

УДК 597.828

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*) ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИЕЙ

© 2006 г. С. М. Ляпков, В. Г. Черданцев, Е. М. Черданцева

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119992

Поступила в редакцию 17.02.2005 г.

Анализ данных многолетних стационарных исследований (с 1987 по 1996 гг.) показал, что в популяции остромордой лягушки с увеличением возраста у самок данной генерации увеличивались средние значения длины тела и репродуктивных характеристик. Сильные межгодовые изменения длины тела и размеров яиц (но не плодовитости и репродуктивного усилия) были обусловлены также различиями в условиях теплого сезона, предшествующего размножению. Зависимость размеров яиц и репродуктивного усилия от размеров самок с возрастом ослабевает, и только связь плодовитости с длиной тела характеризуется положительной аллометрией. Выживаемость половозрелых самок зависела от предметаморфозной выживаемости и поэтому была выше у более ранних генераций, водная фаза которых проходила развитие в более благоприятных условиях. Только по достижении сравнительно высоких значений начальной численности генерации наблюдалось снижение скорости размножения (R_0) и тем самым – ограничение дальнейшего роста популяции. Увеличение начальной численности генерации оказывает сильное влияние на R_0 через снижение предметаморфозной выживаемости и более слабое влияние – через уменьшение длины тела и плодовитости 3- и 4-летних самок. Изменения численности ежегодно размножающихся самок остромордой лягушки были более резкими и менее длительными, чем у самок травяной лягушки симпатрической популяции. До существенного ухудшения условий предметаморфозного развития, “емкость среды” водной фазы жизненного цикла у остромордой лягушки была выше, поэтому численность популяции не подлежала столь жесткой отрицательной регуляции начальной численностью, как у травяной лягушки.

Механизмы регуляции численности традиционно принято разделять на зависящие и не зависящие от плотности (обзор см. Бигон и др., 1989; Nixon et al., 2002). У амфибий, как у животных со сложным жизненным циклом, последовательные фазы которого проходят в разной среде, различным может быть соотношение зависящих и не зависящих от плотности факторов, действующих на разных фазах жизненного цикла. В современных моделях регуляции численности амфибий, учитывающих это обстоятельство, на первый план выдвигаются зависящие от плотности факторы, действие которых ведет к возникновению отрицательной связи между темпами гибели особей в предыдущей (водной) и последующей (наземной) фазах жизненного цикла (Hellriegel, 2000; Vonesh, De la Cruz, 2002). Следствия таких моделей вполне согласуются с реально наблюдаемыми отсроченными эффектами начальной численности генерации (числом отложенных яиц). Так, у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в результате изменения репродуктивных характеристик и темпов гибели самок выживаемость особей в водной фазе цикла имеет отрицательную связь со скоростью размножения популяции (Ляпков и др., 2002, 2002а).

Вместе с тем, еще 25 лет назад было высказано предположение, что динамика гибели в водной и наземной фазах жизненного цикла амфибий зависит от соотношения “емкости” соответствующих экологических ниш (Wilbur, 1980). Если вид (или популяция) использует для размножения сравнительно небольшие водоемы, то численность выходящих на сушу особей будет ограничена их предметаморфозной выживаемостью, а наземные местообитания останутся “ненасыщенными”. В этом случае отрицательная (зависящая от плотности) связь между темпами гибели особей в предыдущей и последующей фазах цикла утрачивается, а с ней – и зависимость численности взрослых особей от начальной численности генерации. Напротив, если водные местообитания более емкие, чем наземные, то численность и плодовитость взрослых амфибий будет определяться преимущественно их плотностью. Возможен также еще один вариант, когда высокая емкость свойственна и водным, и наземным местообитаниям. В этом случае численность взрослых водоемах будет достигаться высокая начальная плотность генераций и, следовательно, регуляция будет осуществляться в обеих фазах. Следует

также отметить, что введенное задолго до Уилбура понятие "емкости территории" (Cole, 1954) строго не определено. Очевидно, вопрос о соотношении зависящих и не зависящих от плотности факторов регуляции численности в сложном жизненном цикле амфибий нуждается в дальнейшем исследовании (обзор см. Altwegg, 2003).

Для такого исследования бурые лягушки представляют собой удобный модельный объект. Численность размножающейся части популяции массовых видов может быть высокой (тысячи особей – Мантейфель, Бастаков, 1989; Ищенко, 1999; Ляпков, 2001, 2005), а их размножение обычно происходит в небольших, часто временных водоемах. Поэтому такие популяции могут характеризоваться высокой начальной плотностью, а также высокой численностью особей, покидающих нерестовые водоемы. Следовательно, плотностно зависящая регуляция численности может осуществляться и в водной, и в наземной фазах жизненного цикла. Кроме того, у массовых видов бурых лягушек даже в пределах одной популяции наблюдается высокая изменчивость как начальной численности, так и репродуктивных характеристик, обусловленная различиями между генерациями (Ищенко, 1999; Ляпков, 2005; Ляпков и др., 2001, 2001a, 2002, 2002a; Кабардина, 2004; Ishchenko, 2003). Многолетнее исследование популяции травяной лягушки Звенигородской биостанции МГУ (ЗБС, 55 км западнее Москвы) позволило выявить лимитирующее влияние начальной численности генерации на предметаморфозную выживаемость (Ляпков, Северцов, 1994), а также на репродуктивные и демографические характеристики самок (Ляпков и др., 2002, 2002a). Было показано, что повышение начальной численности снижает чистую скорость размножения до значений, меньших 1.

В 1987–1991 гг. нами были исследованы репродуктивные характеристики и размерно-возрастной состав самок остромордой лягушки (*R. arvalis*), отловленных в нерестовых водоемах ЗБС. У этого вида плодовитость, выживаемость и репродуктивная ценность самок ниже, чем у более крупной травяной лягушки (Ляпков и др., 2001, 2001a, 2002, 2002a). В 1989–1991 гг. были проведены отловы и массовое мечение молодежи, выходящей по завершении метаморфоза из нерестового водоема, в котором размножалась большая часть половозрелых остромордых лягушек популяции ЗБС (Ляпков и др., 2000). Затем в течение весенних сезонов 1992–1996 гг. проводили массовые отловы взрослых вблизи того же нерестового водоема и находили среди них особей, меченных по окончании метаморфоза. Общий уровень численности взрослых особей в этот период был существенно ниже, чем в более ранние годы исследования. В итоге, наши многолетние исследования позволили проследить динамику 10 последова-

тельных генераций самок (1982–1991 гг. рождения) и оценить взаимосвязь демографических и репродуктивных характеристик с начальной численностью этих генераций, а также с динамикой численности размножающейся части популяции. Поэтому в данной обобщающей работе были поставлены следующие задачи:

- 1) оценить масштабы изменчивости размеров тела, возраста и репродуктивных характеристик по результатам многолетних исследований одной популяции;
- 2) проанализировать зависимость репродуктивных характеристик от размеров самок, их возраста и численности;
- 3) установить характер зависимости чистой скорости размножения генерации и определяющих ее величин (выживаемости и плодовитости) от начальной численности генерации;
- 4) сравнить механизмы регуляции численности исследованной популяции остромордой лягушки и частично синтопической популяции травяной лягушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых самок остромордой лягушки отлавливали в амplexусных парах в период размножения в 1987–1991 гг. в нескольких лесных водоемах в окрестностях ЗБС. Отловы проводили в зарастающем торфяном карьере – основном нерестилище исследованной популяции, обеспечивающем регулярный выход сеголеток, а также в сравнительно небольших временных водоемах (в 1988–1989 гг.). Кладки от самок, пойманных в парах, были получены в аквариумах в лаборатории. Затем у самок измеряли длину тела, определяли плодовитость, а также измеряли диаметр яиц (с помощью линейки окуляр-микрометра бинокля с точностью до 0.05 мм). Плодовитость оценивали по измеренному объему кладки и объему фрагмента, содержащего известное число икринок. Величину репродуктивного усилия (E) рассчитывали по формуле: $E = FD^3/L^3$, где F – плодовитость, D – диаметр яйца, L – длина тела. Предложенный индекс (Черданцев и др., 1997) отражает объем всех откладываемых в данном сезоне яиц (кладки) относительно объема тела. Этот индекс можно использовать для оценки вклада в репродукцию, так как его связь с длиной тела принципиально сходна с зависимостью от длины тела самки относительного веса ее кладки. Это сходство подтверждается тем, что корреляция E с относительной массой кладки достаточно сильная. Так, у остромордой лягушки популяции ЗБС коэффициент корреляции двух этих показателей $r = +0.601$ (сборы 1998–2002 гг. – Ляпков, неопубл. данные), у травяной лягушки $r = +0.528$ (Ляпков и др., 2002). У популяции остромордой лягушки Талицкого р-на Свердловской обл. (Ishchenko, 2003) корреляция этих показателей слабее, хотя также достоверная ($r = +0.378, p < 0.001$).

