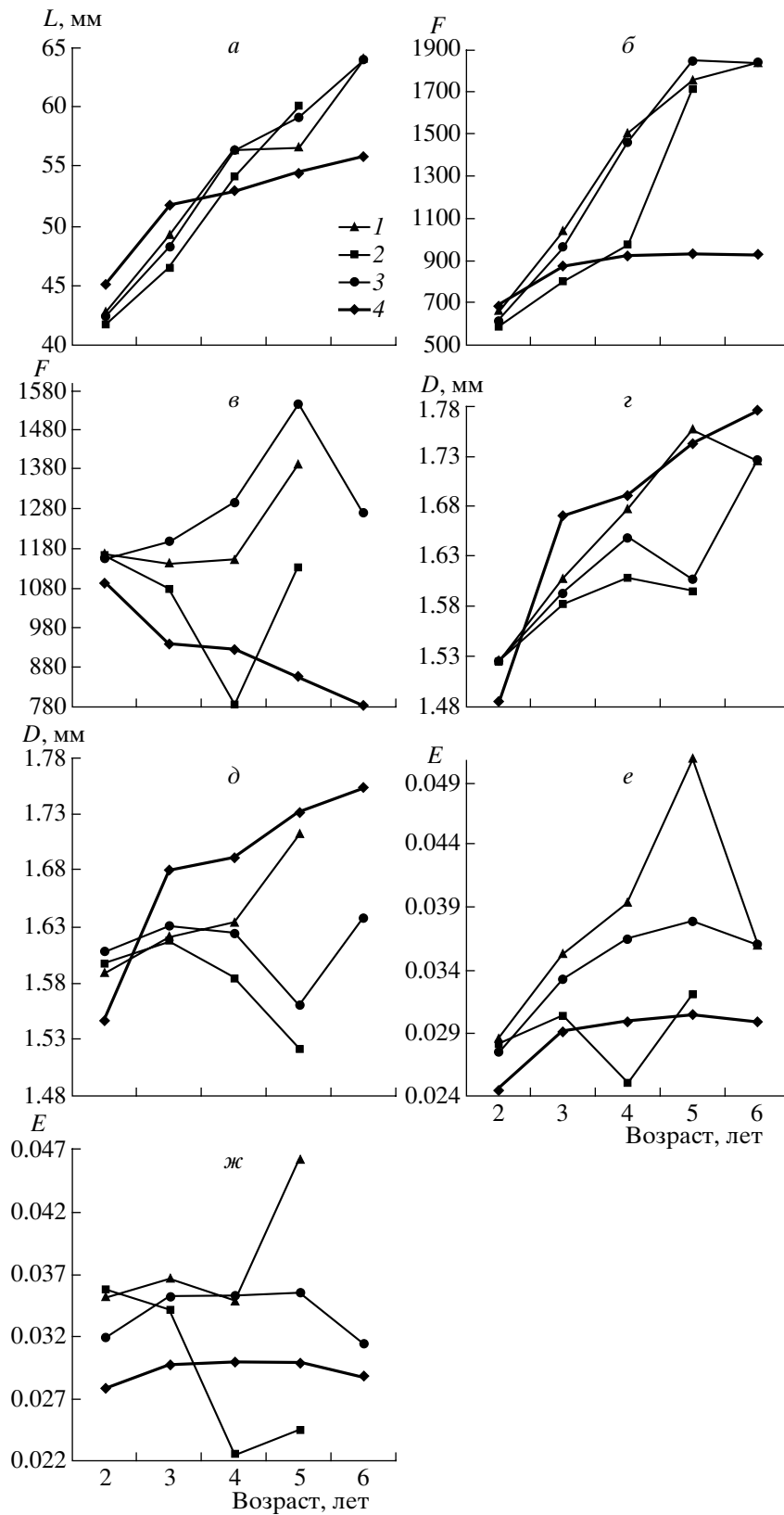
**Примечание.**  $F$  – плодовитость,  $D$  – диаметр яйца,  $E$  – репродуктивное усилие,  $n$  – объем выборки.

счет сравнительно низкой доли относительно крупных (более 50 мм) самок (рис. 1, б).

Из-за географического различия возрастной структуры сравнения средних значений и диапазона изменчивости длины тела недостаточно для характеристики различий в размерах и темпах роста самок. Для учета влияния возрастных различий мы использовали двухфакторный дисперсионный анализ: одним фактором был регион (градации – Чернобыльский р-н и ЗБС), другим – возраст от 2 до 6 лет (фиксированные градации обоих факторов). Результаты оценки влияния этих двух факторов на длину тела представлены в табл. 2 и на рис. 2, а. Оказалось, что 2- и 3-летние самки популяции ЗБС крупнее чернобыльских самок того же возраста, причем в 3-летнем возрасте, модальном для чернобыльских самок, эти различия достоверны (рис. 2, а). Далее чернобыльские самки растут с такой же, как и прежде, скоростью, а рост самок ЗБС замедляется. Поэтому в возрасте 4 лет и старше чернобыльские самки становятся (достоверно) более крупными. Однако поскольку большинство чернобыльских самок размножается в 2- и 3-летнем возрасте (рис. 1, а), средняя длина тела у них меньше, чем у самок ЗБС.

**Плодовитость.** Плодовитость ( $F$ ) чернобыльских самок варьирует в диапазоне от 140 до 3185 яиц ( $CV = 51.8\%$ ; см. рис. 1, в, табл. 1), а самок ЗБС – от 417 до 2138 яиц ( $CV = 27.2\%$ ; см. Ляпков и др., 2006). Из-за очень большой изменчивости различия средних значений величины  $F$  недостоверны (у самок ЗБС – несколько меньше), но, что важнее, по своей направленности они не соответствуют географическим различиям размеров самок. Как и в случае с  $L$ , частотное распределение величины  $F$  у чернобыльских самок имеет достоверную положительную асимметрию ( $p < 0.01$ ). Это еще одна причина, по которой простое сравнение средних значений плодовитости не выявляет достоверных географических различий в значениях этого признака.

Как и в случае с длиной тела, из-за сильных географических различий возрастной структуры сравнение средних значений и диапазона изменчивости  $F$  само по себе не дает ясного представления о различии репродуктивных стратегий. Для учета влияния возраста мы использовали двухфакторный дисперсионный анализ (те же градации факторов, как и для длины тела, – табл. 2). Достоверных различий между географическими областями не было обнаружено только для 2-летних самок, а в каж-



**Рис. 2.** Средневозрастные значения длины тела (*a*), плодовитости (*б*, *в*), диаметра яйца (*г*, *д*) и репродуктивного усилия (*е*, *ж*) у самок чернобыльских и подмосковной (ЗБС) популяций. *a*, *б*, *г* и *е* – средние значения данного признака, *в*, *д* и *ж* – скорректированные по длине тела средние значения (согласно результатам ковариационного анализа, подробнее см. в тексте). Обозначения в легендах всех рисунков: 1 – самки из П1, 2 – самки из П2, 3 – все самки Чернобыльского р-на, 4 – самки Московской обл.

**Таблица 2.** Величина (%) и достоверность (*p*) влияния факторов “регион” и “возраст” (верхняя часть таблицы), “популяция” и “возраст” (нижняя часть таблицы) на длину тела (*L*) и репродуктивные характеристики (*D*, *F*, *E*) по результатам дисперсионного (ANOVA) и ковариационного (ANCOVA) анализа

Признак	Фактор	ANOVA		ANCOVA	
		%	<i>p</i>	%	<i>p</i>
<i>L</i>	Регион (1)	31.27	0.034		
	Возраст (2)	2.59	0.000		
	1 × 2	33.52	0.000		
<i>D</i>	Регион (1)	48.92	0.019	30.29	0.031
	Возраст (2)	10.27	0.000	0	0.577
	1 × 2	2.80	0.005	9.13	0.001
<i>F</i>	Регион (1)	24.20	0.000	40.74	0.022
	возраст (2)	14.97	0.000	0	0.867
	1 × 2	43.88	0.000	8.99	0.000
<i>E</i>	Регион (1)	2.03	0.024	15.23	0.004
	Возраст (2)	6.10	0.019	2.80	0.000
	1 × 2	0	0.457	0	0.997
<i>L</i>	Популяция (1)	5.60	0.000		
	Возраст (2)	65.44	0.000		
	1 × 2	0	0.260		
<i>D</i>	Популяция (1)	2.48	0.000	4.78	0.247
	Возраст (2)	30.51	0.016	0.70	0.415
	1 × 2	2.33	0.172	3.31	0.150
<i>F</i>	Популяция (1)	16.99	0.000	15.34	0.118
	Возраст (2)	40.20	0.051	0	0.810
	1 × 2	1.80	0.051	7.24	0.024
<i>E</i>	Популяция (1)	12.64	0.003	7.12	0.223
	Возраст (2)	11.64	0.002	0	0.619
	1 × 2	5.55	0.009	6.74	0.040

**Примечание.** Методику вычисления долей дисперсии и условные обозначения признаков см. в тексте.

дом из более старших возрастов среднее значение *F* у черномыльских самок было выше (рис. 2, б, в).

