

## ДОЛГОВРЕМЕННОЕ СТАЦИОНАРНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОПУЛЯЦИЙ БУРЫХ ЛЯГУШЕК КАК ОСНОВА ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ОЦЕНОК ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ

С.М. Ляпков

Кафедра биологической эволюции биологического факультета МГУ

## LONG-TERM STATIONARY STUDY OF DEMOGRAPHIC AND REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF BROWN FROGS AS THE BASIS FOR EVALUATION OF FITNESS COMPONENTS

S.M. LYAPKOV

Department of Biological Evolution, Biological Faculty, Moscow State

**Резюме.** Долговременное стационарное изучение симпатрических популяций травяной и остромордой лягушек с применением трех различных подходов позволило получить сравнимые оценки выживаемости, репродуктивной ценности каждого возрастного класса и чистую скорость размножения самок каждой генерации. В течение всего времени проведения исследований (с 1982 по 2001 г.) учитывали также число кладок, отложенных каждым из видов во все водоемы в пределах выделенных популяций. Динамика численности взрослых остромордых лягушек характеризовалась большим масштабом колебаний и более сильным спадом, который наблюдается у популяций обоих видов с 1994 г. по настоящее время. У обоих видов в возрасте 4 лет приступают к размножению практически все самки. Выживаемость травяных лягушек до этого возраста относительно начальной численности генерации приблизительно на порядок ниже, чем у остромордых. Поэтому чистая скорость размножения у травяных лягушек также в среднем ниже и более жестко ограничена величиной начальной численности генерации. Однако выживаемость самок всех более старших возрастов у травяных лягушек выше, чем у остромордых. Репродуктивная ценность каждого из возрастов, зависящая в основном от этой выживаемости, также существенно выше у травяных лягушек. Эти преимущества обуславливают большую (по сравнению с остромордой) стабильность динамики численности половозрелой части популяции травяных лягушек и большую устойчивость в ответ на ухудшение качества используемых местообитаний.

**Ключевые слова:** многолетнее исследование популяций; травяная лягушка; остромордая лягушка; возрастной состав; генерация; мечение и повторные отловы; динамика численности; предметаморфозная выживаемость; выживаемость взрослых; чистая скорость размножения; репродуктивная ценность.

**Summary.** The long-term stationary study of sympatric *Rana temporaria* and *R. arvalis* populations, using three different approaches, enabled to estimate comparably the survivorship, reproductive value of each age class and the net rate of reproduction of each female generation. Throughout the investigation (1982-2001) the census of clutches, deposited by each of two species in all ponds within the populations under study, was made. The number dynamics of adult *R. arvalis* has been experiencing the larger scale of fluctuations and more distinct decline revealed in both species since 1994 up to the present. In both species practically all females at the age of 4 years entered to breeding. The *R. temporaria* survivorship up to this age (relatively to initial generation number) was approximately tenfold lower than in *R. arvalis*. Therefore, the net rate reproduction of *R. temporaria* was also in average lower and stronger constrained by initial generation number. However, in *R. temporaria* the survivorship of all elder age classes was higher than in *R. arvalis*. Depending mainly on this survivorship, in *R. temporaria* the reproductive value of each age class was also essentially higher. These advantages determined the higher stability of number dynamics of adult *R. temporaria* population (as compared with *R. arvalis*) and the higher tolerance to its habitat deterioration.

**Key words:** long-term population study; *Rana temporaria*; *Rana arvalis*; age distribution; generation; mark-recapture technique; number dynamics; premetamorphic survivorship; adult survivorship; net rate of reproduction; value.

При изучении популяционно-экологических аспектов сложного жизненного цикла амфибий основное внимание принято сосредоточивать на взаимосвязи его водной и наземной ста-

дий (обзор см.: Ищенко, 1999). Особенности предметаморфозного развития, т.е. признаки вышедших на сушу сеголеток, могут влиять на компоненты приспособленности особей, достигших половозрелости. С другой стороны, помимо

такой онтогенетической детерминации характеристик взрослых особей должны существовать отборные механизмы, определяющие наследственные изменения характеристик предметаморфозного развития. Это, например, отбор на увеличение темпов личиночного роста и развития, обусловленный более высокой выживаемостью и/или плодовитостью особей, завершивших метаморфоз сравнительно рано и при более крупных размерах (Berven, Gill, 1983, обзор см. Ляпков и др., 2001, 2001 а). В пределах одной популяции наиболее высокая изменчивость названных характеристик предметаморфозного развития часто наблюдается между различными генерациями. И поскольку амфибии умеренной зоны обычно становятся половозрелыми не ранее чем после 2-й или 3-й зимовки, а продолжительность их жизни может достигать 10 и более лет, выявление таких взаимосвязей между водной и наземной стадиями возможно только при исследовании, объектом которого являются несколько генераций одной популяции. Другими словами, такое исследование должно быть длительным и стационарным.

Такое долговременное изучение демографических и репродуктивных характеристик двух массовых видов бурых лягушек было начато на Звенигородской биостанции МГУ в 1982 г. Ранее уже были опубликованы результаты отдельных частей этого исследования, касающиеся оценок приспособленности, полученных на основе массового мечения сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и последующих отловов самок, приходящих на размножение (Ляпков и др., 2001, 2001 а). Однако для получения оценок приспособленности при изучении той же самой популяции остромордой лягушки и симпатричной популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) были использованы и другие методы. Поэтому задачей данного сообщения был прежде всего обзор различных подходов и методик, которые мы применяли для получения таких наиболее общих оценок приспособленности, как выживаемость, чистая скорость размножения и репродуктивная ценность. Далее, поскольку результаты исследования популяции травяной лягушки ранее не публиковались, следовало дать сравнительную характеристику популяций двух исследованных видов бурых лягушек. Учитывая предварительный характер публикации по динамике численности этих двух видов (Ляпков, 2001), также было необходимо подробно рассмотреть особенности динамики численности исследованных популяций. И, наконец, следовало показать применимость полученных оценок приспособленности для интерпретации выявленных между видами различий в динамике их численности.

## Материал и методика

### 1. Общая характеристика исследованных популяций травяной и остромордой лягушек и их местообитаний. Изучение динамики численности сеголеток и взрослых особей

Многолетнее стационарное исследование популяций травяной и остромордой лягушек проводили в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ, где эти виды размножаются в 18 постоянных и в 46 временных водоемах. Эти нерестовые водоемы расположены на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга, поэтому можно считать, что выбранные для изучения популяции травяной и остромордой лягушек были более или менее обособленными от других популяций своего вида.

Большинство небольших стоячих водоемов, в которых размножаются травяные лягушки, расположены сравнительно близко от берега реки Москвы, в которой зимует большая часть популяции этого вида. Нерестовые водоемы можно условно разделить на две группы. Первая — искусственные, никогда не пересыхающие пруды, расположенные вблизи двух поселков биостанции. Вторая группа — временные, образующиеся в результате весеннего снеготаяния лужи, расположенные на надпойменной террасе и на склонах коренного берега и обычно пересыхающие в начале или середине лета. Всего же никогда не пересыхают 9 водоемов (62% от суммарной площади поверхности). Они и обеспечивают ежегодное стабильное пополнение взрослой части популяции.