У всех самок был определен возраст по общепринятой скелетохронологической методике. Из середины III фаланги IV пальца задней конечности были изготовлены поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха. Принадлежность самок к определенной генерации устанавливали на основании оценки их возраста. Данные по численности ежегодно размножавшихся самок (см. ниже) и возрастному составу позволили получить оценки численности самок каждого возраста в каждый год размножения и следовательно – выживаемости самок каждой генерации относительно начальной численности самок этой генерации. Начальную численность генерации рассчитывали как среднюю для данного года плодовитость, умноженную на число учтенных кладок, а для оценки начальной численности самок полученную численность делили на два.

В 1989–1991 гг. завершивших метаморфоз и выходящих на сушу из основного нерестилища особей метили групповыми метками, маркирующими год их рождения (подробнее см. Ляпков и др., 2000, 2001, 2001a). Затем, с 1992 по 1996 гг., проводили массовые отловы приходящих на размножение остромордых лягушек для выявления среди них меченых особей. Кладки от меченых по окончании метаморфоза и повторно отловленных самок были получены также в лаборатории. Длину тела самок, плодовитость и диаметр яйца определяли так же, как и в 1987–1991 гг. Кроме того, поскольку в 1992 г. все самки были представлены лишь 3-летними особями, плодовитость была определена еще и по выборке кладок, отложенных в естественные водоемы. У самок остромордой лягушки исследованной популяции в единичных случаях первое размножение происходит в возрасте 2 лет, однако и в 3-летнем возрасте размножаются далеко не все самки (Ляпков и др., 2001, 2001a). Поэтому для получения корректных оценок плодовитости, при обработке данных по генерациям 1989–1991 гг. р., среднюю плодовитость размножавшихся трехлетних самок умножали на поправочный коэффициент. Этот коэффициент рассчитывали как отношение численности всех самок данной генерации, доживших до 3-летнего возраста, к числу 3-летних самок, пришедших на размножение (подробнее см. Ляпков и др., 2001, 2001a).

По полученным данным можно проследить судьбу только каждой из генераций (но не отдельных особей), от времени определения начальной численности яиц до последнего размножения взрослых самок. Поэтому в качестве демографических показателей мы использовали общепринятые в популяционной экологии характеристики, основанные на таблицах выживания и возрастной плодовитости особей каждой генерации. Были оценены повозрастная выживаемость, чистая скорость размножения (R_0 – число потомков,

произведенных за все время существования данной генерации в пересчете на одну самку) и время генерации (T):

$$R_0 = \sum l_x m_x;$$

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x},$$

где m_x – средняя плодовитость возрастного класса x (в расчете на одну самку), l_x – доля особей, доживших до возраста x относительно начальной численности генерации (Бигон и др., 1989). Время генерации представляет собой оценку средней длительности существования данной генерации: это средний возраст, в котором родители произвели на свет своих потомков (Пианка, 1981).

Численность половозрелых самок остромордой лягушки, а также самок симпатрической и частично синтопической популяции травяной лягушки оценивали с помощью ежегодных (1982–2004 гг.) учетов кладок, помещаемых во все нерестовые водоемы, используемые популяциями этих двух видов (подробнее – см. Ляпков, 2005).

При обработке материала использовали электронные таблицы Excel и пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастной состав, репродуктивные характеристики и их возрастная и межгенерационная изменчивость

Длина тела (рис. 1a, табл. 1). Размеры самок, пойманных нами в период размножения, характеризовались в целом довольно высокой изменчивостью: длина тела составила от 40 до 64 мм. Распределение длины тела всей совокупности данных достоверно не отличалось от нормального. Вместе с тем, среднегодовые значения увеличивались от более ранних к более поздним годам наблюдений, даже несмотря на то, что в 1992 г. самки были представлены только 3-летними особями, а в 1993 г. – только 3- и 4-летними, тогда как ранее возраста самок изменялись от 3 до 9 лет. В итоге, частоты особей более крупных размеров у генераций 1989–1991 гг. р. (выборки 1992–1996 гг. на рис. 1a) были выше, а средние значения длины тела – достоверно¹ больше, чем у более ранних генераций (выборки 1987–1991 гг.).

Следует отметить, что длина тела размножающихся самок травяной лягушки популяции ЗБС была существенно больше (почти дискретно: среднее – 76.58 мм, пределы – от 56 до 97 мм, при-

¹ Достоверность различий по этому и другим признакам оценивали с помощью иерархического двухфакторного дисперсионного анализа, градациями 1-го фактора был ранний (1987–1991 гг.) или поздний (1992–1996 гг.) период взятия выборок, градациями 2-го – различные годы в пределах этих периодов.

чем доля особей с длиной тела менее 64 мм составляла всего 4.8% – см. Ляпков и др., 2002), чем у остромордых лягушек.

Возрастной состав (рис. 1б, табл. 1). Случайные в отношении возраста выборки были взяты в 1987–1991 гг. (см. Методику), поэтому на рис. 1б приведены возрастные распределения только для этих лет исследования. Большинство самок впервые размножились после 4-й зимовки (на нересте была поймана только одна 2-летняя самка, с длиной тела 45 мм), а 3-летних самок было меньше, чем 4-летних. Максимальный отмеченный возраст – 9 лет (с длиной тела 62 мм). Распределение возрастов в целом достоверно отличалось от нормального (положительная асимметрия). Все средние для различных лет наблюдений значения находились в пределах 4–5 лет.

Диаметр яйца (рис. 1в, табл. 1). Значение этого признака варьировало в пределах от 1.4 до 1.9 мм. Изменчивость этого признака была сходна с таковой длины тела и меньше, чем изменчивость возраста, плодовитости и репродуктивного усилия. Распределение размеров яиц в целом достоверно не отличалось от нормального. Различия между ранними и поздними выборками были выражены не столь сильно, как различия по длине тела (и недостоверны).

Плодовитость (рис. 1г, табл. 1). Минимальное отмеченное нами значение плодовитости составило 417 яиц, максимальное – 2138. В целом распределение этого признака достоверно не отличалось от нормального. По сравнению с другими признаками плодовитость характеризовалась наибольшей изменчивостью (табл. 1). Различия между ранними и поздними выборками были недостоверными. Полученные нами значения плодовитости (и средние, и лимиты) практически полностью совпадают с результатами исследования той же популяции в 1986 г. (Сурова, Черданцев, 1987)².

Репродуктивное усилие. Этот показатель (рис. 1д, табл. 1) характеризовался распределением, отличающимся от нормального (положительная асимметрия), и такой же высокой, как у плодовитости, изменчивостью. Среднее значение у ранних выборок было достоверно выше, чем у поздних. Самки травяной лягушки популяции ЗБС характеризовались достоверно меньшими значениями репродуктивного усилия (Ляпков и др., 2002).

С возрастом средние значения всех рассмотренных признаков обычно увеличивались (табл. 1). Наряду с этой тенденцией, в пределах каждого из возрастов наблюдались сильные различия между генерациями. Так, самки генераций 1983–1985 гг. р.