Как было показано нами ранее для популяции ЗБС (Черданцев и др., 1997), влияние возраста на каждую из репродуктивных характеристик зависит от возрастных изменений длины тела. Такой же анализ был проведен и для черномыльских самок. Зависимость плодовитости от длины тела на юге ареала и в популяции ЗБС оказалась совершенно различной (табл. 3). Так, с увеличением размеров плодовитость у черномыльских самок росла гораздо быстрее, и среди особей крупнее 41.5 мм (т.е. у большинства особей) она была выше, чем у самок ЗБС такой же величины.

Из этого также следует, что у размножающихся черномыльских самок длина тела зависит от возраста сильнее, чем у самок ЗБС. Это подтверждается данными ковариационного анализа, в котором длину тела использовали в качестве ковари-

ансы (табл. 2). Как и предполагалось, в этом случае влияние фактора “возраст” стало недостоверным, хотя влияние взаимодействия “регион × возраст” оставалось достоверным. Различие результатов объясняется тем, что по мере взросления у черномыльских самок скорректированные (по длине тела) средние значения *F* увеличиваются, а у самок ЗБС – уменьшаются (рис. 2, в). Скорректированные средние *F* черномыльских самок были достоверно выше в каждом из возрастов, кроме 2 и 6 лет.

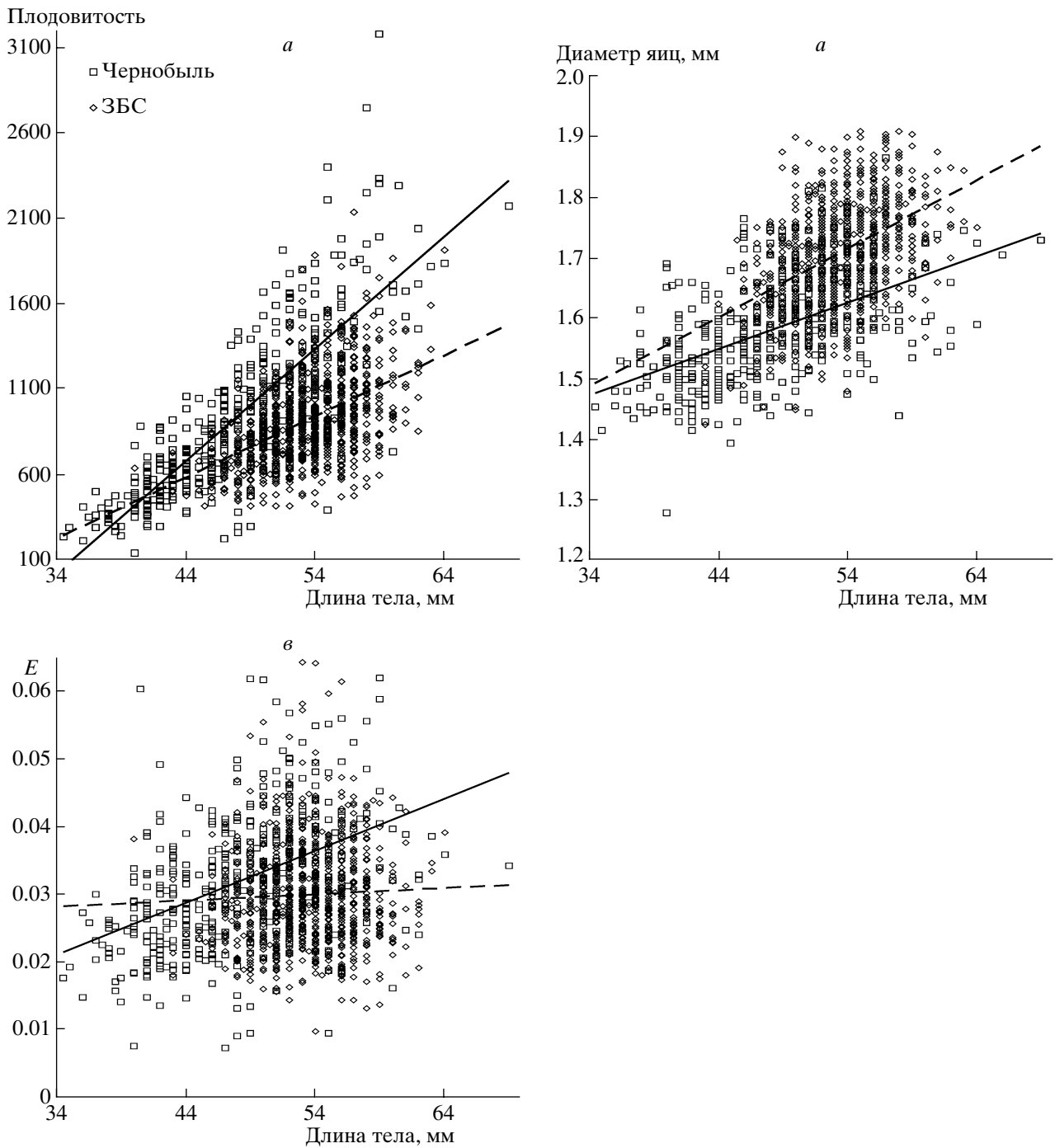
Взятые в совокупности приведенные выше данные доказывают, что популяции двух сравниваемых географических областей различаются структурной взаимодействием соматических и репродуктивных характеристик фенотипа, зависящих в свою очередь от типа онтогенеза. Это подтверждается при сравнении выборок, объединяющих всех самок данного региона независимо от возраста

Таблица 3. Взаимосвязь между репродуктивными характеристиками и длиной тела ( $L$ )

Регион	Признак	Выборка	$n$	$r$	$b$	
Чернобыльский р-н	$F$	Все самки	390	<b>0.810</b>	1.7781	
		$L \leq 51$ мм	286	<b>0.724</b>	1.7391	
		$L > 51$ мм	104	<b>0.433</b>	1.8183	
		2-летние	110	<b>0.768</b>	1.7196	
		3-летние	204	<b>0.744</b>	1.7763	
		Старше 3 лет	56	<b>0.508</b>	1.8174	
		П1	236	<b>0.838</b>	1.7836	
		П2	98	<b>0.743</b>	1.7418	
		$D$	Все самки	393	<b>0.526</b>	0.1185
			$L \leq 51$ мм	286	<b>0.459</b>	0.1165
			$L > 51$ мм	107	0.082	0.1228
			2-летние	110	<b>0.274</b>	0.1126
	3-летние		204	<b>0.437</b>	0.1203	
	Старше 3 лет		47	0.103	0.1230	
	П1		238	<b>0.624</b>	0.1200	
	П2		98	<b>0.444</b>	0.1183	
	$E$		Все самки	390	<b>0.446</b>	0.0008
			$L \leq 51$ мм	286	<b>0.406</b>	0.0010
			$L > 51$ мм	104	-0.099	-0.0003
			2-летние	110	<b>0.370</b>	0.0009
		3-летние	204	<b>0.447</b>	0.0011	
		Старше 3 лет	56	0.031	0.0001	
		П1	236	<b>0.484</b>	0.0008	
		П2	98	<b>0.275</b>	0.0005	
Московская обл.		$F$	Все самки	930	<b>0.488</b>	1.7160
			$L \leq 54$ мм	598	<b>0.420</b>	1.7140
			$L > 54$ мм	332	<b>0.273</b>	1.7184
			2- и 3-летние	184	<b>0.581</b>	1.7180
	4-летние		367	<b>0.494</b>	1.7212	
	Старше 4 лет		310	<b>0.408</b>	1.7069	
	$D$		Все самки	931	<b>0.460</b>	0.1347
			$L \leq 54$ мм	599	<b>0.372</b>	0.1326
			$L > 54$ мм	332	<b>0.139</b>	0.1383
			2- и 3-летние	184	<b>0.535</b>	0.1299
			4-летние	367	<b>0.306</b>	0.1323
			Старше 4 лет	310	<b>0.261</b>	0.1399
		$E$	Все самки	930	0.042	0.0001
			$L \leq 54$ мм	598	<b>0.125</b>	0.0004
			$L > 54$ мм	332	-0.039	-0.0002
			2- и 3-летние	184	<b>0.236</b>	0.0005
			4-летние	367	0.038	0.0001
			Старше 4 лет	310	<b>-0.117</b>	-0.0003