Остромордые лягушки используют для икрометания один сравнительно крупный постоянный водоем (площадь его водного зеркала 5450 м<sup>2</sup>), в котором до ухудшения условий личиночного развития (см. ниже) размножалось от 40 до 77% всех самок, несколько менее стабильных или меньших по размерам водоемов (их общая площадь приблизительно такая же) и множество мелких пересыхающих луж, площадь которых на порядок меньше площади всех стабильных водоемов. Большинство этих водоемов расположены на коренном берегу в лесных биотопах, там же, где находятся зимние убежища остромордых лягушек. Отдельные кладки остромордых лягушек были отмечены и в более близких к реке водоемах, а отдельные кладки травяных лягушек — в лесных водоемах, где преобладали кладки остромордых лягушек.

Сбор данных, необходимых для получения оценок приспособленности, стал возможен благодаря успешному осуществлению еще двух исследовательских программ. Это, во-первых, получение ежегодных оценок численности размножающихся самок, начатое в 1982 г. и про-

должающееся по настоящее время. С этой целью во всех водоемах, о которых было сказано выше, подсчитывали все кладки обоих видов лягушек. Эти учеты проводили с середины до конца сезона размножения. И во—вторых, у обоих видов мы оценивали предметаморфозную выживаемость. На травяных лягушках это исследование проводили в течение 1979-1988 гг., в трех сравнительно крупных и в трех меньших по площади водоемах. Для этого водоемы были огорожены заборчиками из полиэтиленовой пленки (в отдельных случаях — окружены канавками) с установленными емкостями для сбора сеголеток. Аналогичное исследование на остромордой лягушке было проведено вблизи одного крупного водоема, служащего основным нерестилищем (см. выше), в 1982-1984 и в 1989-1992 гг. Подробности методик проведения этих работ и полученные результаты изложены в нескольких наших публикациях (Ляпков, Северцов, 1994; Ляпков, 1995а; Ляпков и др., 2000). Кроме того, в течение ряда лет были получены оценки выживаемости мигрирующих от нерестовых водоемов сеголеток обоих видов, как в условиях полевого эксперимента, т.е. на огороженных площадках (Ляпков, 1988, 1995), так и в естественных биотопах (Ляпков и др., 2000).

## 2. Оценки приспособленности на основе определения возраста взрослых травяных и остромордых лягушек

Половозрелых самок остромордой лягушки отлавливали в период икрометания в 1987—1991 гг. в одном крупном постоянном водоеме, использовавшемся для размножения большей частью популяции этого вида. Пойманные самки откладывали икру в лабораторных условиях. Затем, измеряя объем кладки и объем фрагмента, содержащего известное число икринок, мы определяли их плодовитость (подробнее см. Черданцев и др., 1997). Далее, у каждой самки отрезали IV палец задней конечности и по общепринятой скелетохронологической методике (изготовление поперечных срезов из середины IV фаланги, окрашенных гематоксилином Эрлиха), определяли возраст. Принадлежность особи к данной генерации определяли на основании оценки ее возраста. Численность самок данной генерации, размножавшихся в данном году, оценивали по их доле в возрастном распределении и по численности всех самок, принимавших участие в размножении в данном году, т.е. по числу всех учтенных кладок. Для получения оценок выживаемости взрослых самок были необходимы также оценки начальной численности каждой из генераций. Эти оценки были получены как произведение средней плодовитости на численность

кладок, отложенных в годы рождения соответствующих генераций.

Кроме данных по взрослым самкам, в 1982—1984 гг. были получены данные по численности и размерам завершивших метаморфоз сеголеток, личиночное развитие которых проходило в том же водоеме. Для этого водоем был огорожен по периметру несколькими заборчиками из полиэтиленовой пленки. Их общая длина составляла около 35% длины береговой линии, поэтому для оценки численности всех покидающих водоем сеголеток использовали соответствующий поправочный коэффициент. В 1982 г. из водоема вышло 81 540 сеголеток, в 1983 г. — 156 160, в 1984 г. — 290 270. На основании этих данных была рассчитана предметаморфозная выживаемость каждой из этих трех генераций, а также выживаемость каждого из возрастных классов взрослых самок относительно численности вышедших сеголеток.

Половозрелых самок травяной лягушки отлавливали весной 1993—2001 гг. в тех водоемах, которые служат нерестилищами большей части популяции этого вида. В 1993 г. кладки от самок, пойманных в парах с самцами, были получены в аквариумах в лаборатории, плодовитость оценивали так же, как у остромордых лягушек (см. выше). В 1994-2001 гг. плодовитость оценивали по массе всей кладки, извлеченной из вскрытой самки (которую предварительно взвешивали), и по массе фрагмента, содержащего известное число икринок. Далее, у всех самок был определен возраст: у выборок 1996 и 1998—2001 гг. — по поперечным срезам середины голени, у выборок 1993 и 1995—1997 гг. — по изготовленным продольным шлифам IV фаланги IV пальца задней конечности (Корнилова и др., 1996). На основании этих данных была рассчитана численность самок каждого данного возраста в каждом из годов размножения и затем — выживаемость самок каждой из генераций, относительно начальной численности генерации.

Полученные с помощью таких методов данные позволяли проследить судьбу только самой генерации (от начальной численности яиц и до последнего размножения взрослых самок), но не давали возможность идентифицировать потомство, оставленного этой генерацией (или отдельными ее особями), и проследить его дальнейшую судьбу. Поэтому в качестве оценок приспособленности мы использовали общепринятые в популяционной экологии групповые характеристики, основанные на таблицах выживания и возрастной плодовитости особей данной генерации. Это — повозрастная выживаемость ( $u$ ) и чистая скорость размножения ( $R_0$  — общее число потомков, произведенных за все время существования данной генерации в пересчете на одну

самку), а также репродуктивная ценность ( $RV_x$ ) каждого из возрастных классов, участвующих в размножении:

$$R_0 = \sum l_x m_x;$$

$$RV_x = \sum_{t=x}^{T_{max}} (l_t/l_x) m_t,$$

где  $m_x$  — средняя плодовитость возрастного класса  $x$ ,  $l_x$  — доля особей, доживших до возраста  $x$ ,  $l_t$  — доля особей, доживших до возраста  $t$ ,  $l_t/l_x$  — вероятность особи возраста  $x$  дожить до возраста  $t$ ,  $T_{max}$  — максимальный возраст, (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989).