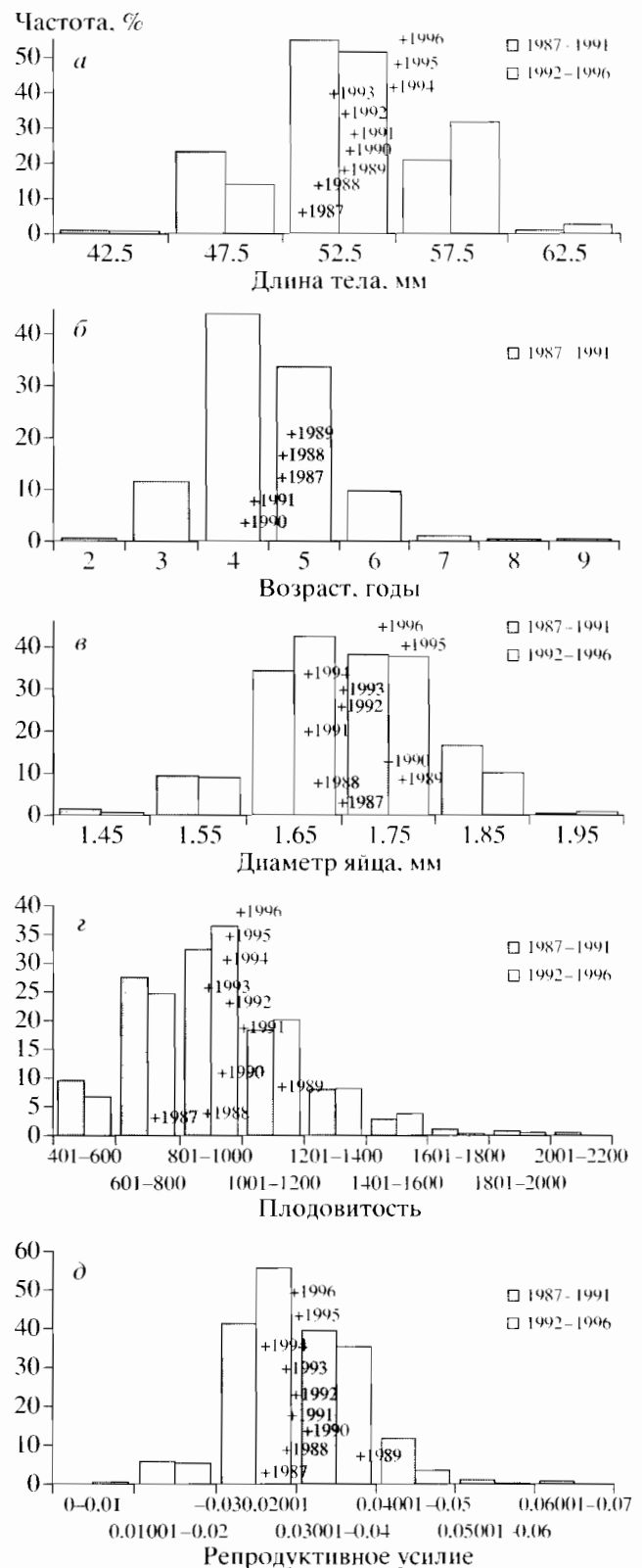


Рис. 1. Распределение (частота, %) характеристик размножающихся самок остромордой лягушки: длины тела (а), возраста (б), диаметра яйца (в), плодовитости (г) и репродуктивного усилия (д). Представлены объединенные по всем годам данные, крестиками отмечены среднегодовые значения.

² Сильное сходство результатов двух этих исследований выявлено и для размеров яиц (см. ниже).

Таблица 1. Средние значения (\bar{x}) и изменчивость (коэффициент вариации CV , %) размеров, возраста и репродуктивных показателей самок

Выборка	Длина тела			Плодовитость		Диаметр яйца		Репродуктивное усилие		Возраст		
	n	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	n	\bar{x}	CV
Всего	934	53.33	6.396	919	27.23	1.708	4.94	0.030	24.30	863	4.26	22.22
1987	87	50.99	6.748	734	24.90	1.689	4.90	0.027	21.65	81	4.54	22.83
1988	79	51.40	5.141	869	22.54	1.663	3.57	0.029	17.02	78	4.55	19.28
1989	122	52.93	5.044	1016	24.99	1.765	4.33	0.038	22.23	111	4.65	17.56
1990	107	53.92	6.078	922	27.42	1.745	5.02	0.031	21.84	99	4.15	23.43
1991	90	53.90	6.106	988	31.52	1.668	4.96	0.029	27.72	90	4.38	15.91
1992*	31			1461	26.87	1.766	2.53					
1992	74	53.57	5.656	958	24.07	1.694	4.87	0.030	21.75	67	3.00	0
1993	128	52.55	5.903	861	26.01	1.693	3.68	0.029	21.01	128	3.66	12.94
1994	126	54.45	5.520	931	23.73	1.669	3.91	0.027	20.12	122	4.33	12.76
1995	70	55.10	5.442	937	27.15	1.763	2.78	0.031	23.61	67	4.66	23.51
1996	51	55.49	8.585	987	24.52	1.735	6.29	0.030	16.09	20	6.15	9.55
3-летние	183	51.66	6.132	874	27.01	1.669	4.86	0.029	22.48			
4-летние	368	52.90	5.696	923	27.60	1.690	4.48	0.030	25.01			
5-летние	226	54.45	5.519	932	25.35	1.742	4.11	0.031	24.03			
6-летние	74	55.77	4.737	929	27.08	1.775	3.63	0.030	27.13			
7-летние	9	55.78	6.196	943	16.14	1.744	4.30	0.029	11.89			

Примечание. n – объем выборки.

* Оценка по выборке кладок из водосемов.

вплоть до 6 лет отставали в росте от самок более поздних (1989–1991 гг. р.) генераций (рис. 2а). Различия между двумя генерациями по средней для данного возраста длине тела были выявлены также у особей в возрасте от 3 до 7 лет из популяции Талицкого р-на (Ищенко, 1999).

По размерам яиц также наблюдались различия между генерациями, хотя они не соответствовали точно различиям по длине тела (рис. 2б). Средняя плодовитость 3-летних самок (рис. 2в) постепенно увеличивалась от генераций ранних лет исследований к более поздним, такая же закономерность наблюдалась и у 4-летних самок. Сходная тенденция изменений средних значений репродуктивного усилия (рис. 2г) наблюдалась у самок большинства возрастов.

Другая общая тенденция выражалась в однонаправленном изменении среднегодовых значений у особей различных (последовательных) генераций. Эти межгодовые изменения представляли собой реакцию на благоприятные (или, наоборот, неблагоприятные) условия теплого сезона, предшествующего размножению. Так, длина тела и диаметр яйца постоянно увеличивались у особей различных генераций (т.е. не только младших, но и более старших возрастов) с 1988 по 1990 гг. (см. рис. 2а, б). Это означает, что теплые

сезоны 1988, 1989 и 1994 гг. благоприятствовали увеличению длины тела и диаметра яйца, а увеличению плодовитости и репродуктивного усилия благоприятствовал также теплый сезон 1988 г. и не благоприятствовал сезон 1989 г. (с 1989 по 1990 гг. наблюдалось снижение репродуктивного усилия у трех различных генераций см. рис. 2г). Эти результаты представляют собой еще одно подтверждение важной роли факторов внешней среды, которые могут воздействовать на формирование репродуктивных характеристик в противовес влиянию увеличения размеров тела по мере взросления.

Таким образом, не зависящее от длины тела влияние теплых сезонов сказывается неодинаково на различные репродуктивные показатели, т.е. характер различий между генерациями в пределах данного возраста специфичен для каждого из рассмотренных признаков. Многолетняя тенденция ухудшения условий развития в водной фазе проявлялась в увеличении длины тела и репродуктивного усилия у поздних генераций по сравнению с ранними, но не вызывала изменений диаметра яйца и плодовитости.

Для получения количественных оценок силы влияния на репродуктивные характеристики возрастной группы, различий между генерациями, а

также длины тела был использован двухфакторный дисперсионный анализ (факторы "возраст" и "генерация") и ковариационный анализ, в котором в качестве ковариансы была добавлена длина тела (табл. 2). Фактор "генерация" был представлен 6 градациями (1984, 1985, 1986, 1989, 1990 и 1991 гг. р.), а фактор "возраст" – 3 градациями (3, 4 и 5 лет). Для всех признаков наибольшая доля изменчивости приходилась на остаточную дисперсию, т.е. была обусловлена иными причинами, а влияние возраста было всегда сильнее, чем генерации. Наиболее сильное влияние два этих фактора оказывали на длину тела, влияние возраста на диаметр яйца было также достоверным. Однако на плодовитость и репродуктивное усилие каждый из факторов не оказывал достоверного влияния. Результаты ковариационного анализа подтвердили важную роль размеров тела в формировании репродуктивных характеристик. После добавления в качестве ковариансы длины тела, влияние возраста на диаметр яйца уменьшилось и стало недостоверным, на плодовитость и репродуктивное усилие – также уменьшилось (осталось недостоверным). Вместе с тем, и дисперсионный, и ковариационный анализ выявил достоверное влияние взаимодействия двух факторов (табл. 2), что указывает на значение различий между годами (см. рис. 2).

Сравнительно сильное влияние различий в возрасте (по сравнению с влиянием пола и популяции) было также показано при анализе соотношения географической и внутривидовой изменчивости длины тела (Ищенко, 1999). В многолетнем исследовании (Verzhinin, 2002) были выявлены не только сильные различия по среднегодовой плодовитости у отдельных городских и пригородных популяций остромордых лягушек г. Екатеринбурга, но и синхронность наиболее сильных подъемов и спадов во всех исследованных популяциях. В тех же популяциях изменялся синхронно и средний диаметр яйца, однако направления этих изменений не совпадали с изменениями плодовитости.