**Примечание.**  $n$  – объем выборки,  $r$  – коэффициент корреляции,  $b$  – показатель степени в уравнении  $Y = L^b$  (где  $Y$  – либо  $F$ , либо  $D$ ) или коэффициент линейной регрессии  $Y = a + bL$  (где  $Y = E$ ). Достоверные ( $p < 0.05$ ) значения  $r$  выделены жирным шрифтом.





**Рис. 3.** Зависимость плодовитости (а), диаметра яиц (б) и репродуктивного усилия (в) от длины тела у самок чернобыльских и подмосковной популяций. На рис. 3 и 4 показана также линейная регрессия данного признака по длине тела: чернобыльская популяция – сплошная линия, популяция ЗБС – пунктир.

(рис. 3, а). Скорректированное по длине тела (в соответствии с процедурой ковариационного анализа) среднее значение  $F$  чернобыльских самок равно 1079.1, а у самок популяции ЗБС – 771.9 ( $p < 0.01$ ). Таким образом, хотя самки чернобыльских популяций достигают половой зрелости в более раннем возрасте и при меньшей длине тела, они с

учетом этих размерных различий отличаются большей средней плодовитостью как в целом, так и в каждом из возрастов, начиная с 3 лет.

**Диаметр яиц ( $D$ ).** В чернобыльских популяциях некоторые самки откладывают очень мелкую икру ( $D = 1.28\text{--}1.40$  мм, см. рис. 1, 2), какой мы никогда не наблюдали в популяции ЗБС (Ляпков и др.,

2006). Максимальные значения при этом практически одинаковы (1.87 и 1.91 мм), а среднее значение  $D$  в чернобыльских популяциях достоверно ( $p < 0.05$ ) меньше (табл. 1).

Согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа (те же градации факторов, как и для длины тела, – табл. 2), средние значения  $D$  у самок ЗБС достоверно больше в возрасте 3, 4 и 5 лет (рис. 2, з, д). Добавление длины тела в качестве ковариансы выявило недостоверность влияния фактора “возраст”, хотя влияние взаимодействия “регион  $\times$  возраст”, как и в случае плодовитости, оставалось достоверным. Существование достоверного взаимодействия объясняется разнонаправленным изменением скорректированных средневозрастных значений  $D$ : у чернобыльских самок эти значения уменьшаются, а у самок ЗБС – наоборот, увеличиваются (рис. 2, д). При сравнении выборок, объединяющих всех самок данного региона независимо от возраста, преимущество самок популяции ЗБС по  $D$  выявляется во всем наблюдаемом диапазоне размеров самок (рис. 3, б). Скорректированные средние значения  $D$  чернобыльских самок (1.604 мм) также были достоверно ( $p < 0.01$ ) меньше, чем у самок популяции ЗБС (1.682 мм).

**Репродуктивное усилие.** Характер распределения, минимальные и максимальные значения репродуктивного усилия ( $E$ ) (рис. 1, д) у самок популяций двух регионов практически совпадают, однако изменчивость у чернобыльских самок существенно выше (табл. 1). Среднее значение  $E$  у чернобыльских самок (табл. 1) достоверно ( $p < 0.001$ ) выше, чем у самок ЗБС (табл. 1). Согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, это различие воспроизводится в возрастах 3, 4 и 5 лет. Если в эту схему дисперсионного анализа в качестве ковариансы добавить длину тела, то влияние возраста становится незначимым, как и в случае диаметра яиц (табл. 2). Различие объясняется тем, что у чернобыльских самок средневозрастные значения  $E$  с возрастом увеличиваются (рис. 2, е), в то время как скорректированные средние  $E$  практически не изменяются (рис. 2, ж). Вместе с тем в каждом из возрастов (3–5 лет) сохраняются достоверные различия между регионами по скорректированным средним значениям  $E$ . При объединении всех самок данного региона независимо от возраста также выявляется преимущество чернобыльских самок во всем наблюдаемом диапазоне размеров особей (рис. 3, в). Поэтому скорректированные средние значения  $E$  чернобыльских самок больше, чем у самок популяции ЗБС (соответственно 0.0331 и 0.0287,  $p < 0.01$ ). Таким образом, обобщенный показатель вклада в репродукцию ( $E$ ) у самок южных популяций в среднем выше, но вместе с тем величина  $E$  (с учетом различий в размерах) не меняется с возрастом у самок обоих регионов.

**Размеры сеголеток.** К концу лета длина тела чернобыльских сеголеток, усредненная по всем исследованным популяциям, равна 27.38 мм. Она достоверно больше средней длины тела сеголеток популяции ЗБС в аналогичное время года, равной 24.20 мм ( $F = 18.93$ ,  $p = 0.00002$ ). Именно поэтому, учитывая также более длительный сезон активности, значительная часть чернобыльских самок достигает половой зрелости уже перед 2-й зимовкой.

**Общая оценка различия репродуктивных стратегий.** Приведенные выше данные позволяют предполагать, что чернобыльские самки форсируют сроки своего созревания и увеличивают плодовитость и репродуктивное усилие, жертвуя ради этого увеличением размеров тела и яиц. Для большинства возрастных групп плодовитость и репродуктивное усилие чернобыльских самок достоверно выше, а размеры яиц достоверно ниже, чем у самок ЗБС. В течение всей жизни, за исключением периода достижения половой зрелости, чернобыльские самки растут быстрее и в конце концов становятся крупнее самок ЗБС. Однако поскольку большинство чернобыльских самок размножается в 2- и 3-летнем возрасте, средние значения длины тела размножающихся особей, а также размеров яиц, которые они откладывают, оказываются меньше. При этом, поскольку чернобыльские самки достигают сравнительно высокой плодовитости, общие затраты на репродукцию (величина  $E$ ) у них оказываются выше, несмотря на меньший размер яиц.

Принципиальное различие между самками двух регионов заключается также в характере возрастной динамики репродуктивных характеристик, нормированных по длине тела. У чернобыльских самок скорректированные по длине тела средние значения плодовитости увеличиваются, т.е. по мере взросления доля ресурса, направляемая на рост плодовитости, увеличивается, а у самок ЗБС – уменьшается (рис. 2, в). Противоположная картина наблюдается для доли ресурса, направляемой на увеличение размера яиц (рис. 2, д), что указывает на важность этого признака для более северной популяции. Единственной характеристикой, обладающей сходной возрастной динамикой у самок двух регионов, является нормированное репродуктивное усилие (рис. 2, ж), которое, однако, больше у чернобыльских самок в каждом из возрастов.

Аналогичные различия в распределении ресурса между ростом и репродукцией были найдены при сравнении равнинной и горной популяции *R. sylvatica*, экологически сходного с остромордой лягушкой (Berven, 1982). Наклон линий регрессии плодовитости, размера яиц и объема кладки в обеих популяциях были одинаковы, однако скорректированные по длине тела средние значения плодовитости и объема кладки были больше у самок равнинной популяции, а размеры яиц – у самок

горной популяции. Большинство самок равнинной популяции начинало размножаться на второй, а большинство самок горных популяций – на третий год жизни.