Нами было установлено, что в возрасте 3 лет размножаются не все самки как травяной (Ляпков и др., 2002), так и остромордой лягушек (Ляпков и др., 2001), поэтому для получения реальных оценок мы умножали среднюю плодовитость размножавшихся самок этого возраста на поправочный коэффициент. Этот коэффициент рассчитали как отношение численности всех самок, доживших до 3-летнего возраста, к числу 3-летних самок, пришедших на размножение. Для этого было необходимо получить еще одну независимую оценку, т.е. учесть тех самок, которые не готовы к размножению и не приходят в нерестовые водоемы. С этой целью мы отлавливали заборчиками всех самок травяных лягушек, выходящих весной 1995 г. с зимовки (т.е. до начала икрометания в водоемах поймы реки), и всех самок, уходящих осенью 1996 г. на зимовку. Затем среди них отмечали самок с икрой и без икры. С помощью определения возраста (см. выше) в этих выборках оценивали численность трехлетних самок с икрой и без икры и затем определяли долю готовых к размножению трехлетних самок. Величина этого коэффициента у травяных лягушек была сравнительно низкой (26,3%). У остромордой лягушки его значение составило 46,7% (метод его оценки у этого вида был другим, подробнее см. в следующем разделе).

Необходимость использования такого обобщенного показателя как  $R_0$  объясняется тем, что одна лишь выживаемость не может полно характеризовать приспособленность данной группы или всей генерации. Например, при изучении постметаморфозной выживаемости *Pseudacris triseriata* было показано, что размножавшиеся впервые в возрасте 1 года особи имели такую же вероятность дожить до второго размножения, как и впервые размножавшиеся в возрасте 2 лет (Smith, 1987). Вместе с тем очевидно, что у размножавшихся дважды особей показатель  $R_0$  должен быть выше. Использование для характеристики генерации не только  $R_0$ , но и репродуктивной ценности самок каждого возраста объясняется

следующими соображениями. По определению,  $R_0$  включает в себя выживаемость каждого из возрастных классов. В свою очередь, репродуктивная ценность ( $RV$ ) — величина, характеризующая суммарный (настоящий и будущий) успех размножения каждого из них. При этом у каждого из размножающихся возрастных классов величина  $RV$  не включает в себя данные ( $l_x m_x$ ) по неполовозрелым возрастам (поскольку их плодовитость  $m_x$  равна нулю). Поэтому репродуктивная ценность каждого возрастного класса половозрелых особей представляет собой оценку его собственной приспособленности, непосредственно не зависящую от выживаемости на более ранних этапах жизненного цикла. Не менее важно и то, что возрастная динамика репродуктивной ценности половозрелых особей может отражать репродуктивную тактику данного вида или внутривидовой группировки (Пианка, 1981).

### 3. Оценки приспособленности на основе массового мечения сеголеток и повторных отловов взрослых остромордых лягушек

Мечение сеголеток и последующие повторные отловы взрослых особей — более общий подход, позволяющий не только получить достаточно точные оценки приспособленности каждой генерации, но и исследовать влияние особенностей личиночного развития на эти характеристики приспособленности. Вместе с тем, ограниченность такого подхода обусловлена большой трудоемкостью метода: необходимо проводить не только массовое мечение сеголеток, но и последующие массовые отловы половозрелых особей, среди которых доля меченых особей, как правило, очень низка. Причем заранее нет никаких гарантий, что через несколько лет удастся поймать повторно (и немало) взрослых особей. Доля повторных отловов сильно снижается в тех случаях, когда первое размножение происходит после нескольких (минимум 2—3) зимовок, поэтому абсолютная численность повторно отловленных особей обычно крайне низка, другими словами, этот подход, к тому же, малоэффективен. Из литературы известно лишь несколько работ, выполненных на немногих видах бесхвостых амфибий: *Rana sylvatica* (Berven, 1982, 1990, 1995), *Pseudacris triseriata* (Smith, 1987), *Bufo woodhousei fowleri* (Breden, 1987, 1988), *B. bufo* (Reading, 1991) и *B. calamita* (Sinsch, 1997, 1997a). Как и следовало ожидать, доля повторно отловленных половозрелых особей всех этих видов была очень низкой, причем при исследовании на камышовой жабе (Sinsch, 1997) не было повторно отловлено ни одной самки.

Отловы вышедших сеголеток для последующего их мечения проводили в 1989—1992 гг. на берегу того же водоема, где их отлавливали

в 1982—1984 гг. Этот водоем («карьер») был выбран именно потому, что в то время использовался как основное нерестилище популяцией остромордой лягушки (см. предыдущий раздел), а следовательно, — были велики шансы, что вышедшие из него сеголетки вернутся в него размножаться после достижения половозрелости. Сеголеток отлавливали с помощью поставленных на расстоянии 1—3 м от уреза воды заборчиков из полиэтиленовой пленки. Всего в 1989 г. было помечено 12113 сеголеток, в 1990 г. — 4311, в 1991 г. - 476, в 1992 г. - 165. Так же, как и в 1982—1984 гг., для оценки численности всех покидающих водоем сеголеток использовали поправочный коэффициент, равный отношению длины заборчиков к общей длине береговой линии водоема. (Более подробное описание процедуры мечения приведено в нашей публикации, посвященной результатам изучения выживаемости и роста сеголеток в самом начале наземной жизни — Ляпков и др., 2000). С помощью отрезания нескольких пальцев в определенных сочетаниях пойманым особям наносили групповые метки, которые маркировали год их рождения, поэтому возраст каждой повторно отловленной половозрелой особи определяли по ее метке.

Позднее, с 1992 по 1996 г. мы проводили массовые отловы взрослых остромордых лягушек с целью обнаружения среди них особей, которых мы метили по завершении метаморфоза групповыми метками в 1989—1992 гг. (данных по повторным отловам сеголеток 1992 г. рождения было очень мало, и в дальнейшем мы их не использовали). Отловы в начале периода размножения были возможны благодаря тому, что взрослые остромордые лягушки зимуют на суше и после выхода с зимовки в массе мигрируют в нерестовый водоем. Этим особям отлавливали также с помощью заборчика, расположенного вблизи уреза воды и занимавшего приблизительно 2/3 длины береговой линии. Оставшаяся 1/3 часть периметра не была огорожена потому, что в это время была еще не оттаявшей и покрытой льдом и снегом. Всего с 1992 по 1996 г. было отловлено повторно 217 самок 1989 г. рождения, 135 самок 1990 г.р. и 11 самок 1991 г.р. Для оценки эффективности этих весенних отловов мы также учитывали все кладки, отложенные в этот водоем и сравнивали их число с числом всех самок, отловленных заборчиками. В 1992, 1993, 1994, 1995 и 1996 гг. заборчиками было отловлено соответственно 48,4%, 44,2%, 94,0%, 69,4% и 34,5% от общего числа размножавшихся самок, поэтому при расчете численности повторно отловленных самок вводили соответствующие поправки. Кладки от повторно отловленных самок были получены в лаборато-

рии, затем всех меченых особей отпускали в нерестовый водоем.