Взаимосвязь репродуктивных характеристик с длиной тела и возрастом

Чтобы оценить общий характер зависимости репродуктивных характеристик от длины тела самок и возраста, мы использовали объединенную по всем генерациям выборку. С длиной тела достоверной положительной корреляцией связаны плодовитость и диаметр яйца, но не репродуктивное усилие (табл. 3). Зависимость репродуктивных характеристик от размеров самок существенно нелинейная. Плодовитость при этом связана с длиной тела положительной, а диаметр яйца и репродуктивное усилие – отрицательной аллометрической зависимостью (табл. 3).

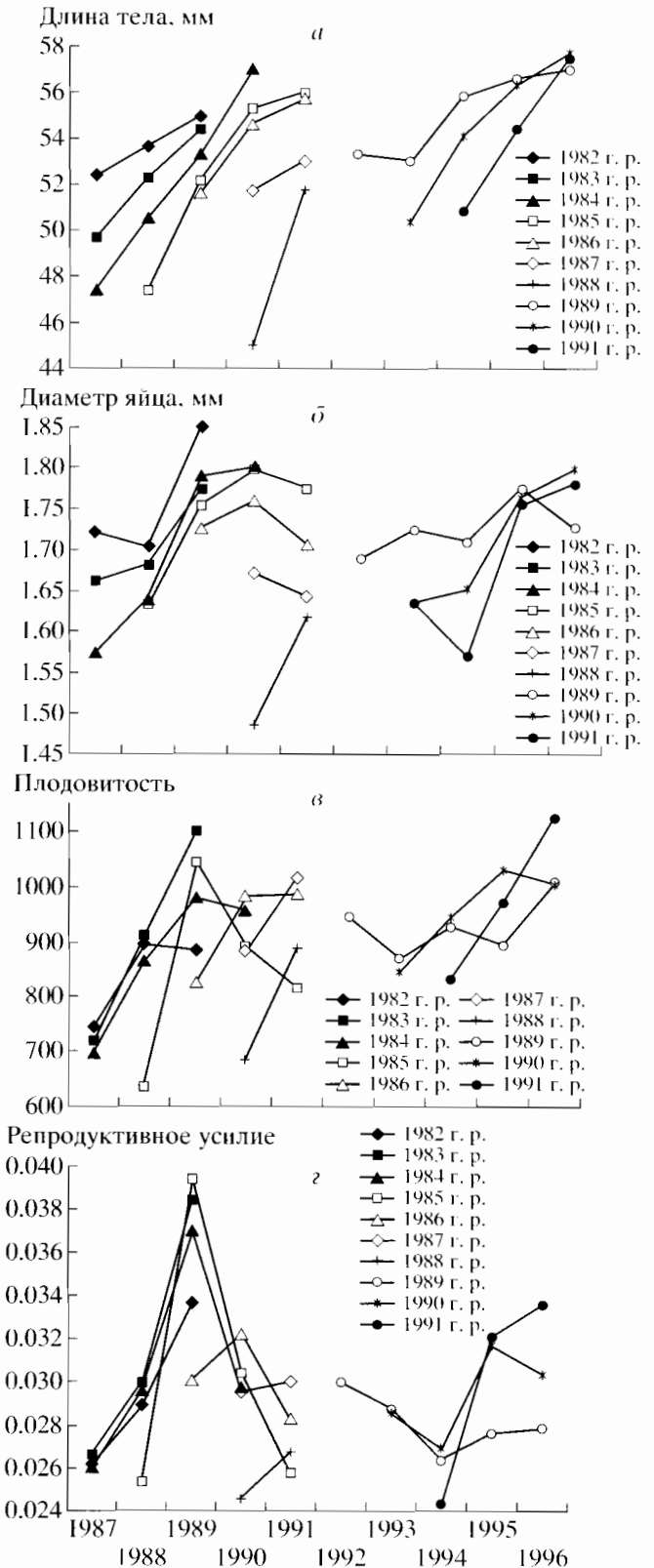


Рис. 2. Изменение по возрастам (по оси X) среднегенерационных значений (по оси Y) длины тела (а), диаметра яйца (б), плодовитости (в) и репродуктивного усилия (г).

Таблица 2. Доля влияния факторов "генерация" (год рождения) и "возраст" на размеры и репродуктивные характеристики самок остромордой лягушки

Признак	Фактор	Доля влияния (%)			
		Схема 1	Схема 1а	Схема 2	Схема 2а
Длина тела	Генерация (1)	<u>13.19</u>		<u>12.18</u>	
	Возраст (2)	<u>34.16</u>		<u>39.10</u>	
	1 × 2	<u>6.36</u>		4.62	
Диаметр яйца	Генерация (1)	0.00	0.00	0.00	0.00
	Возраст (2)	<u>24.06</u>	9.99	<u>31.89</u>	<u>17.80</u>
	1 × 2	<u>32.01</u>	<u>37.42</u>	<u>27.37</u>	<u>31.82</u>
Плодовитость	Генерация (1)	0.00	0.00	0.00	0.00
	Возраст (2)	9.08	0.00	6.16	0.82
	1 × 2	<u>9.74</u>	<u>7.88</u>	5.67	<u>8.79</u>
Репродуктивное усилие	Генерация (1)	0.00	0.00	0.00	0.00
	Возраст (2)	2.17	0.64	2.52	0.90
	1 × 2	<u>27.53</u>	<u>27.66</u>	<u>22.66</u>	<u>23.30</u>

Примечания. Подчеркнутые значения соответствуют достоверному влиянию ($p < 0.05$) данного фактора. Схемы 1 и 2 соответствуют двухфакторному (полному) дисперсионному анализу. В схеме 1 долю влияния оценивали по сумме квадратов (тип III), в схеме 2 – по модели "остаточного максимального правдоподобия" (REML). Схемы 1а и 2а соответствуют ковариационному анализу и отличаются от схем 1 и 2 добавлением длины тела в качестве ковариансы (влияние длины тела на все признаки достоверное).

Таблица 3. Зависимость репродуктивных характеристик самок остромордой лягушки от их длины тела (L) и возраста (объединенные по всем годам данные)

Признак (Y)	Длина тела (X)		
	r	a	b
Плодовитость, все	<u>0.488</u>	0.246	2.067
$L \leq 54$ мм	<u>0.420</u>	0.047	2.491
$L > 54$ мм	<u>0.273</u>	0.153	2.183
Диаметр яйца, все	<u>0.460</u>	0.417	0.354
$L \leq 54$ мм	<u>0.372</u>	0.345	0.403
$L > 54$ мм	<u>0.139</u>	0.815	0.189
Репродуктивное усилие, все	0.042	0.015	0.169
$L \leq 54$ мм	<u>0.125</u>	0.002	0.684
$L > 54$ мм	-0.039	0.102	-0.302
		Возраст (X)	
Длина тела	<u>0.392</u>	45.579	0.110
Плодовитость	0.064	807.511	0.087
Диаметр яйца	<u>0.404</u>	1.504	0.089
Репродуктивное усилие	0.026	0.028	0.039

Примечание. r – коэффициент корреляции, a , b – параметры уравнения $Y = aX^b$. Подчеркнуты значения r , которые достоверно отличаются от 0. При анализе зависимости от длины тела (верхняя часть таблицы) приведены значения r , a и b у всех особей в выборке, а также отдельно у мелких ($L \leq 54$ мм) и крупных ($L > 54$ мм) самок.

Напомним (см. Мина, Клевезаль, 1975; Черданцев и др., 1997), что само по себе отклонение от единицы величины коэффициента b в уравнении $X = L^b$, где L – длина тела, а X – одна из репродуктивных характеристик, не обязательно означает, что X увеличивается быстрее или медленнее, чем L . Такой вывод можно сделать только при условии, что величина статистической корреляции между функцией и ее аргументом одинакова для всей области ее определения. В нашем случае у мелких (более молодых и потому быстрее растущих) самок корреляция длины тела с каждой из репродуктивных характеристик и наклон соответствующих линий регрессии больше, чем у крупных (более старых) самок (табл. 3). Этого достаточно для объяснения кажущейся отрицательной аллометрической зависимости диаметра яйца и репродуктивного усилия от длины тела особи, но в случае плодовитости дело обстоит иначе. Несмотря на возрастное снижение корреляции между плодовитостью и размером особи, кривая зависимости плодовитости от L продолжает загигаться вверх ($b > 1$), то есть это действительно аллометрическая зависимость: чем больше абсолютные размеры самок, тем больше доля ресурса, которую особь может направить на репродукцию.