Как мы уже отмечали выше, самки, выросшие из сеголеток горной популяции, перенесенных в местообитание особей равнинной популяции, по средним значениям репродуктивных характеристик были сходными с резидентами горной популяции. Самки же, выросшие из сеголеток, перенесенных с равнины в горы, также, по крайней мере в течение нескольких лет размножения, сохраняли сходство с особями родительской популяции. Вместе с тем начало их размножения отодвигается на более поздний срок, как у резидентов горной популяции. Таким образом, межпопуляционные различия в характере распределения ресурса между ростом и размножением наследственны в большей мере, чем различия типа онтогенеза, что естественно, учитывая очевидное различие в широте нормы реакции соответствующих признаков фенотипа.

Наши результаты указывают на еще более высокий, чем у *R. sylvatica* (Berven, 1982), уровень дивергенции между географическими популяциями. Южные популяции отличаются от популяции ЗБС не только по скорректированным средним значениям  $F$ ,  $D$  и  $E$ , но и по наклону линий регрессии каждого из этих признаков по длине тела (рис. 3, а–в). Эти различия указывают на существенно более высокий вклад черномыльских самок (в сравнении с самками ЗБС сходного размера) не только в плодовитость, но и в репродуктивное усилие, несмотря на то что у самок ЗБС размеры яиц увеличиваются по мере роста самок быстрее, чем в южных популяциях. Сопоставив эти результаты с данными по *R. sylvatica*, можно сделать вывод, что описанные нами различия между географическими популяциями имеют адаптивное значение и ненулевую наследуемость.

Важно подчеркнуть, что географические размерные различия самок возникают не только из-за того, что черномыльские самки начинают размножаться в более раннем возрасте, но также из-за перераспределения ресурса между ростом и репродукцией, что позволяет черномыльским самкам при такой же длине тела, как у самок ЗБС, иметь более высокую плодовитость. Поскольку для самок, размножающихся на второй и третий годы жизни, более раннее начало размножения не связано с увеличением их размера, т.е. ускорением их роста, мы имеем дело с типичным примером педоморфоза (Gould, 1977). Вопрос, можно ли считать системную гетерохронию между репродуктивным созреванием и соматическим ростом адаптацией к географической среде, будет рассмотрен в заключительном разделе работы.

## РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ЛОКАЛЬНЫМИ ЧЕРНОМЫЛЬСКИМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ

Напомним (Материал и методика), что из двух подробно изученных черномыльских популяций одна (П1) недавно заселила луговой биотоп, другая же (П2) обитала в лесном биотопе неопределенно долгое время. Это дает возможность проверить “грубость” описанных выше географических различий, т.е. их устойчивость к локальной изменчивости условий среды.

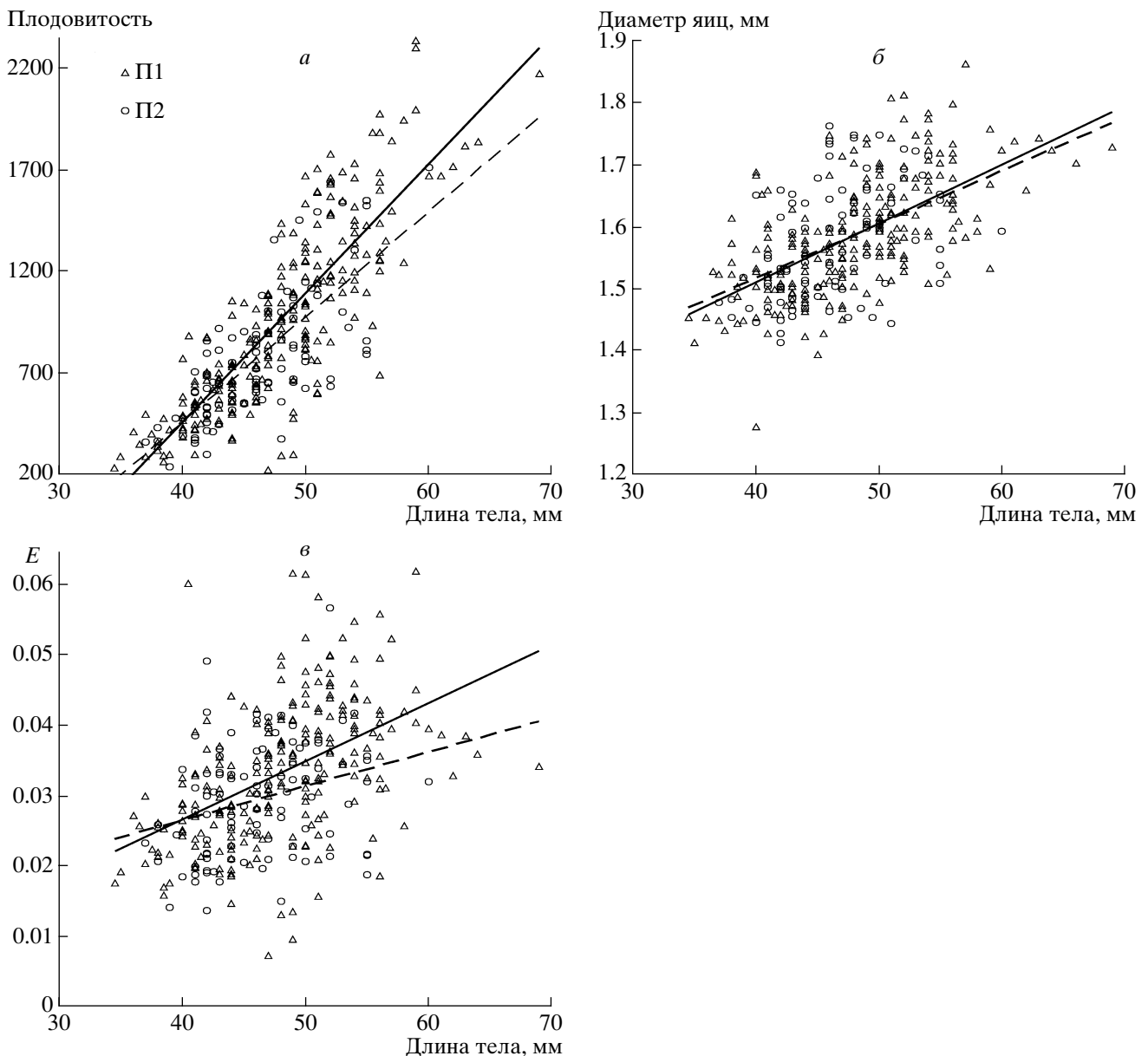
Самки из П1 были более крупными ( $p < 0.0001$ ; рис. 1, б, 2, табл. 1) и более плодовитыми ( $p < 0.0005$ ; рис. 1, в, 4, а). Размеры яиц самок двух популяций достоверно не различались ( $p = 0.271$ ; рис. 1, г, 4, б), и естественно, что репродуктивное усилие было выше у более крупных и более плодовитых самок из П1 ( $p < 0.005$ ; рис. 1, г, 4, в).

Различия самок из П1 и П2 вполне соответствовали различию их биотопов. В открытом, хорошо прогреваемом луговом биотопе лягушки должны расти быстрее, особенно в начальной фазе жизненного цикла. Действительно, в конце лета сеголетки из П1 были достоверно крупнее сеголеток из П2 (средние значения длины тела равны соответственно 28.19 и 24.20 мм,  $p < 0.001$ ). В соответствии с этим различием у самок из П1 была выше доля особей, размножающихся в 2-летнем возрасте (рис. 1, а), хотя достоверных различий по средним значениям возраста не наблюдалось (2.91 и 2.82,  $p > 0.05$ ).

Согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа (один фактор – “популяция”, другой – “возраст”, от 2 до 5 лет – табл. 2.), самки из П1, которые созревают быстрее, оказываются крупнее самок из П2 в возрасте 2, 3 (достоверно) и 4 лет (рис. 2, а). То же относится и к репродуктивным характеристикам, за исключением размера яиц. В возрасте 3 и 4 лет средние значения плодовитости (рис. 2, б), диаметра яиц (рис. 2, г) и репродуктивного усилия самок (рис. 2, е) из П1 достоверно выше, чем у самок из П2. Из этого следует, что биотопические различия локальных популяций в отличие от географических различий формируются в результате сопряженного изменения темпов роста и полового созревания в ответ на изменение условий среды (рис. 4).