Для оценок численности самок каждой из генераций использовали общепринятые методики интерпретации результатов повторных отловов (Коли, 1979). На основании оценок численности определяли долю повторно отловленных особей относительно начальной численности данной генерации, а также относительно числа меченных сеголеток. Как и в случае генераций 1982—1984 гг. р., для построения таблиц выживания мы использовали оценки не только начальной численности, но и численности завершивших метаморфоз особей каждой генерации. Для этого использовали также данные по средней плодовитости самок и по числу кладок, отложенных в 1989—1991 гг. На основании данных таблиц выживания рассчитывали чистую скорость размножения ( $R_0$ ) и репродуктивную ценность ( $RV_x$ ) каждого из возрастных классов, участвующих в размножении (формулы приведены в предыдущем разделе).

Как и у травяных лягушек, в возрасте 3 лет размножались еще не все самки (Ляпков и др., 2001), поэтому для получения реальной оценки их плодовитости мы умножали среднюю плодовитость размножавшихся самок этого возраста на поправочный коэффициент. Располагая данными по повторным отловам самок, которые были помечены сеголетками, мы рассчитали этот коэффициент как отношение численности самок, доживших до 3-летнего возраста (Коли, 1979), к числу 3-летних самок, пришедших на размножение. Величина этого коэффициента изменялась в разных генерациях от 0,38 до 0,55, среднее значение составило 46,7%. Следует отметить, что не существует общепринятых способов интерпретации результатов повторных отловов взрослых амфибий в нерестовых водоемах, включая и сложные случаи, подобные нашему (обзор см. Gill, 1985). Тем не менее, мы сочли необходимым и в этой части нашей работы ввести указанный поправочный коэффициент, поскольку он отражает реальный факт размножения лишь части 3-летних самок, и, как показали наши предварительные расчеты, может существенно влиять на величины  $R_0$  и  $RV_x$ .

В сборе материала в разные годы проведения этого исследования принимали участие А. С. Северцов, М.Б. Корнилова, В.Г. Черданцев, Е.М. Черданцева и Л.Д. Андрианова. Э.М. Смирин неоднократно консультировала автора по вопросам определения возраста. Всем им автор выражает свою глубокую благодарность.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 99-04-48502), фонда «Ведущие научные школы» (00—15—97863) и фонда «Университеты России» (991771).

## Результаты и обсуждение

### 1. Оценки приспособленности на основе определения возраста самок остромордых лягушек

**Выживаемость.** Самки 1982—1984 гг. р. (рис. 1) характеризовались довольно высокой выживаемостью относительно начальной численности генерации. Это было обусловлено, прежде всего, сравнительно высокой выживаемостью до завершения метаморфоза, которая в 1982, 1983 и 1984 гг. составила соответственно 1,63, 2,56 и 7,72%. Низкая выживаемость 3-летних самок по сравнению с 4-летними означает лишь то, что в размножении участвовали далеко не все особи, достигшие этого возраста. Напомним, что использованный нами метод, т.е. оценка численности на основе возрастного распределения *только* размножавшихся самок (см. «Материал и методика»), не позволяет определить общее число 3-летних особей каждой из генераций.

Из-за несопоставимости масштабов пред- и постметаморфозной смертности, выживаемость достигших половозрелости самок относительно численности вышедших сеголеток приведена отдельно (рис. 2). Максимальные значения этого показателя в каждом данном возрасте, наблюдаемые у самок 1982 г.р., соответствовали минимальной численности вышедших сеголеток этой генерации (см. «Материал и методика»). И напротив, минимальные значения выживаемости в каждом данном возрасте у самок 1984 г.р. соответствовали максимальной численности вышедших сеголеток. С другой стороны, на постметаморфозную выживаемость существенное влияние оказывали исходные размеры сеголеток, средняя длина тела которых в 1982, 1983 и 1984 гг. составила соответственно 16,63, 16,09 и 15,50 мм.

**Чистая скорость размножения ( $R_0$ ).** Максимальным значением  $R_0$  характеризовалась генерация 1984 г.р., минимальным — 1983 г.р. Как и следовало ожидать, значения  $R_0$  находились в прямой зависимости от выживаемости до завершения метаморфоза (рис. 3). Кроме того,  $R_0$  зависела и от начальной численности генерации (рис. 4): чем больше эта численность, тем меньше было значение  $R_0$ . Однако в отличие от сопоставления с выживаемостью  $R_0$  не зависела от исходных размеров вышедших сеголеток.

**Репродуктивная ценность ( $RV_x$ ).** Соотношение  $RV_x$  в пределах каждого из возрастных классов (рис. 5) несколько отличалось от соотношения  $R_0$  у трех рассматриваемых генераций. Причина в том, что величина  $RV_x$  зависит не только от выживаемости относительно начальной численности генерации, но и от выживаемости и плодовитости взрослых особей каждого из возрастов. С другой стороны, возрастная динамика величи-

ны  $RV_x$  была сходной у всех трех генераций. Среди 3-летних самок максимальным значением  $RV_x$  характеризовались особи не только генерации 1984 г.р. (у которых  $R_0$  было максимальным), но и 1983 г.р. Среди 4-леток наблюдалось точно такое же соотношение  $RV_x$ . У 5-летних особей всех трех генераций наблюдалось дальнейшее снижение  $RV_x$ , причем минимальное значение было по-прежнему у генерации 1982 г.р. В целом же преимущество генерации 1984 г.р. по  $RV_x$  было обусловлено самой высокой выживаемостью взрослых в возрасте между 3 и 5 годами (самый малый угол наклона линии выживаемости в этом интервале — рис. 2) и сохранялось у всех возрастов (кроме 6-летних).

### 2. Оценки приспособленности на основе массового мечения сеголеток и повторных отловов взрослых остромордых лягушек

**Выживаемость.** Самки более поздних генераций, т.е. 1989-1991 гг. р. (рис. 1), характеризовались очень низкой выживаемостью относительно начальной численности данной генерации. Это было обусловлено сравнительно низкой предметаморфозной выживаемостью, которая в 1989, 1990 и 1991 гг. составила соответственно 1,89, 0,70 и 0,06% (что объясняется ухудшением условий личиночного развития в нерестовом водоеме, подробнее — см. Ляпков и др., 2000). Более высокая выживаемость 3-летних самок, по сравнению с каждым из более старших возрастов, отражает то обстоятельство, что метод мечения и повторных отловов сеголеток позволил оценить общее число самок (размножавшихся и еще не размножавшихся) данного возраста (см. «Материал и методика»). В этом состоит одно из преимуществ данного подхода по сравнению с определением возраста только у размножающихся особей.