Описанная связь между динамикой репродуктивных характеристик и размерами оказывается такой же, как и у травяной лягушки. Это касается как корреляции длины тела с диаметром яйца, плодовитостью и репродуктивным усилием

(у травяной лягушки – соответственно, 0,439; 0,496 и –0,058, у остромордой – см. табл. 3), так и величины показателей степени в уравнении $X = L^b$, где L – длина тела: у травяной лягушки – соответственно, 0,130; 1,715 и –0,896, у остромордой 0,135; 1,716 и –0,883. У обоих видов зависимость репродуктивных характеристик от размера особи с возрастом ослабевает, и только связь плодовитости с размерами является настоящей аллометрической зависимостью. Именно потому, что у обоих видов в уравнении зависимости плодовитости от длины тела значение b велико (≈ 2), увеличение размеров травяной лягушки дает столь значительный выигрыш в плодовитости.

С возрастом положительной корреляцией (достойной, но не сильной) связаны длина тела и диаметр яйца (табл. 3). Средняя длина тела у 3-летних, 4-летних и 5-летних самок (см. табл. 1) достоверно различались между собой ($p < 0,01$, по результатам однофакторного дисперсионного анализа и множественных сравнений). Такая же возрастная динамика была выявлена и для диаметра яйца: среднее значение у 3-летних самок было достоверно меньше, чем у всех других возрастов, у 4-летних – меньше, чем у 5-летних, а у 5-летних – меньше, чем у 6-летних. Однако, как уже отмечалось выше, это увеличение диаметра яйца обусловлено, прежде всего, увеличением длины тела по мере взросления. Корреляции возраста с плодовитостью и с репродуктивным усилием близки к нулю и недостоверны.

Наряду с вычислением регрессий и корреляций отдельных пар признаков, для получения более общей картины взаимосвязи длины тела самок, возраста и репродуктивных характеристик, был применен анализ главных компонент (ГК). Для наиболее отчетливого выделения групп взаимосвязанных признаков (Окунь, 1974) использовали “вращение осей” (методом “varimax normalized”). Особенности взаимосвязей признаков, т.е. их факторные нагрузки (совместный вклад в каждую из трех ГК) были сходными у самок различных возрастов. Это позволило объединить все возраста, которыми в разные годы была представлена каждая генерация, а также добавить возраст в совокупность анализируемых признаков. Результаты анализа различных генераций были сходными, поэтому в качестве примера приводятся данные только 1990 г. р. (табл. 4). Плодовитость сильно коррелировала с репродуктивным усилием, внося наибольший вклад либо в 1-ю, либо во 2-ю ГК. Остальные признаки вносили наибольший вклад в другие (обычно 3-ю или 4-ю) ГК. Доли от общей изменчивости, приходящиеся на каждую из этих ГК, были приблизительно равными и обычно не ниже 20%.

Структура взаимосвязи признаков могла изменяться и вследствие различий между годами про-

Таблица 4. Структура взаимосвязей (факторные нагрузки, подчеркнуты максимальные значения) признаков у самок остромордой лягушки

Выборка	ГК	Признак				
		длина тела	возраст	диаметр яйца	плодовитость	репродуктивное усилие
1990 г. р.	1	0,25	0,37	<u>0,92</u>	–0,11	0,23
	2	0,10	0,08	0,11	<u>0,86</u>	<u>0,97</u>
	3	<u>0,90</u>	0,33	0,20	0,48	–0,10
	4	0,33	<u>0,87</u>	0,32	0,09	0,04
1994 г.	1	0,18	0,26	<u>0,95</u>	–0,18	0,19
	2	0,06	–0,01	0,05	<u>0,86</u>	<u>0,97</u>
	3	<u>0,96</u>	0,17	0,16	0,47	–0,14
	4	–0,19	<u>–0,95</u>	–0,27	0,01	0,00
Все годы вместе	1	0,10	0,00	0,10	<u>0,89</u>	<u>0,96</u>
	2	0,22	0,19	<u>0,95</u>	–0,14	0,26
	3	<u>0,95</u>	0,17	0,20	0,43	–0,12
	4	0,20	<u>0,97</u>	0,20	0,01	0,00

ведения исследования. Однако результаты анализа данных разных лет были сходными, поэтому в табл. 4 приведены только результаты анализа выборки 1994 г. (в качестве примера) и объединенных по всем годам данных. Во все без исключения годы возраст не обнаруживал сильной корреляции ни с одним из признаков. Плодовитость по-прежнему сильно коррелировала с репродуктивным усилием. В отличие от травяной лягушки (Ляпков и др., 2002), не наблюдалось сильной корреляции плодовитости с длиной тела, что объясняется эффектом меньших размеров остромордых лягушек (см. выше). Как и в случае различных генераций, в структуре изменчивости плодовитости и диаметра яйца существует компонента, не зависящая ни от общих размеров, ни от возраста. По всей видимости, эту компоненту следует интерпретировать как изменчивость, обусловленную различиями между годами (см. предыдущий раздел). Следует отметить, что и взаимосвязь плодовитости с диаметром яйца имеет две составляющие (табл. 4, все годы вместе): по 1-й ГК корреляция между ними слабая положительная, по 2-й ГК (с небольшим вкладом длины тела, но максимальным вкладом диаметра яйца) – отрицательная. Это подтверждается и различиями в коэффициентах корреляции плодовитости и диаметра яйца: обычная параметрическая корреляция – нулевая (–0,051), а частная корреляция, с исключением влияния длины тела (т.е. аналогичная не зависящей от общих размеров составляющей) – слабая отрицательная (–0,224) и достоверная.

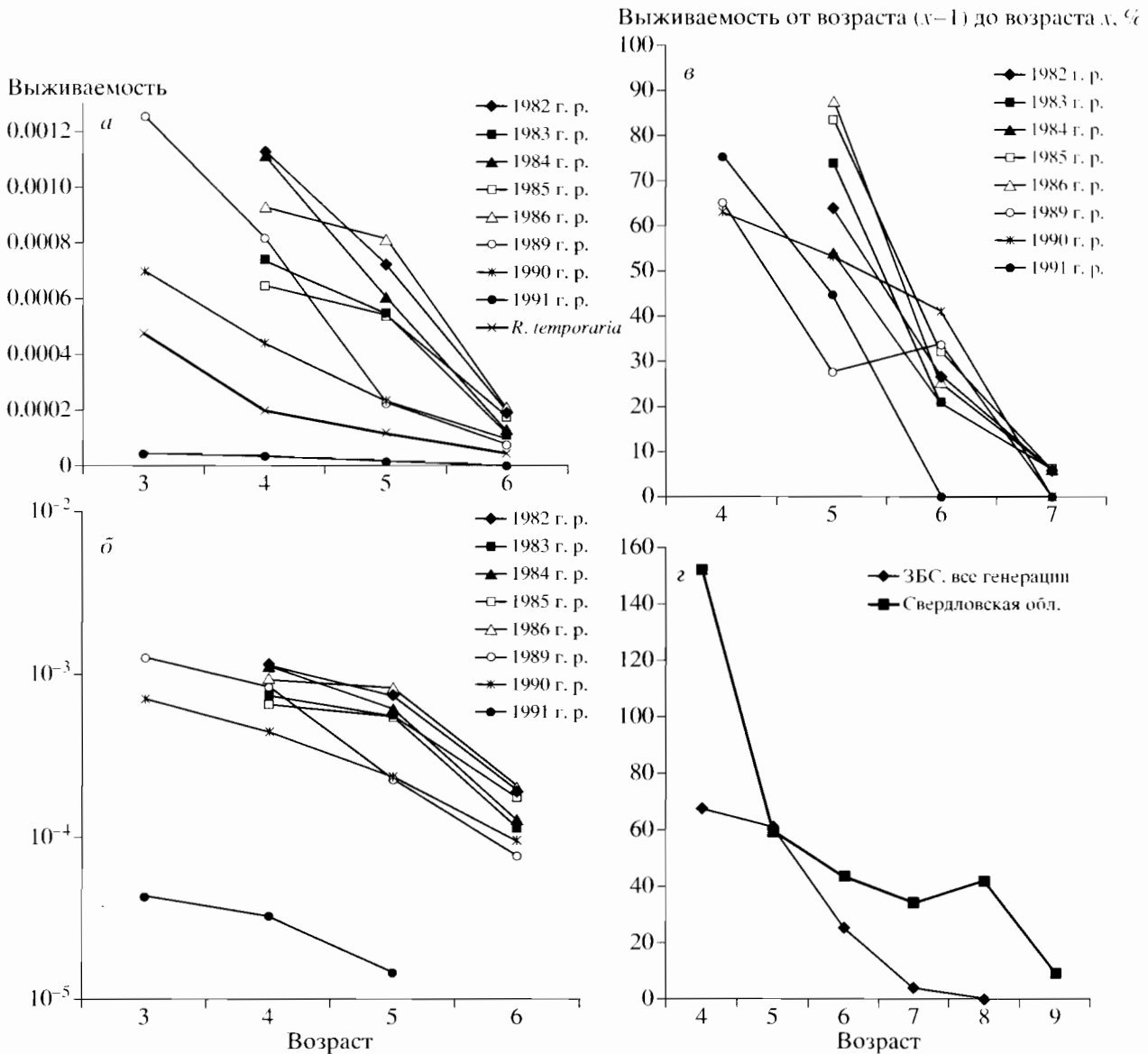


Рис. 3. Выживаемость самок остромордой лягушки: *a* – относительно начальной численности генерации (*R. temporaria* – средние значения для самок травяной лягушки генераций 1988–1993 гг. популяции ЗБС); *b* – те же данные в полугарифмическом масштабе по оси Y; *в* – самок данного возраста (*x*) относительно числа самок, доживших до предыдущего года (*x* – 1); *г* – средние значения, сравнение наших данных с многолетними данными популяции Талицкого р-на Свердловской обл. (Ищенко, 1999).