Здесь, при интерпретации результатов, не возникает таких проблем, как при анализе географической изменчивости (см. выше), поскольку возрастная динамика роста лягушек и изменения их репродуктивных характеристик практически одинакова даже в “контрастных” популяциях П1 и П2. На длину тела, плодовитость и размеры яиц возраст самок влияет сильнее, чем их популяционная принадлежность, а на репродуктивное усилие оба фактора влияют примерно одинаково (см. табл. 2).

Сказанное подтверждается результатами ковариационного анализа (табл. 2). После добавления



**Рис. 4.** Зависимость плодовитости (а), диаметра яиц (б) и репродуктивного усилия (в) от длины тела у самок двух черномыльских популяций: П1 – сплошная линия, П2 – пунктир.

длины тела в качестве ковариансы влияние возраста на каждый из признаков стало заметно слабее и оставалось достоверным только для плодовитости и репродуктивного усилия (рис. 2, в, д, ж). Следовательно, как и в популяции ЗБС (Черданцев и др., 1997), для признаков  $F$  и  $E$  имеется собственная компонента изменчивости, не зависящая от возраста и отражающая, очевидно, различия условий местообитания.

Это важный результат, показывающий, что географическая и локальная изменчивость различаются отнюдь не масштабами, которые могут быть сходными (ср. Ищенко, 1999; Vershinin, 2002).

По своей связи с возрастом признаки в южных популяциях группируются точно так же, как в популяции ЗБС, в которой длина тела и размер яиц тоже больше зависят от возраста самок, а плодовитость и репродуктивное усилие – от типа популяции и (или) фазы движения численности (Черданцев и др., 1997). Следовательно, географическая изменчивость и изменчивость локальных популяций различаются не масштабом, а структурой, в том смысле, что только географические различия связаны с реорганизацией изменчивости. В популяции ЗБС рано размножающиеся лягушки раньше приступают к размножению именно потому, что быстрее растут (Ляпков и др., 2006), в то время как в черно-

быльской популяции сравнительно высокая плодовитость рано размножающихся самок покупается ценой ограничения роста.

### СТРУКТУРА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК

С точки зрения организации онтогенеза рассмотренные выше географические различия популяций являются следствием прежде всего ускоренного полового созревания самок без увеличения темпов роста (педоморфоз). Это подразумевает изменение структуры взаимодействия компонент репродуктивной приспособленности с соматическими признаками, прежде всего с размерами организма (Черданцев и др., 1997). Мы видели, что вклад увеличения размеров в плодовитость и репродуктивное усилие в черномыльских популяциях гораздо выше, чем у подмосковных лягушек.

Величины коэффициентов корреляции ( $r$ ) длины тела самок с их репродуктивными характеристиками приведены в табл. 3, где объединенная выборка всех черномыльских популяций сравнивается с выборкой ЗБС. Как и следовало ожидать, величины этих корреляций оказываются гораздо выше у черномыльских самок. Меньше всего это касается размеров яиц, признака, относящегося скорее к соматической, чем к репродуктивной сфере (см. Черданцев и др., 1997), а больше всего – репродуктивного усилия – признака, корреляция которого с размерами тела у самок ЗБС вообще не достоверна, если учитывать особей всех возрастных и всех размерных групп (см. табл. 3 и рис. 3, в).

В популяции ЗБС положительная связь длины тела с плодовитостью и репродуктивным усилием ослабевает с увеличением размера и возраста самок (Черданцев и др., 1997). То же самое наблюдается в черномыльских популяциях (см. табл. 3). Это означает, что связь размерных и репродуктивных характеристик в принципе не линейна, и именно это ограничивает вклад размеров особи в ее репродукцию независимо от географического положения и местообитания популяций (ср. Ляпков и др., 2006). Тем не менее для популяций разных регионов жесткость этого ограничения может варьировать, и в популяции ЗБС оно оказывается более жестким, так как корреляция длины тела с плодовитостью и с репродуктивным усилием падает с увеличением размера самок гораздо резче.

В табл. 3 указаны также величины коэффициента  $b$  в уравнении  $X = L^b$ , где  $X$  – одна из репродуктивных характеристик. Отличие этого коэффициента от единицы традиционно считается показателем положительной или отрицательной аллометрии (Huxley, 1932). В нашем случае из-за отмеченного выше уменьшения статистической корреляции между независимой ( $L$ ) и зависимыми (репродуктивные характеристики) переменными такая

связь принципиально не линейна, поэтому к интерпретации вычисленных значений величины  $b$  следует относиться с осторожностью. Так, в случаях, когда значения  $b$  оказываются меньше единицы, это является неизбежным следствием уменьшения статистической корреляции между переменными по мере увеличения одной из них, и у нас нет оснований подозревать здесь аллометрическую связь (Черданцев и др., 1997). Другое дело, если, несмотря на уменьшение статистической корреляции, величина  $b$  все равно больше единицы – в этом случае аллометрия реальна.

Именно так обстоит дело с зависимостью  $F$  от  $L$  (см. табл. 3), т.е. можно утверждать, что, чем больше абсолютные размеры самок, тем больше доля ресурса, которую особь может направить на увеличение плодовитости. У черномыльских самок величина  $b$  выше, из чего следует, что их расходы на репродукцию больше, чем у самок популяции ЗБС, приступающих к размножению в более позднем возрасте. Именно поэтому у черномыльских самок корреляция длины тела с репродуктивным усилием становится статистически достоверной (см. табл. 3).

Более тесная связь между  $L$  и  $F$  у черномыльских самок обнаруживается и при анализе главных компонент (ГК), в котором в качестве переменных были использованы  $L$ , репродуктивные характеристики ( $F$ ,  $E$  и  $D$ ) и возраст (табл. 4). Общая схема взаимодействия признаков соответствует той, что была описана нами ранее (Черданцев и др., 1997). В состав ГК-1 попадает сопряженная изменчивость репродуктивных характеристик, длины тела и возраста, и ее вклад в общую изменчивость выше у черномыльских самок (см. табл. 4). Состав ГК-2 отражает тот факт, что с возрастом репродуктивные траты уменьшаются, как у черномыльских самок, так и у самок популяции ЗБС. Наконец, в составе ГК-3 у черномыльских самок оказывается независимая изменчивость размеров яиц, а у самок ЗБС обнаруживается отрицательная связь между размерами яиц и размерами самих самок.

Для популяции ЗБС было показано (Черданцев и др., 1997) что у остромордой лягушки существуют два способа повышения плодовитости – зависящий и не зависящий от длины тела самок. В последнем случае плодовитость повышается путем изменения морфологических пропорций – относительного укорочения задних конечностей, т.е. увеличения индекса  $L/T$ , где  $T$  – длина голени. Такой способ увеличения плодовитости самки используют тогда, когда испытывают ограничения темпов роста, например, при высокой плотности населения сеголеток, из которых они вырастают (Черданцев и др., 1997).

У черномыльских самок величина этого индекса достоверно меньше, чем у самок ЗБС (соответственно 2.003 и 2.115,  $p < 0.001$ ), причем это разли-

**Таблица 4.** Значение факторных нагрузок на репродуктивные характеристики и возраст по результатам анализа главных компонент (ГК)

Выборка	Признак	ГК-1	ГК-2	ГК-3
Чернобыль, все популяции	<i>D</i>	-0.658	0.067	<u>0.748</u>
	<i>F</i>	<u>-0.897</u>	0.168	-0.386
	<i>E</i>	<u>-0.743</u>	0.644	-0.053
	Возраст	<u>-0.781</u>	-0.527	-0.052
	<i>L</i>	<u>-0.902</u>	-0.290	-0.073
	%	64.3	16.2	14.4
Чернобыль, П1	<i>D</i>	<u>-0.761</u>	0.216	-0.604
	<i>F</i>	<u>-0.903</u>	-0.282	0.300
	<i>E</i>	<u>-0.764</u>	-0.601	-0.167
	Возраст	<u>-0.813</u>	0.432	0.161
	<i>L</i>	<u>-0.905</u>	0.219	0.205
	%	69.2	14.4	11.0
Чернобыль, П2	<i>D</i>	-0.561	0.177	<u>0.806</u>
	<i>F</i>	<u>-0.855</u>	0.168	-0.479
	<i>E</i>	-0.634	<u>0.735</u>	-0.068
	Возраст	-0.651	<u>-0.667</u>	0.028
	<i>L</i>	<u>-0.895</u>	-0.307	-0.020
	%	53.5	22.8	17.7
Московская обл., все годы	<i>D</i>	<u>-0.642</u>	-0.439	0.517
	<i>F</i>	<u>-0.754</u>	0.572	-0.305
	<i>E</i>	<u>-0.675</u>	0.619	0.383
	Возраст	-0.503	<u>-0.627</u>	0.034
	<i>L</i>	<u>-0.718</u>	-0.351	-0.526
	%	44.1	28.4	15.7

**Примечание.** Здесь и в табл. 5 – доля (%) изменчивости, соответствующей данной главной компоненте. Обозначение признаков см. в тексте. Максимальные значения факторных нагрузок подчеркнуты.