Далее, так же, как и в случае более ранних генераций, отдельно была рассчитана выживаемость достигших половозрелости самок относительно численности вышедших сеголеток (рис. 2). Выживаемость самок каждого из возрастов генерации 1989 г.р. была достоверно ниже, чем у соответствующих возрастов 1990 г.р. Возможно, это различие связано с более мелкими исходными размерами сеголеток 1989 г.р., чем у 1990 г.р. (средняя длина тела соответственно 13,99 и 15,81 мм). Абсолютная численность вышедших сеголеток в 1989 г. также была выше (см. «Материал и методика»), что могло приводить к более сильному давлению плотности. В целом, максимальной выживаемостью характеризовалась генерация 1990 г.р., а выживаемость каждого из возрастов генерации 1991 г.р. (кроме 5-летних) достоверно не отличалась от выживаемости соответствующих возрастов генерации 1989 г.р.,

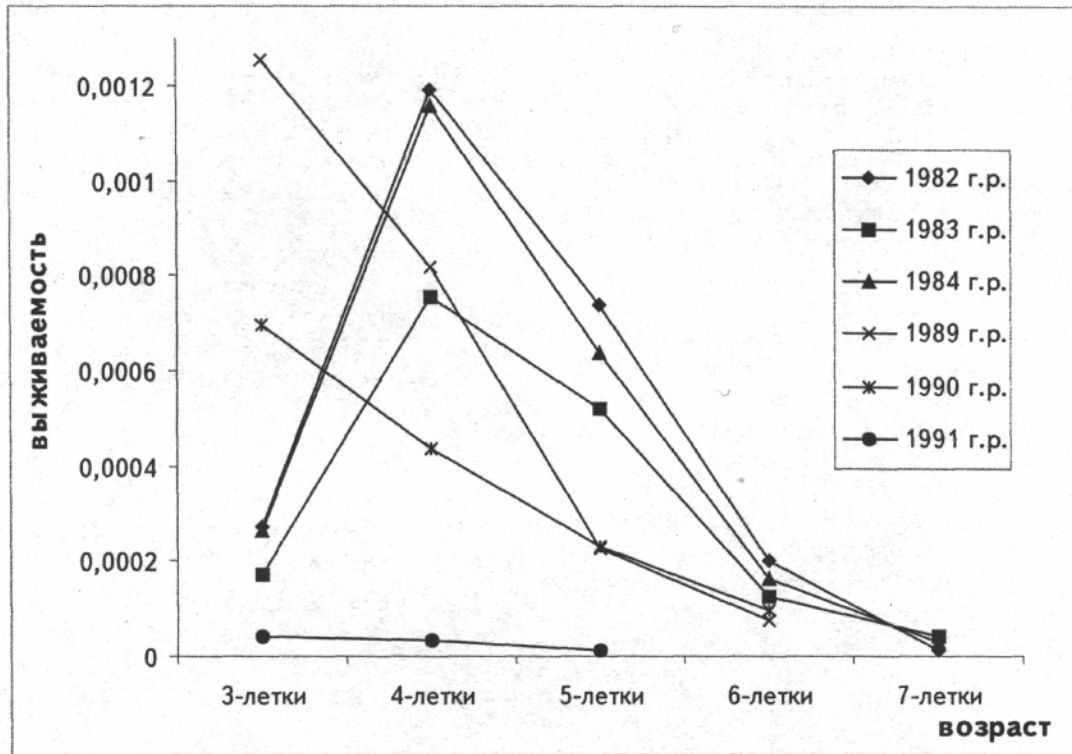


Рис. 1. Выживаемость самок остромордой лягушки относительно начальной численности каждой генераций (по оси Y). По оси X — возраст самок

Fig. 1. The survivorship of *Rana arvalis* females relatively to initial number of each generation (along the Y-axis). Along the X-axis — female age

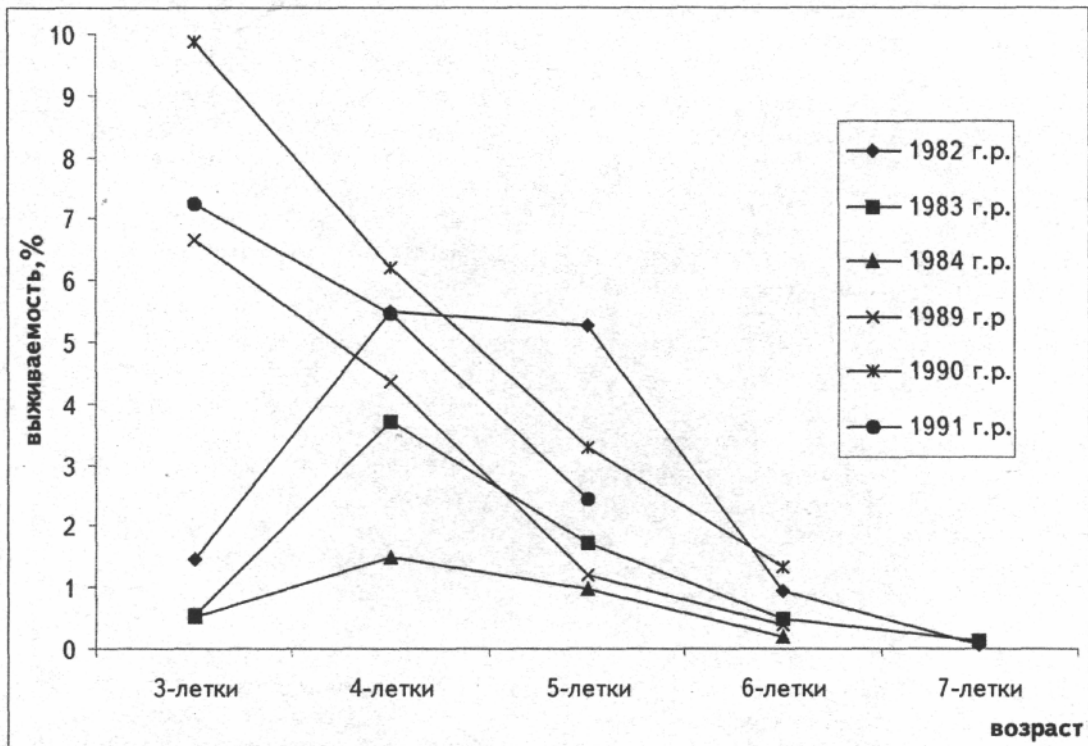


Рис. 2. Выживаемость самок остромордой лягушки относительно численности вышедших сеголеток (по оси Y, в %). По оси X — возраст самок

Fig. 2. The survivorship of *Rana arvalis* females relatively to number of metamorphs (along the Y-axis, %). Along the X-axis — female age