Выживаемость, превышающая 100%, отражает тот факт, что в возрасте 3 лет размножаются не все самки.

Выживаемость по достижении половой зрелости

Выживаемость половозрелых самок (относительно начальной численности – рис. 3а) заметно варьирует у особей различных генераций, причем не только у 4-летних, но и у 5-летних особей. 4- и 5-летние самки 1982–1986 и 1989 гг. р. характеризовались более высокой выживаемостью, чем генерации 1990 и 1991 гг. р. Причиной этого могла быть высокая выживаемость до завершения метаморфоза: у генераций 1982, 1983 и 1984 гг. р. – соответственно, 1.63, 2.56 и 7.72% (Ляпков, Северцов, 1994), у генерации 1989 г. р. – 1.89% (Ляп-

ков и др., 2001а). Самки всех возрастов генерации 1991 г. р. характеризовались минимальной выживаемостью (см. рис. 3а). Причиной этого могла быть очень низкая предметаморфозная выживаемость (в 1991 г. она составила 0.06%), вследствие ухудшения условий личиночного развития в нерестовом водоеме (подробнее – см. Ляпков, 2005).

Следует отметить, что, наряду с невысокой предметаморфозной выживаемостью, причиной низкой выживаемости самок до первого размножения была низкая постметаморфозная выживаемость, обусловленная сравнительно поздним на-

ступенем половой зрелости (не ранее чем после 2-й зимовки, обычно после 3-й или даже 4-й). Это подтверждается сравнением с экологически близким видом, *R. sylvatica*, в южных популяциях которого самки созревают уже после 1-й или 2-й зимовки. Выживаемость одно- и двухлетних самок *R. sylvatica* составляла в среднем, соответственно, 0,0119 и 0,0043 (Berven, 1990), в то время как у 3-летних самок (0,00048) была сходной с выживаемостью 3-летних остромордых лягушек (0,00066) популяции ЗБС.

Согласно данным, представленным в полупологарифмическом масштабе (рис. 3б), выживаемость самок каждого возраста снижается равномерно по сравнению с предыдущим годом. Это означает, что максимальным вкладом в общую для каждой генерации плодовитость (т.е. в величину R_0) характеризуются более многочисленные 3-, 4- или 5-летние самки³. Равномерное снижение выживаемости (вплоть до 3 лет) наблюдалось и в популяции *R. sylvatica* (Berven, 1990).

Различия между генерациями становятся еще более выраженными, если выживаемость каждого возраста (x) определять не относительно начальной численности данной генерации, а относительно числа особей, доживших до предыдущего ($x - 1$) года размножения (рис. 3в). Поскольку такая оценка не зависит от начальной численности данной генерации, можно утверждать, что выявленные различия обусловлены (как и в случае репродуктивных характеристик) неодинаковыми условиями сезонов активности. Сходные сильные различия в выживаемости были выявлены у травяных лягушек популяции ЗБС (Ляпков и др., 2002а). В среднем же выживаемость по годам была выше у самок травяной лягушки (Ляпков и др., 2002а – рис. 4), что, наиболее вероятно, объясняется существенно более крупными размерами этого вида.

Оценки выживаемости, полученные для самок остромордой лягушки популяции Талицкого р-на (Ищенко, 1999), сходны с нашими для 5-летних особей, но выше у особей старших возрастов (рис. 3з). Более высокая встречаемость 6-летних самок и старше указывает на большую среднюю продолжительность жизни особей популяции Талицкого р-на, где сезон активности короче, чем в Подмоскowie. Существуют и косвенные свидетельства более высокой выживаемости старших возрастов в более северных или горных популяциях. Это, прежде всего, более высокие частоты старших возрастов и большие значения максимального возраста, отмеченные не только для остромордой (Ищенко, 1999; Луарков, 1999), но и для травяной, малоазнатской и сибирской лягушек (Ищенко, 1999).

³ Процентное распределение величины R_0 по возрастам приведено в следующем разделе.

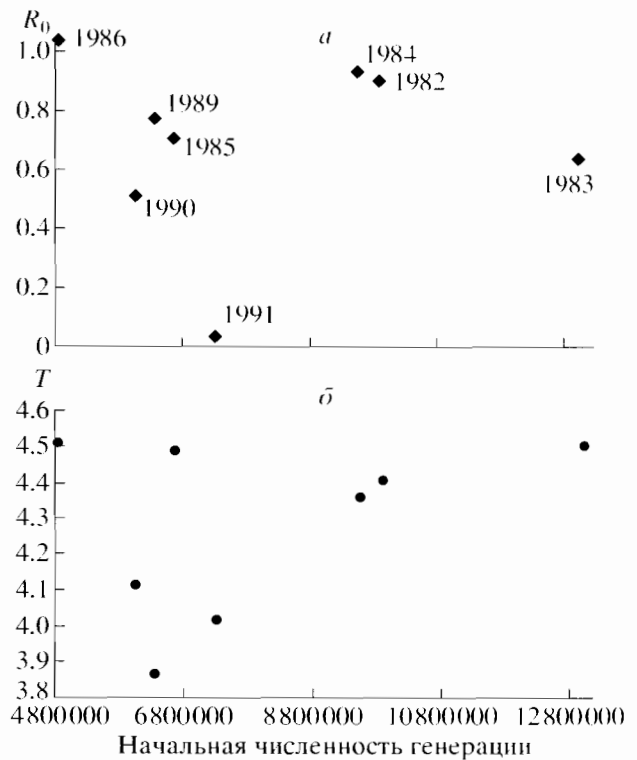


Рис. 4. Зависимость от начальной численности генерации: а – чистой скорости размножения (R_0), б – времени генерации (T).

Динамика чистой скорости размножения

Прежде всего следует отметить, что вклад особей различных возрастов в величину R_0 в пределах каждой генерации (табл. 5) в целом соответствует выживаемости данного возраста (см. рис. 3а), за исключением 3-летних самок, большая часть которых еще не размножается. Максимальным был вклад 4-летних самок, несколько ниже – 5-летних, еще меньше – 3-летних и 6-летних. Иное соотношение наблюдалось у *R. sylvatica*

Таблица 5. Вклад (%) самок различных возрастов в величину чистой скорости размножения

Генерация	Возраст, годы				
	3	4	5	6	7
1982 г. р.	10.14	49.89	29.78	9.59	0.60
1983 г. р.	9.36	41.53	38.91	9.71	0.49
1984 г. р.	9.68	51.78	31.75	6.42	0.37
1985 г. р.	7.40	47.76	34.10	10.06	0.69
1986 г. р.	7.42	44.11	38.84	9.08	0.55
1989 г. р.	35.84	46.20	13.52	4.44	–
1990 г. р.	29.35	39.47	21.60	9.57	–
1991 г. р.	23.59	51.04	25.37	–	–



Рис. 5. Многолетняя динамика численности размножающихся ежегодно самок остромордой и травяной лягушек популяций Звенигородской биостанции МГУ.

(Berven, 1990): поскольку среди половозрелых самок максимальная выживаемость была у 2-летних, их вклад в R_0 также был максимальным и составлял у различных генераций от 70 до 99%.

Максимальным значением R_0 характеризовалась генерация 1986 г. р., минимальным – 1991 г. р. (рис. 4а). При низкой начальной численности наблюдались как высокие, так и низкие значения R_0 , но по мере ее увеличения происходило сначала некоторое увеличение, а затем – уменьшение R_0 . В целом, ограничение дальнейшего роста популяции (величины R_0) происходило только при сравнительно высоких значениях начальной численности (рис. 4а). Аналогично изменялось время генерации (рис. 4б): при низкой начальной численности наблюдались как низкие, так и высокие значения, однако при высокой начальной численности – только высокие значения.