чие не зависит от длины тела. Анализ главных компонент переменных *F*, *E*, *L*, *T* и *L/T* (табл. 5) показал, что у самок обеих географических популяций в составе ГК-1 оказывается сопряженная изменчивость репродуктивных (*E*, *F*) и размерных (*L*, *T*) характеристик. Это соответствует первому способу повышения плодовитости. Второму, не зависящему от размеров способу соответствует состав ГК-2. У самок популяции ЗБС вклад репродуктивных характеристик в эту компоненту изменчивости положительно коррелирует с укорочением задних конечностей, т.е. с увеличением индекса *L/T* за счет уменьшения *T* почти без изменения величины *L*. В объединенной чернобыльской выборке, а также выборке из популяции П1 вклад индекса *L/T* во ГК-2 также имеет положительную связь с репродуктивными характеристиками. И только в популяции П2 из-за уменьшения длины тела самок возникает небольшая отрицательная корреляция между *L/T* и *E* (см. табл. 5).

Очевидно, в этой популяции рост части самок ограничен, возможно, из-за более высокой плот-

ности населения сеголеток во время выхода из водоема – напомним, что по окончании метаморфоза сеголетки П2 мельче, чем сеголетки П1. Вместе с тем, как уже отмечалось, плодовитость самок из П2 достоверно ниже, чем у самок из П1. Индекс *L/T* у самок из П2 также достоверно ниже, чем у самок из П1 – соответственно 1.968 и 2.017. Эти различия, а также результаты анализа главных компонент позволяют утверждать, что самки П1 увеличивают свою плодовитость за счет относительного укорочения задних конечностей, однако в отличие от самок ЗБС, этот способ используется не в случае ограничения роста (наблюдаемого в П2), а наоборот, при более быстром росте.

#### ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОТБОР

Изменчивость локальных популяций – пример адаптивной изменчивости, т.е. оптимизации репродуктивной стратегии в данном типе местообитания. В открытом луговом биотопе, где обитает

Таблица 5. Значение факторных нагрузок на признаки по результатам анализа главных компонент (ГК)

Выборка	Признак	ГК-1	ГК-2	ГК-3
Чернобыль, все популяции	<i>F</i>	<u>-0.943</u>	-0.168	-0.156
	<i>E</i>	<u>-0.720</u>	-0.085	-0.675
	<i>L</i>	<u>-0.907</u>	-0.167	0.376
	<i>T</i>	<u>-0.931</u>	0.133	0.332
	<i>L/T</i>	0.256	<u>-0.964</u>	0.067
	%	63.3	20.2	14.7
Чернобыль, П1	<i>F</i>	<u>-0.948</u>	-0.206	-0.100
	<i>E</i>	<u>-0.742</u>	-0.249	-0.612
	<i>L</i>	<u>-0.917</u>	-0.106	0.377
	<i>T</i>	<u>-0.941</u>	0.163	0.290
	<i>L/T</i>	0.355	<u>-0.914</u>	0.197
	%	66.0	19.5	13.0
Чернобыль, П2	<i>F</i>	<u>-0.919</u>	-0.042	-0.260
	<i>E</i>	<u>-0.620</u>	0.524	-0.558
	<i>L</i>	<u>-0.872</u>	-0.453	0.145
	<i>T</i>	<u>-0.932</u>	-0.173	0.307
	<i>L/T</i>	0.341	<u>-0.791</u>	-0.506
	%	59.5	22.7	15.0
Московская обл., все годы	<i>F</i>	<u>-0.818</u>	-0.506	0.040
	<i>E</i>	<u>-0.509</u>	-0.734	0.389
	<i>L</i>	<u>-0.813</u>	0.265	-0.510
	<i>T</i>	<u>-0.839</u>	0.540	0.007
	<i>L/T</i>	0.219	-0.538	<u>-0.813</u>
	%	46.8	28.9	21.5

популяция П1, внешние условия способствуют относительно быстрому росту и созреванию лягушек, и, приступая к размножению в более раннем возрасте, они практически не теряют в плодовитости, так как более раннее начало размножения вполне компенсируется увеличением их размера. Здесь действительно особи используют все возможности, предоставленные им условиями среды.

Географические же различия, т.е. различия репродуктивных стратегий самок южных популяций и самок ЗБС, нельзя считать адаптивными в популяционно-экологическом смысле, подразумевающим оптимальное использование средового ресурса. Особи чернобыльской популяции, приступающие к размножению в более раннем возрасте, чем в средней полосе, и тем более на северо-востоке европейской части России (Луарков, 2005), не компенсируют своего более раннего созревания соответствующим увеличением темпов роста. Положительное влияние более мягкого климата на темпы роста сказывается лишь начиная с 4-летнего возраста. Таким образом, значительная часть потенциального ресурса географической среды остается невостребованной.

Вместе с тем принципиально иная ситуация была обнаружена в другой южной популяции остромордой лягушки, населяющей окрестности заповедника "Брянский лес" (юго-восток Брянской обл.). Это на 350 км восточнее, но всего на 1° севернее местообитаний чернобыльских популяций, и продолжительность сезона активности там даже немного меньше, чем для чернобыльских популяций. Самки этой популяции в каждом данном возрасте (начиная уже с 2 лет), превосходят и чернобыльских самок, и самок ЗБС не только в плодовитости, но и в размерах (Ляпков, 2007, в печати). Следовательно, возможность более полного использования климатического ресурса действительно существует, но не реализуется в чернобыльских популяциях. Единственное заметное отличие местообитания популяции заповедника "Брянский лес" – более высокая влажность из-за большего числа водоемов и влажных наземных биотопов и большей плотности растительного покрова. Поэтому наиболее вероятной причиной неполной компенсации раннего созревания у чернобыльских самок может быть низкая влажность их местообитаний, ограничивающая суточную активность

(прежде всего добывание пищи) в течение теплого времени года.

Особенности репродуктивной стратегии лягушек ЗБС также не позволяют считать ее оптимальной с точки зрения эффективности репродукции. Большинство самок впервые размножается после 3-летнего возраста, когда темпы их роста резко замедляются, а связь между репродуктивными характеристиками и длиной тела практически утрачивается. Однако, согласно данным более поздних лет (с 1998 по 2002 г., Ляпков, 2005), полученных для этой популяции на фоне резкого сокращения ее численности в связи с зарастанием (естественной сукцессией) основного нерестового водоема, темпы роста по достижении 3 лет уже не замедлялись и соответственно плодовитость также продолжала увеличиваться. Очевидно, в более ранние годы рост лягушек тормозился из-за высокой плотности сеголеток, выходящих из основного водоема. Начиная с 1991 г. выживаемость до завершения метаморфоза и соответственно численность и плотность сеголеток сразу после их выхода на сушу резко сократились (подробнее – см. Ляпков и др., 2006). Таким образом, уменьшения плотности населения сеголеток в начале их наземной жизни оказывается достаточно для перестройки онтогенетических корреляций (возникновению положительной корреляции между размером и плодовитостью у самок старших возрастов) и устранения инадаптивной связи между ростом и репродукцией.