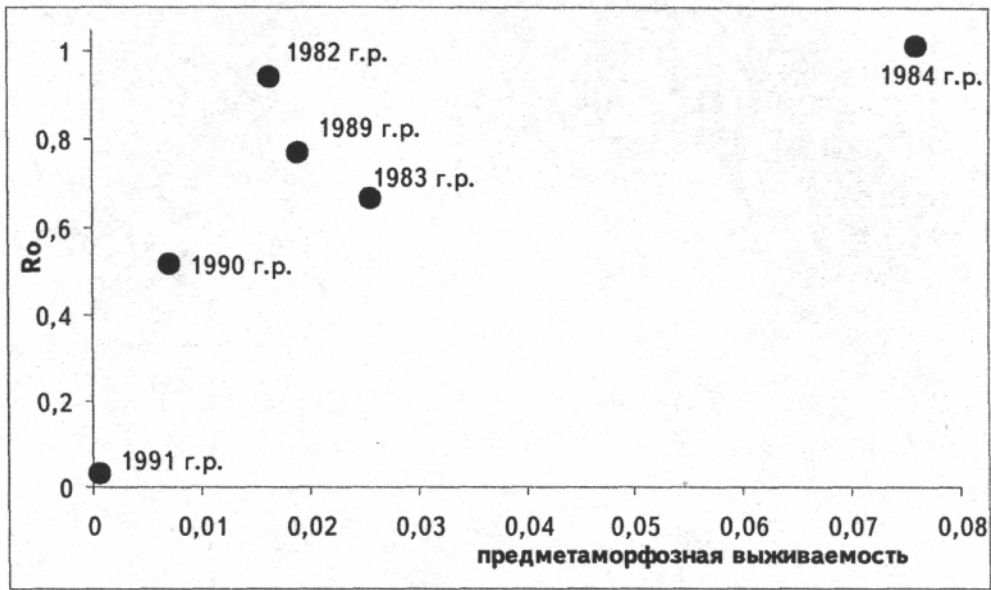


Рис. 3. Зависимость чистой скорости размножения ( $R_0$ ) самок остромордой лягушки (по оси Y) от предметаморфозной выживаемости (по оси X)

Fig. 3. The dependence of net rate of reproduction ( $R_0$ ) of *Rana arvalis* females (along the Y-axis) on premetamorphic survivorship (along the X-axis)

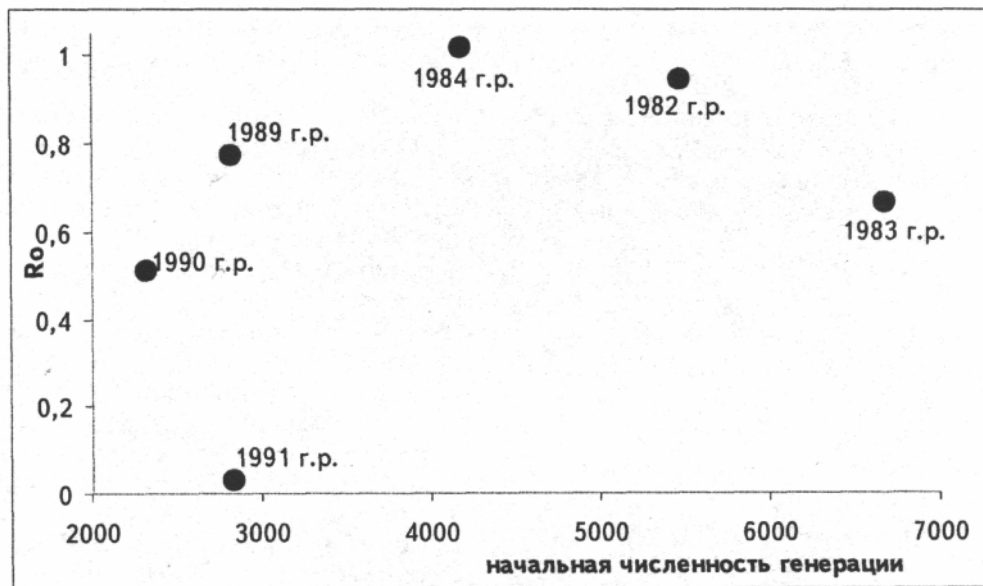


Рис. 4. Зависимость чистой скорости размножения ( $R_0$ ) самок остромордой лягушки (по оси Y) от начальной численности каждой генераций (по оси X)

Fig. 4. The dependence of net rate of reproduction ( $R_0$ ) of *Rana arvalis* females (along the Y-axis) on initial number of each generation (along the X-axis)

несмотря на сравнительно более крупные исходные размеры сеголеток 1991 г.р. (средняя длина тела 16,24 мм) и их существенно более низкую начальную численность.

Самки 1989-1991 гг. р. по выживаемости относительно численности вышедших сеголеток несколько превосходили более ранние генерации. Следует напомнить, что исходные размеры сеголеток 1982-1984 гг. р. были такими же или даже немного большими, несмотря на значи-

тельно более высокую численность завершивших метаморфоз особей этих ранних генераций. Таким образом, зависимость выживаемости взрослых от размеров сеголеток существенно нелинейна: в случае поздних генераций влияние исходных размеров проявляется лишь в сравнительно узком диапазоне, близком к минимальному значению, а в случае ранних генераций увеличение исходных размеров повышает выживаемость.



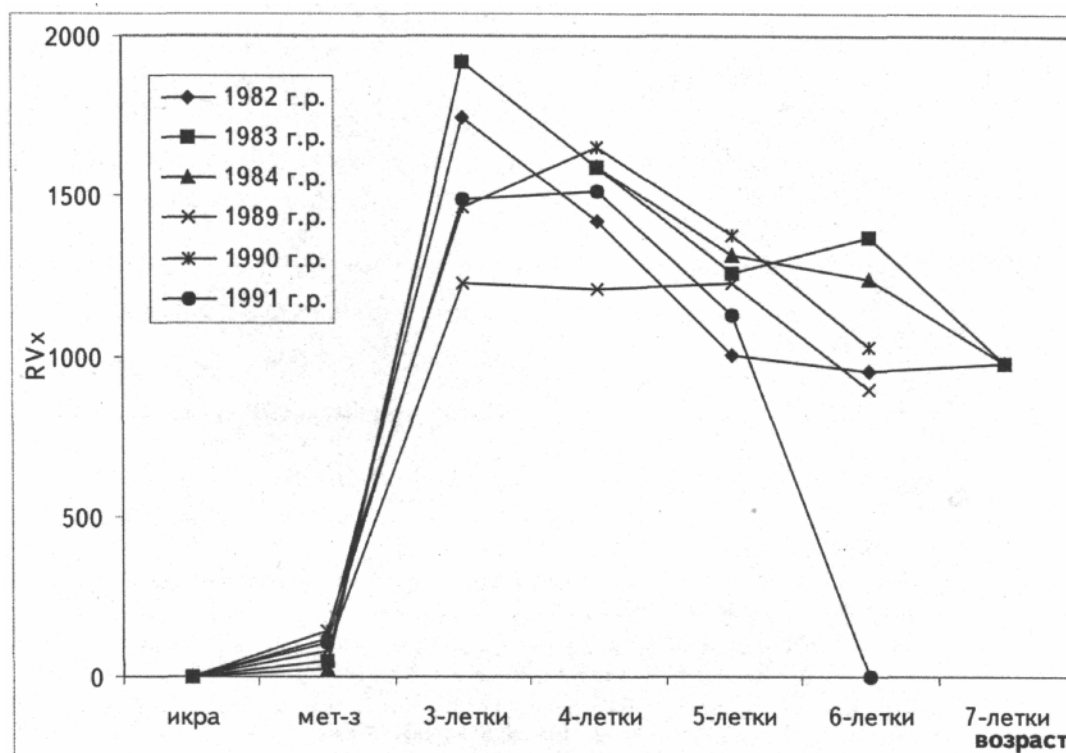


Рис. 5. Репродуктивная ценность ( $RV_x$ ) самок остромордой лягушки (по оси Y). По оси X — возраст самок  
 Fig. 5. The reproductive value ( $RV_x$ ) of *Rana arvalis* females (along the Y-axis). Along the X-axis — female age