У травяной лягушки популяции ЗБС ограничение R_0 было более сильным, поскольку пороговое значение начальной плотности генерации (Ляпков и др., 2002а – рис. 6) было приблизительно в два раза больше, чем максимальное значение, наблюдаемое у остромордой лягушки⁴. При значениях начальной численности меньше этого порога величина R_0 была несколько выше 1, а по мере дальнейшего увеличения начальной плотности наблюдалось уменьшение R_0 до 0.2. Можно предположить, что существует два различных механизма более жесткого ограничения R_0 начальной плотностью у травяной лягушки. Это, во-первых, более низкая (чем у остромордой лягушки –

рис. 3а) предметаморфозная выживаемость, что следует из сопоставления выживаемости самок относительно начальной численности (ниже в каждом данном возрасте) и выживаемости по годам взрослых самок (напротив, выше). Во-вторых, высокая начальная численность может обуславливать повышение гибели завершивших метаморфоз особей в самом начале их наземной жизни (подробнее см. Ляпков и др., 2000, 2002а).

Межгенерационная изменчивость выживаемости, длины тела и репродуктивных характеристик позволили оценить вклад этих признаков в величину R_0 у остромордой лягушки. Для этого использовали данные по 3-, 4- и 5-летним самкам (поскольку их суммарный вклад в R_0 максимален) и вычисляли ранговую корреляцию каждой из характеристик с величиной R_0 данной генерации (табл. 6). Как и следовало ожидать, корреляция R_0 с выживаемостью 4- и 5-летних самок была положительной (и достоверной): значениям R_0 , близким к максимальным, соответствовали высокие значения этой выживаемости у генераций 1982, 1984 и 1986 гг. р. (ср. рис. 3а и 4а).

Корреляция начальной численности генерации с величиной R_0 и со всеми другими характеристиками была слабой и недостоверной (табл. 6). Исключением была сильная отрицательная корреляция с длиной тела 4-летних самок, что указывает на тормозящее влияние начальной численности на темпы роста. Таким образом, увеличение начальной численности генерации оказывает сильное влияние на R_0 через снижение предметаморфозной выживаемости и более слабое влияние – посредством уменьшения размеров (и соответственно, плодовитости) модалного возрастного класса размножающихся самок. Однако эти отрицательные эффекты проявляются в явном виде (т.е. как снижение R_0) только при величине

⁴ Суммарная площадь поверхности всех водоемов, используемых для размножения популяцией травяной лягушки, приблизительно в два раза меньше, чем площадь нерестовых водоемов остромордой лягушки (подробнее см. Ляпков, Северцов, 1994). Поэтому, при условии равных начальных численностей генерации, средняя по всем водоемам плотность отложенной икры травяной лягушки будет в два раза выше, чем у остромордой.

Таблица 6. Взаимосвязь (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена) начальной численности генерации (N_0 – числа отложенных яиц) и чистой скорости размножения (R_0) с временем генерации (T), средними значениями длины тела (L), диаметра яйца (D), плодовитости (F), репродуктивного усилия (E), с выживаемостью ($surv$) самок данной генерации и числом взрослых самок через три ($numb3$) или четыре ($numb4$) года после пополнения популяции данной генерацией

Признак	Остромордая лягушка					Травяная лягушка				
	n	Корреляция с N_0		Корреляция с R_0		n	Корреляция с N_0		Корреляция с R_0	
		r_s	p	r_s	p		r_s	p	r_s	p
R_0	8	0.024	0.955			10	-0.806	0.005		
T	8	0.167	0.693	0.429	0.289	10	0.479	0.162	-0.394	0.260
L_3	6	-0.543	0.266	0.200	0.704	8	-0.619	0.102	0.500	0.207
L_4	7	-0.964	<0.001	0.000	1.000	9	-0.350	0.356	0.400	0.286
D_3	6	-0.543	0.266	0.600	0.208	8	0.095	0.823	0.262	0.531
D_4	7	-0.536	0.215	0.071	0.879	9	-0.333	0.381	0.550	0.125
F_3	6	-0.429	0.397	-0.257	0.623	8	-0.595	0.120	0.262	0.531
F_4	7	-0.607	0.148	0.036	0.939	9	0.033	0.932	0.200	0.606
E_3	6	-0.486	0.329	0.714	0.111	8	-0.381	0.352	0.381	0.352
E_4	7	-0.321	0.482	0.321	0.482	9	0.000	1.000	0.300	0.433
$surv_4$	8	0.381	0.352	0.881	0.004	10	-0.742	0.014	0.948	<0.001
$surv_5$	8	0.190	0.651	0.810	0.015	10	-0.552	0.098	0.794	0.006
$numb3$	8	0.357	0.385	0.667	0.071	10	0.164	0.651	0.370	0.293
$numb4$	8	0.524	0.183	0.548	0.160	10	-0.382	0.276	0.770	0.009

Примечания. Нижние индексы (3, 4 и 5) обозначают возраст самок. Данные по травяной лягушке 1988–1997 гг. р. из популяции ЗБС взяты из работ: Ляпков и др., 2002, 2002а; Lyapkov, 2004.

начальной численности генерации, превышающей пороговое значение.

Несколько иные взаимосвязи наблюдались у травяной лягушки (табл. 6). Корреляция R_0 с выживаемостью была такой же высокой (и достоверной), как и у остромордой лягушки. Вместе с тем, отрицательное влияние начальной численности было выражено сильнее, поскольку с ней связаны достоверной отрицательной корреляцией не только R_0 , но и выживаемость 4-летних самок. Начальная численность отрицательно влияла также на длину тела и плодовитость 3-летних самок, но эти корреляции были недостоверными. Таким образом, отмеченная нами ранее у травяной лягушки (Ляпков и др., 2002а) отрицательная связь между начальной численностью генерации и скоростью ее размножения выявлена и при сравнении с экологически близким видом, с тем важным отличием, что в исследованной популяции остромордой лягушки отрицательная регуляция действует менее жестко.

Взаимосвязь демографических характеристик с динамикой численности

Прежде всего, следует рассмотреть особенности динамики численности репродуктивной части

симпатрических популяций остромордой и травяной лягушек. Согласно данным многолетних учетов кладок (рис. 5) численность половозрелых самок остромордой лягушки с 1982 по 1993 г. демонстрировала три подъема и последующих спада. Последний из этих пиков совпадал с подъемом и спадом (1989 по 1993) численности самок травяной лягушки. Численность самок травяных лягушек с 1982 по 1988 г. изменялась на более низком уровне. С 1989 по 1993 г. наблюдался сильный подъем численности и последующий ее спад до прежнего уровня, с 1994 по 1997 г. – переход на более низкий уровень, а затем – постепенный подъем. С 1994 по 2004 г. численность обоих видов постепенно снижалась и переходила на самый низкий уровень. Наиболее вероятные причины этого сильного снижения у обоих видов – усиление антропогенных воздействий, сокращение площади поверхности основных нерестовых водоемов, а также заселение этих водоемов золотым карасем и ротаном (подробнее – см. Ляпков, 2001, 2005). Сильное сокращение численности травяной лягушки началось несколько позднее, поскольку неблагоприятные воздействия (заселение двух нерестовых водоемов ротаном и частичное осушение еще одного водоема, в связи с кот-

теджным строительством на близлежащей территории) были отмечены впервые только в 1999 г.

Сравнительно менее стабильный характер динамики численности остромордой лягушки за весь период наблюдений может в целом соответствовать менее стабильным условиям нерестовых водоемов. Использование только одного постоянного и сравнительно крупного водоема обеспечивало высокое (но не стабильное) пополнение лишь до тех пор, пока условия обеспечивали в среднем сравнительно высокую предметаморфозную выживаемость. И напротив, использование травяными лягушками нескольких постоянных водоемов обеспечивает более стабильное ежегодное пополнение наземной части популяции.

Другая причина различий в характере динамики численности состоит в выявленных демографических особенностях двух видов. Как уже отмечалось, чистая скорость размножения у остромордой лягушки в целом выше, чем у травяной. Максимум репродуктивной ценности у остромордой лягушки достигается быстрее, обычно в возрасте 3 или 4 лет (Ляпков и др., 2002a). Кроме того, доля самок, впервые размножающихся в 3-летнем возрасте, у остромордой лягушки (47%) почти вдвое больше, чем у травяной (26%). Все эти особенности должны обуславливать быстрое увеличение численности отдельных генераций и пополнение половозрелой части всей популяции. Именно такую динамику наблюдали у остромордых лягушек в период высокого уровня численности, т.е. с 1982 по 1993 г. Вместе с тем, абсолютные значения репродуктивной ценности достигших половой зрелости самок были в 2–3 раза ниже, чем у травяных лягушек (Ляпков и др., 2002a), что объясняется не только большей плодовитостью, но и более высокой выживаемостью по годам этого более крупного вида (см. выше). Эти особенности обуславливают более медленное движение численности травяной лягушки (рис. 5).