Итак, в обеих исследованных частях ареала репродуктивные стратегии лягушек далеко не всегда достигают экологического оптимума. При ином соотношении темпов роста и полового созревания самок (что наблюдалось либо в другой южной популяции, либо на спаде численности в популяции ЗБС) величина вклада соматического роста в репродукцию может быть выше без ущерба для самого роста.

Поскольку онтогенез остается пластичным – изменчивость морфологических и репродуктивных характеристик в южных популяциях даже несколько выше, чем в популяции ЗБС, отбор, направленный на фиксацию средовых модификаций фенотипа, очевидно, отсутствует. В чернобыльских популяциях и популяции ЗБС отсутствуют также какие-либо признаки отбора, направленного на генетическую компенсацию (Grether, 2005) неблагоприятного воздействия условий среды. Вместе с тем, исходя из общих соображений, а также по аналогии с приведенными выше результатами исследований самок горной и равнинной популяции *R. sylvatica* (Berven, 1982), трудно себе представить, чтобы описанные географические различия имели нулевую наследуемость, т.е. чтобы отбор вообще отсутствовал.

Остается предположить, что основная причина формирования географических различий – разли-

чие широты нормы реакции и, как следствие, темпов эволюции признаков, “отслеживающих” изменение географической среды. Современная классификация (Gould, 1977) делит системные гетерохронии между формированием соматических и репродуктивных органов на акселерацию, неотение, педоморфоз и гиперморфоз. Представляется очевидным, хотя и не отмеченным в литературе, что две первые и две последние модуса совершенно различны по своему биологическому существу. Неотения и акселерация основаны на обычной индивидуальной изменчивости, влияющей на приспособленность, когда организму выгоднее поскорее уйти (акселерация) или, наоборот, задержаться (неотения) в экологической нише, которую он занимает на данной стадии онтогенеза. Последние же две моды, т.е. педоморфоз и гиперморфоз, формируются на основе внутрииндивидуальной изменчивости (А.С. Северцов, личное сообщение), которая скорее всего селективно нейтральна. Уже из этого следует, что темпы развития, в частности темпы полового созревания, являются признаком с более широкой нормой реакции, нежели темпы роста. Коррелированный отбор признаков с широкой и узкой нормой реакции невозможен, как невозможно коррелированное изменение параметров и переменных динамической системы (Черданцев, 2003), поэтому географическая изменчивость, описанная в нашей работе, относится к категории эписелекционных явлений (Северцов и др., 1991; Cherdantsev et al., 1996). Это означает, что первоначальное изменение (педоморфоз) нейтрально в отношении приспособленности и не выходит за пределы индивидуальной нормы реакции, однако чисто средовая фиксация нового типа онтогенеза сама по себе создает новые направления отбора.

Данные молекулярной филогеографии (Babik et al., 2004) говорят о том, что в период последнего оледенения остромордая лягушка существовала на европейской территории в виде немногочисленных рефугиумов. Массовое распространение и географическая дифференциация вида в Евразии происходили по мере потепления, т.е. эволюционно исходным для данного вида был холодный климат. Исходя из этих данных, мы считаем, что популяциям исходных рефугиумов, географически соответствующих современным южным популяциям, приходилось приспособляться к потеплению, популяции же, расселявшиеся вслед за отступающим ледником, должны были сохранять исходный тип онтогенеза. Именно это обстоятельство позволяет рассматривать педоморфоз как реальное направление эволюции.

В рассматриваемом нами случае более или менее очевидно, что именно делает отбор с лягушками южных популяций. Для этого достаточно сравнить чернобыльских самок с самками популяции ЗБС, размножающимися в самом раннем для них, т.е. 3-летнем, возрасте. В популяции ЗБС рано со-



зревают самки, которые при этом быстрее растут, а в чернобыльских популяциях за раннее размножение приходится платить уменьшением темпов роста в первые годы жизни. “Плата за адаптацию” – один из признаков действия отбора (Холден, 1935), который в данном случае направлен на увеличение репродуктивных трат. Это, однако, не является генетической компенсацией в обычном смысле (Grether, 2005), поскольку отбор не изменяет нормы реакции онтогенеза, а действует на признаки, норма реакции которых сужается в результате пedomорфоza.

Несмотря на пластичность темпов полового созревания, все исследованные южные популяции (не только чернобыльские, но и популяция Брянской обл.) имеют сходную возрастную структуру, при которой значительная доля самок начинает размножаться уже после второй зимовки. Как в чернобыльских популяциях, так и в популяции Брянской обл. модальный класс составляют 3-летние самки, а 2-летних самок гораздо больше, чем 4-летних. Местообитания южных популяций сами по себе не являются “неблагоприятными в отношении размера” в том смысле, в каком это понятие используется в популяционной экологии (Бигон и др., 1989), хотя бы потому, что на первую зимовку сеголетки уходят более крупными, чем в популяции ЗБС. Причиной, по которой особи воспринимают свое местообитание как неблагоприятное для увеличения размера, является устойчиво воспроизводимый на средовой (климатической) основе сдвиг онтогенеза в сторону пedomорфоza, изменяющий соотношение текущей и остаточной репродуктивной ценности (Fisher, 1930).

Именно из-за этого в южных популяциях лягушек более сильным становится влияние хищников, *не зависящее от размера жертвы*, в частности и от ее возраста (Lyarkov, 1999; Morrison, Negro, 2003). При этом именно сдвиг онтогенеза в сторону пedomорфоza не позволяет лягушкам ускорить свой рост в раннем возрасте и тем самым уменьшить свою гибель.

Относительная низкая выживаемость лягушек в течение всей наземной жизни достаточна для объяснения низкой частоты размножающихся особей старших возрастов. Лягушки южных популяций не могут отказаться от раннего размножения не только в силу изменения онтогенетической нормы, но и просто потому, что у них слишком мало шансов дожить до позднего возраста. Такое предположение подтверждается данными по демографическим характеристикам атлантической трески: повышение добычи (т.е. избирательной элиминации взрослых рыб) у побережья Лабрадора и Ньюфаундленда привело к более раннему половому созреванию при более мелких размерах, а последующий запрет на промысел привел к возврату популяции к исходному состоянию (Olsen et al.,

2005). Согласно результатам моделирования (Taborsky et al., 2003), увеличение доли независимой от размеров смертности ведет к укорочению периода роста до наступления половой зрелости и более раннему началу размножения.

Отметим также, что в южных популяциях высокие темпы роста сразу по окончании метаморфоза необязательно сохраняются и в период достижения половой зрелости (т.е. после 1-й или 2-й зимовки). Так, к концу лета чернобыльские сеголетки достоверно крупнее сеголеток из популяции ЗБС и сравнительно малочисленны. Как правило (Lyarkov, 1999; Ляпков и др., 2001; Черданцева и др., 2006), это говорит о сравнительно низкой плотности их населения в период метаморфоза и высокой гибели в водной фазе жизненного цикла, а также в начале наземной жизни. Возможно, что крупные размеры сеголеток, которых они достигают к концу лета, связаны не только с более ранним выходом на сушу и соответственно более длительным периодом роста до ухода на первую зимовку, но и низкой плотностью их населения. Однако, как уже отмечалось, на второй и третий годы жизни чернобыльские самки растут медленнее, причем не только по сравнению с самками из популяции Брянской обл., но с самками из популяции ЗБС. Поэтому единственное объяснение их более медленного роста – сочетание большого репродуктивного усилия с ограничением суточной активности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Географические различия, описанные в этой работе, формируются на эписелекционном уровне, когда климатические условия влияют на онтогенез таким образом, что изменяется сам механизм воспроизведения репродуктивных характеристик. Темпы полового созревания самок оказываются более лабильным фенотипическим признаком, нежели темпы роста, и возникает чисто средовой механизм воспроизведения их соотношения, соответствующего пedomорфоzu – при относительно длительной – и гиперморфоzu – при относительно короткой начальной фазе жизненного цикла. Отметим, что более высокая пластичность темпов полового созревания по сравнению с темпами роста была обнаружена и при сравнении горных и равнинных популяций *R. sylvatica* (Berven, 1982), и ее, вероятно, можно считать основной предпосылкой к формированию географических различий у бурых лягушек.