Полученные нами оценки выживаемости относительно численности вышедших сеголеток отличаются от литературных данных. У самок наиболее близкого к остромордой лягушке вида — *Rana sylvatica* (Berven, 1982) — первое размножение происходит либо после двух зимовок (равнинная популяция), либо после трех-четырех (горная популяция). Этим различиям соответствуют и различия в выживаемости: большей длительности неполовозрелой стадии соответствует меньшая доля повторных отловов самок (от 2,2 до 4,0%). Доля повторных отловов самок равнинной популяции этого вида (от 2,1 до 16,4%) соответствует нашим данным, однако самки остромордой лягушки изученной нами популяции размножаются впервые на год позднее. Максимальная выживаемость (17,9%) отмечена у самок *Pseudacris triseriata*, достигающих половой зрелости также после 2-й зимовки (Smith, 1987). Вместе с тем самки серой жабы, размножающиеся впервые после 4-й, 5-й или 6-й зимовки (Reading, 1991), характеризуются существенно более низкой долей повторных отловов (0,19%). Таким образом, наблюдаемые видовые и популяционные особенности в целом можно объяснить различиями во времени наступления половой зрелости.

**Чистая скорость размножения.** Самки 1989 г.р. характеризовались большим значением  $R_0$ , чем самки 1990 г.р. Это различие прямо не связано

ни с начальной численностью генерации (рис. 3), ни с исходными размерами сеголеток, ни с их выживаемостью до половозрелости. Главная причина этого преимущества (по величине  $R_0$ ) генерации 1989 г.р. по сравнению с 1990 г.р., а также генерации 1990 г.р. — по сравнению с 1991 г.р., заключается в отмеченных выше сильных различиях по выживаемости до окончания метаморфоза. Предметаморфозная выживаемость (максимальная у генерации 1989 г.р.) вносит существенно больший вклад в преимущество по  $R_0$ , чем лосяшетаморфозная выживаемость (которая, как уже отмечалось, достоверно выше у самок 1990 г.р., чем у самок 1989 г.р.). По этой же причине две из трех более ранних генераций характеризовались большими значениями  $R_0$  по сравнению с тремя поздними (см. рис. 4). Сравнение всех шести генераций особенно наглядно демонстрирует характер зависимости  $R_0$  от начальной численности (которая определяется прежде всего числом кладок, т.е. численностью всех взрослых самок, принявших участие в размножении). Эта численность ограничивала дальнейший рост популяции только после того, как достигала довольно высоких значений (т.е. в случае генераций 1982—1984 гг. р. — см. рис. 3), но и тогда значения  $R_0$  приближались к 1 и кроме того оставались большими, чем у двух (из трех) более поздних генераций.

**Репродуктивная ценность.** Как и в случае самок 1982-1984 гг. р., соотношение значений  $RV$

разных генераций в пределах каждого из возрастных классов (рис. 5) отличалось от соотношения  $R_0$ . Среди 3-летних самок максимальным значением  $RV_x$  характеризовались особи генерации 1991 г.р. Это преимущество самок 1991 г.р. перед двумя другими генерациями обусловлено не столько максимальной плодовитостью 4- и 5-летних особей (Ляпков и др., 2001 а), сколько их максимальной выживаемостью в интервале от 3 до 4 лет (рис. 2, А). Среди 4-леток наблюдалось большее разнообразие значений  $RV_x$ : у самок 1990 г.р. происходило увеличение репродуктивной ценности до максимума (по сравнению с 3-летками), у самок 1989 и 1991 г. р. — практически такое же (как у 3-леток) значение  $RV_x$ . У 5-летних особей 1990 и 1991 г. р. наблюдалось дальнейшее снижение  $RV_x$ , в то время как у таковых 1989 г.р. — небольшое увеличение. В целом же преимущество генерации 1990 г.р. по  $RV_x$  сохранялось у всех возрастов, начиная с 4 лет, что объясняется лучшей выживаемостью генерации 1990 г.р. до 5- и 6-летнего возраста (см. рис. 2). Сравнение возрастной динамики  $RV_x$  всех шести генераций позволяет выявить более сильные различия ранних и поздних генераций: у самок 1989—1991 гг. р. репродуктивная ценность никогда не достигала максимального значения уже в 3-летнем возрасте. Причина это-

го заключалась не в различных способах получения оценок выживаемости 3-летних самок, поскольку при вычислении репродуктивной ценности поправку, учитывающую долю размножавшихся 3-леток, вводили не только у самок 1989-1991 гг., но и у трех ранних генераций (см. «Материал и методика»), поэтому выявленное различие по  $RV_x$  отражает более высокую выживаемость самок 1989-1991 гг. р. после достижения ими репродуктивного возраста (рис. 2).

### 3. Оценки приспособленности на основе определения возраста самок травяных лягушек

**Выживаемость.** Выживаемость достигших половозрелости самок (относительно начальной численности — рис. 6) заметно варьирует у особей различных генераций (в 3—5 раз), но вместе с тем отчетливо прослеживаются и общие тенденции. Максимальная гибель происходит между 3-й и 4-й зимовкой, причем это не связано непосредственно с первым размножением, поскольку в 3-летнем возрасте к репродукции приступает лишь небольшая доля самок (см. «Материал и методика»). По достижении 4 лет выживаемость повышается и сохраняется на таком уровне до возраста 6 или даже 7 лет.