Наряду с различиями, у обоих видов существуют и сходные взаимосвязи демографических характеристик с динамикой численности. Численность всех взрослых самок через 3 и 4 года после пополнения популяции данной генерацией положительно коррелирует с R_0 этой генерации (у травяной лягушки корреляция с численностью самок через 4 года достоверная – см. табл. 6). С численностью взрослых самок через 4 года после пополнения положительно коррелирует также выживаемость 4-летних самок (у травяной лягушки эта корреляция сильнее и достоверная: $r_s = 0.754$, $p = 0.012$; $n = 10$). Кроме того, у остромордой лягушки выявлена положительная корреляция численности взрослых самок через 3 года с предметаморфозной выживаемостью данной генерации

($r_s = 0.829$, $p = 0.042$; везде $n = 6$) и с численностью вышедших из водоема особей ($r_s = 0.771$, $p = 0.072$). Корреляции этих характеристик с численностью самок через 4 года также положительны: соответственно, $r_s = 0.886$, $p = 0.019$ и $r_s = 0.943$, $p = 0.005$.

Начиная с 1994 г., низкий уровень численности определялся, прежде всего, низкой предметаморфозной выживаемостью, не зависящей от начальной плотности. Сама начальная численность оставалась постоянно на более низком уровне. В результате пополнение наземной части популяции было низким, что приводило к низкой ежегодной суммарной численности половозрелых самок обоих видов. Эта численность не увеличивалась, несмотря на появление некоторых компенсационных механизмов. К ним относятся более высокие, чем у генераций 1982–1991 гг. р., выживаемость, возрасто-специфическая плодовитость и, соответственно – более высокие значения R_0 , выявленные у генераций остромордой лягушки 1994–1997 гг. р. (Ляпков, 2005). Очевидно, что вплоть до 2004 г. наблюдаемого увеличения R_0 было недостаточно для обеспечения нового подъема численности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованной популяции остромордой лягушки отрицательная связь между начальной численностью и чистой скоростью ее размножения (R_0) проявляется лишь при достаточно высокой начальной численности генерации. Причина существования такого порогового эффекта в том, что рост начальной численности (и плотности) снижает, прежде всего, предметаморфозную выживаемость, и лишь опосредованно (определяя численность по завершении метаморфоза) влияет на выживаемость после выхода на сушу самок, большинство которых достигают половой зрелости лишь после 3-й или 4-й зимовки. Начальная численность генерации оказывает отрицательное влияние не только на выживаемость, но и на размеры самок и их репродуктивные характеристики, причем, вероятно, это влияние не менее существенно, чем влияние погодных условий данного сезона активности особей. Следовательно, начальная численность (и плотность) генерации оказывает на величину R_0 двоякое воздействие. К снижению R_0 ведет уменьшение выживаемости, т.е. доли самок, доживших до первого и каждого последующего размножения, а также уменьшение абсолютной величины плодовитости, обусловленное уменьшением длины тела самок данного возраста, и уменьшение относительной (т.е. не зависящей от размеров) плодовитости. С другой стороны, к увеличению R_0 должно вести увеличение доли самок старших возрастов в тех генерациях, где меньшая доля особей достигла поло-

вой зрелости и размножалась впервые в возрасте 3 лет. Особи таких генераций могут жить дольше и соответственно – увеличивать число сезонов размножения (см. также Ищенко, 1999).

Итак, до существенного ухудшения условий предметаморфозного развития численность популяции остромордой лягушки не подлежала столь жесткой отрицательной регуляции начальной численностью, как у симпатрической популяции травяной лягушки. При этом у остромордой лягушки относительная емкость водных местобитаний была больше, чем у травяной, то есть различия в регуляции численности двух симпатрических видов вполне согласуются с моделью Уилбура (Wilbur, 1980), изложенной во Введении. Однако из-за меньшего разнообразия используемых для размножения водоемов, сильное снижение предметаморфозной выживаемости в основном нерестовом водоеме оказало на уровень численности половозрелой части популяции остромордой лягушки столь сильное воздействие, что вызванные им изменения по своим масштабам намного превысили колебания численности, наблюдавшиеся у травяной лягушки на протяжении всех исследованных лет.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (02-04-49230, 05-04-48701) и гранта 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.
- Ищенко 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.: МГУ. 24 с.
- Ляпков С.М., 2001. Многолетняя динамика численности популяций бурых лягушек Подмосковья: естественные флуктуации или результат усиления антропогенных воздействий? // Вопр. герпетол. Материалы I-го Съезда герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Пушкино–Москва. С. 171–173.
2005. Долговременное стационарное изучение демографических и репродуктивных характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Труды Звенигородской биологической станции. Т. 4. С. 170–187.
- 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.
- 2002а. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81. № 10. С. 1251–1259.
- Ляпков С.М., Северцов А.С., 1994. Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 1. С. 97–113.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., Северцов А.С., 2000. Выживаемость и рост сеголеток бурых лягушек по мере их расселения от нерестового водоема // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 6. С. 729–741.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2001. 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. – 2001а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). II. Динамика компонент приспособленности // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 5. С. 567–575.
- Мантейфель Ю.Б., Бастаков В.А., 1989. Земноводные заказника “Глубокое озеро”: численность и особенности поведения // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. Матер. совещ. по герпетофауне Москвы и Моск. обл., Москва. 9–10 нояб., 1987. М.: Изд-во Моск. об-ва испытат. природы. С. 70–80.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1975. Рост животных. М.: Наука. 292 с.
- Пианка Э., 1981. Популяционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Окунь Я., 1974. Факторный анализ. М.: Статистика. 200 с.
- Сурови Г.С., Черданцев В.Г., 1987. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек. Размеры яиц и темпы роста у подмосковных *Rana arvalis* и *Rana temporaria* // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 12. С. 1864–1872.
- 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.
- Altwegg R., 2003. Multistage density dependence in an amphibian // *Oecologia*. V. 136. № 1. P. 146–150.
- 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.
- Cole L.C., 1954. The population consequences of life history phenomena // *Quart. Rev. Biol.* V. 29. P. 1–15.
- Hellriegel B., 2000. Single- or multistage regulation in complex life cycles: does it make a difference? // *Oikos*. V. 88. № 2. P. 239–249.
- Hixon M.A., Pacala S.W., Sandin S.A., 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems // *Ecology*. V. 83. № 6. P. 1490–1508.
- 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, Chambery, P. 186–190. – 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // Ananjeva N., Tsinenko O. Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003. St. Petersburg, Russ. J. Herpetol. V. 12 (Suppl.). P. 187–190.
- 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.
- Vonesh J.R., De la Cruz O., 2002. Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines // Oecologia. V. 133. № 2. P. 325–333
- Wilbur H.M., 1980. Complex life cycles // An. Rev. Ecol. Syst. V. 11. P. 67–93.

REGULATION OF *RANA ARVALIS* NUMBERS BASED ON LONG-TERM STUDY OF THE SAME POPULATION

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

Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, 119992 Russia

The variation of body size in *Rana arvalis* breeding females, reproductive characteristics, probability of survival, and rate of reproduction were studied in the same generation. The mean body length and reproductive characteristics increased with age. The high annual changes in the body length and egg size were also specified by the conditions of the warm season preceding the breeding one. The dependence of an egg diameter and reproductive effort on the female body length attenuated with age. Only the relationship between the body length and fecundity corresponded to a real positive allometry. The probability of survival of mature females was related to the survival before metamorphosis and was higher in earlier generations, the aquatic phase of which proceeded in more favorable conditions. The rate of reproduction decreased only as the initial numbers of the generation was relatively high and limited the further growth of the population. The increase in the initial number of the generation affected greatly the rate of reproduction lowering the survival of animals before metamorphosis and weakly, decreasing the body length and fecundity in 3–4-year-old females. The changes in the number of annually breeding *Rana arvalis* females were more drastic and less prolonged than those in sympatric *R. temporaria* females. In *R. arvalis*, the environmental capacity of the life cycle aquatic phase was higher than that in *R. temporaria*. Therefore, the number of *R. arvalis* population had no negative feedback with its initial number as it was characteristic of *R. temporaria*.