Направление эволюции диктуется тем, что для признаков с относительно узкой нормой реакции просто нет генов, которые бы действовали на их фенотипическое значение так же сильно, как средовая модификация действует на признаки с широкой нормой реакции (Cherdantsev et al., 1996). В этом случае сопряженная эволюция признаков с широкой и узкой нормой реакции невозможна, за-

то средовая фиксация нового фенотипического значения сама по себе создает новое направление отбора. Действительно, если одна и та же модификация онтогенеза постоянно воспроизводится из поколения в поколение, то селективно-нейтральные вариации признаков с более узкой нормой реакции будут воспроизводиться с различной точностью в зависимости от того, насколько они соответствуют данной модификации – своего рода эписелекционный аналог отбора (Cherdantsev et al., 1996). Это, в частности, дает критерий для разграничения географической и локальной изменчивости, поскольку объяснение локальных межпопуляционных различий обычно укладывается в традиционную схему оптимизации репродуктивных стратегий.

Появление нового и при этом чисто средового механизма воспроизведения типа онтогенеза задает направление отбора, действующего оппортунистически (Креславский, 1987). Поскольку определенное соотношение темпов формирования соматических и генеративных признаков воспроизводится на негенетическом уровне, отбору легче усилить связь между размерами самок и их плодовитостью, чем создавать – непонятно, на какой основе, – генетический механизм единой регуляции темпов роста и полового созревания. Причиной скорее всего являются неблагоприятные последствия или просто невозможность сужения нормы реакции онтогенеза, которого требует оптимальное в популяционно-экологическом понимании приспособление популяций к географической среде (ср. Северцов, 1981).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 05-04-48701), РФФИ-БРФФИ (грант № 06-04-81027) и гранта Президента РФ государственной поддержки ведущих научных школ (1825.2003.4 тема 330-11).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 672 с.; Т. 2. 480 с.
- Иценко В.Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.
- Иценко В.Г., 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. ... докт. биол. наук. СПб: Зоол. ин-т РАН. 66 с.
- Кабардина Ю.А., 2004. Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек (*Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilss.): Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. 24 с.
- Креславский А.Г., 1987. Отбор по структурированным признакам и направленная эволюция. Журн. общ. биологии. Т. 49. № 2. С. 243–250.
- Ляпков С.М., 2007 (в печати). Географическая и возрастная изменчивость половых различий по длине тела и темпам роста бурых лягушек // Вопросы герпетологии: Матер. 3-го съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. Пущино – Москва. СПб: Зоол. ин-т РАН С.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2001. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 1. Динамика репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 4. С. 438–446.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2002. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. Т. 81. № 6. С. 719–733.
- Ляпков 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.
- Северцов А.С., 1981. Отбор на расширение нормы реакции // Журн. общ. биологии. Т. 42. № 3. С. 351–361.
- Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г., 1991. Эписелекционные процессы в эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 4. С. 464–475.
- Холден Дж.Б.С., 1935. Факторы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз. 303 с.
- Черданцев В.Г., 2003. Морфогенез и эволюция. М.: Т-во научн. изд. КМК. 360 с.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 2. С. 187–198.
- Черданцева Е.М., Черданцев В.Г., Ляпков С.М., 2007. Влияние размера яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в опыте, поставленном в нерестовом водоеме // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 3. С. 329–340.
- Шмальгаузен И.И., 1946. Факторы эволюции. М.: Наука, 160 с.
- Babik W., Rafinsky J., 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // J. Zool. Syst. Evol. Research. V. 38. P. 239–247.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L.J., Irwin J.T., Rafinski J., 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molec. Ecol. V. 13. P. 1469–1480.
- Berger L., Rybacki M., 1993. Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland // Alytes. V. 11. № 1. P. 17–24.
- Berven K.A., 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. 1. An experimental analysis of life history traits // Evolution. V. 36. № 5. P. 962–983.
- Berven K.A., Gill D.E., 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // Amer. Zool. V. 23. № 1. P. 85–97.

- Cherdantsev V.G., Kreslavsky A.G., Severtsov A. S.*, 1996. Episelective evolution // *Evolutionary Theory*. V. 11. P. 69–87.
- Conover D.O., Schlutz E.T.*, 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation // *Trends Ecol. Evol.* V. 10. P. 248–252.
- Day T., Rowe L.*, 2002. Developmental thresholds and the evolution of reaction norms for age and size at life-history transitions // *Amer. Natur.* V. 159. № 4. P. 338–350.
- Fisher R.A.*, 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press. 272 p.
- Gould S.J.*, 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press. 490 p.
- Grether G.F.*, 2005. Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation // *Amer. Natur.* V. 166. № 4. P. E115–E123.
- Huxley J.S.*, 1932. *Problems of Relative Growth*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 276 p.
- Ishchenko V.G.*, 2003. The measurement of reproductive effort in amphibians // *Russian J. Herpetol.* V. 10. № 3. P.207–212.
- Lyapkov S.M.*, 1999. Geographical and local variation of age structure and reproductive characteristics in *Rana arvalis* // *Current Studies in Herpetology*. IX Ordinary General Meeting of SEH. Le Bourget du Lac, Universite de Savoie. P. 295–304.
- Lyapkov S.M.*, 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // *Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12th Ord. Gen.Meeting Soc. Eur. Herpetol.*, August 12–16 2003. St. Petersburg / Eds Ananjeva N., Tsinenko O. *Russ. J. Herpetol.*, 12 (Suppl.). P. 187–190.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Univ. Press. 325 p.
- Miaud C., Guyetant R., Elmberg J.*, 1999. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps // *J. Zool. Lond. (A)*. V. 249. P. 61–73.
- Morrison C., Hero J.-M.*, 2003. Geographic variation in the life-history characteristics of amphibians: a review // *J. Animal Ecol.* V. 72. P. 270–279.
- Olsen E.M., Lilly G.R., Heino M., Morgan M.J., Bratney J., Dieckmann U.*, 2005. Assessing changes in age and size at maturation in collapsing populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 62. P. 811–823.
- Taborsky B., Dieckmann U., Heino M.*, 2003. Unexpected discontinuities in life-history evolution under size-dependent mortality // *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B*. V. 270. P. 713–721.
- Vershinin V.L.*, 2002. Ecological specificity of amphibian populations // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sofia: Pensoft Publ. V. 7. P. 1–161.
- Waddington C.H.*, 1940. *Organizers and Genes*. Cambridge: Univ. Press. 223 p.
- Waddington C.H.*, 1961. Genetic assimilation // *Advances in Genetics*. V. 10. P. 257–290.

## Geographic variation as a result of evolution of the traits with broad and narrow norms of reaction (*Rana arvalis*)

S. M. Lyapkov, V. G. Cherdantsev, E. M. Cherdantseva

*Biological Faculty, Moscow Lomonosov State University  
119992 Moscow, Leninskie Gory  
e-mail: lyapkov@mail.ru*

Females reproductive, size, and age characteristics were studied in isolated local populations of *Rana arvalis* in the southern part and northern parts of its range. The yearlings of the southern populations used to get larger by their first overwintering due to earlier beginning of the breeding season, as compared with the yearlings of the northern population. As a result, “southern” females become sexually mature at the age of two years while the “northern” ones become mature at the age three years. This causes geographic differences in age composition among two populations, the “southern” reproductive females being younger on average than the “northern” ones. The earlier male maturation in the first case is not compensated by respective rise of the growth rate; to the contrary, the “southern” females grow more slowly during the first two years of their life and appear to be smaller than the “northern” ones. These reproduction and growth patterns arise supposedly due to paedomorphosis, which causes specific reproductive characteristics, namely decrease of the egg size, increase of the reproductive effort and more strong correlation between female fertility and body size. Local and geographic differences are expressed not in the extent but in the structure of reproductive pattern, as no negative correlation was revealed between female reproductive age and body size in the southern populations. Southern habitats cannot be considered as “unfavourable with respect to body size”, so the geographic differences under consideration cannot be explained by optimization of the reproductive strategies at population level. Paedomorphosis appears as a result of the female maturation rate possessing a wider norm of reaction than the growth rate. At the same time, fixation of the specific growth rate narrows norm of reaction of some other characters important for the phenotype reproductive adaptiveness thus predetermining their subsequent evolution.