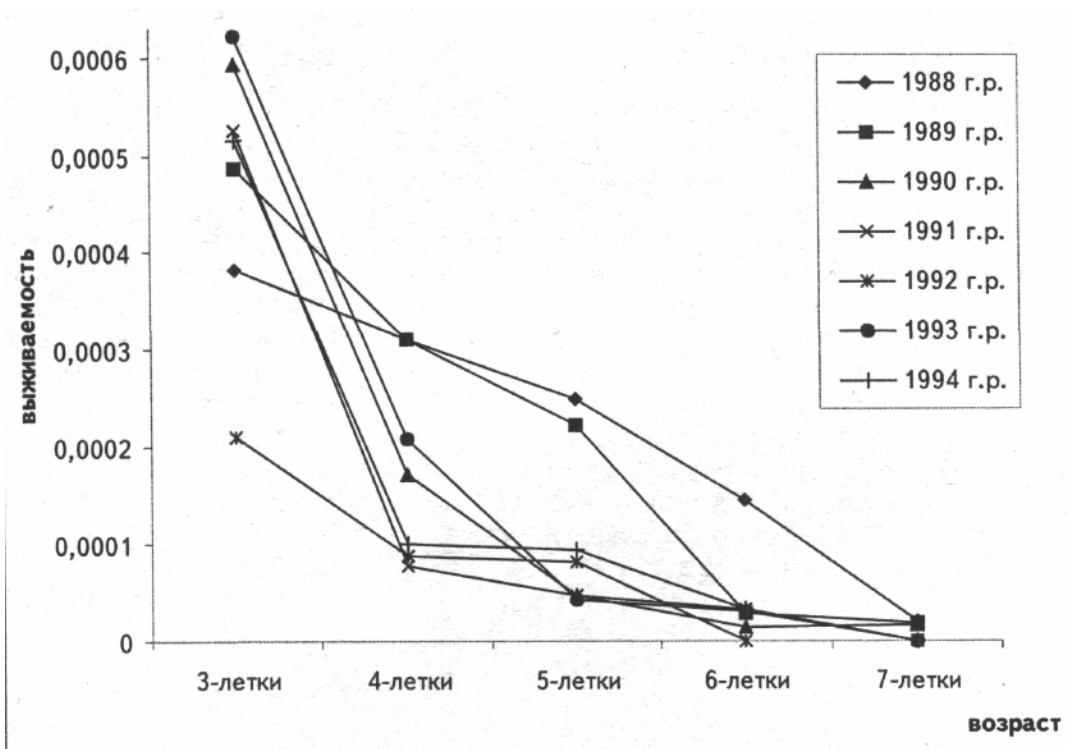


Рис. 6. Выживаемость самок травяной лягушки относительно начальной численности каждой генераций (по оси Y). По оси X — возраст самок

Fig. 6. The survivorship of *Rana temporaria* females relatively to initial number of each generation (along the Y-axis). Along the X-axis — female age

Рассмотренная возрастная динамика у травяных лягушек существенно отличается от выживаемости остромордых лягушек (ср. рис. 1 и 6). Во-первых, выживаемость до 4 лет у травяных лягушек приблизительно на порядок ниже. Это различие имеет два взаимно дополняющих объяснения. 1. Низкая предметаморфозная выживаемость, имеющая самые разнообразные причины (обзор см. Ляпков, Северцов, 1994). Следует лишь отметить, что условия личиночного развития во многих водоемах, используемых для размножения травяными лягушками, могут быть менее благоприятными, чем в водоемах, где нерестится бблыбая часть остромордых лягушек. Однако существенным аргументом против универсальности такого объяснения является сравнительно высокая предметаморфозная выживаемость, выявленная нами в 1979—1988 гг. во всех исследованных стабильных водоемах (от 2,8 до 11,3%). Кроме того, нами было показано, что начальная численность когорты (число кладок в данном водоеме) ограничивает выживание до завершения метаморфоза только в том случае, когда превышено некое ее пороговое значение (Ляпков, Северцов, 1994). 2. Низкая выживаемость сеголеток непосредственно после выхода на сушу, обусловленная их повышенной плотностью вблизи водоема. Как было показано в условиях полевого эксперимента (Ляпков, 1988, 1995), выживаемость расселяющихся от нерестового водоема сеголеток определяется, в первую очередь, их плотностью, т.е., в конечном итоге, числом завершивших метаморфоз особей. Поэтому даже в случае сравнительно высокой предметаморфозной выживаемости суммарная (от начальной численности когорты и до завершения расселения сеголеток на суше) выживаемость будет ограничена: либо на личиночных стадиях, либо уже после выхода на сушу.

Во-вторых, выживаемость всех возрастов старше 4 лет у травяных лягушек выше, чем у остромордых, относящихся не только к поздним, но и к ранним поколениям (1982—1984 гг. р.). Особенно наглядно это различие выявляется в том случае, когда численность каждого возраста ( $x$ ) представлена не относительно начальной численности данной генерации, а относительно числа самок, доживших до предыдущего года размножения ( $x-1$ ). По этому показателю выживаемости во многих поколениях самки более старших возрастов (вплоть до 7 лет) имели преимущество перед более молодыми (рис. 7, А). И напротив, у остромордой лягушки (рис. 7, Б) такое преимущество более старших — редкое исключение, в то время как правило было сильное снижение этой

выживаемости, наблюдавшееся уже у 4-летних самок.

**Чистая скорость размножения.** Значение  $R_0$  варьировало между поколениями довольно сильно, однако лишь у трех из них  $R_0$  было существенно меньше 1. Сопоставление  $R_0$  с начальной численностью генерации (рис. 8) позволяет выявить более жесткое, чем у остромордых лягушек, плотностно-зависимое ограничение регуляции численности: в диапазоне сравнительно высоких значений начальной численности генерации  $R_0$  становится меньше единицы (что соответствует прекращению роста начальной численности генераций потомков). Напомним, что у остромордой лягушки значения  $R_0$  близкие к 1 наблюдались как при низком, так и при высоком значениях начальной численности генераций родителей (см. рис. 4). Кроме того, различия между видами выявляются и в абсолютных значениях  $R_0$ : у 3 из 6 исследованных поколений остромордой лягушки этот показатель превышает значение 0,75 (рис. 4), а у травяной лягушки такое превышение наблюдалось только у 2 из 7 поколений (рис. 8). Это означает, что рост численности у остромордой лягушки в большинстве случаев может идти более быстрыми темпами, чем у травяной.

**Репродуктивная ценность.** Соотношение значений  $RV_x$  различных поколений в каждом из возрастных классов не соответствовало различиям этих поколений по скорости размножения (рис. 9). Различия между поколениями проявлялись также в неодинаковой возрастной динамике  $RV_x$ . Максимальное значение  $RV_x$  достигалось как у 3-летних самок, так и у 4 или 5-летних. Эти различия между поколениями хорошо соответствовали различиям в значениях повозрастной выживаемости (рис. 7А).

Главной особенностью травяных лягушек является более высокий, чем у остромордых лягушек, уровень значений репродуктивной ценности у каждой из поколений: в пределах каждого возраста эти значения выше приблизительно в 2—3 раза. Это различие двух видов объясняется уже отмеченной более высокой выживаемостью травяных лягушек после достижения половозрелости, наиболее вероятная причина которой — их существенно более крупные размеры, а также различия в условиях зимовки двух этих видов (Ляпков, 1997). Кроме того, более крупные размеры обуславливают и более высокую плодовитость (приблизительно в 2 раза в исследованных нами популяциях) травяных лягушек (Ляпков и др., 2002) по сравнению с остромордыми (Черданцев и др., 1997; Ляпков и др., 2001).

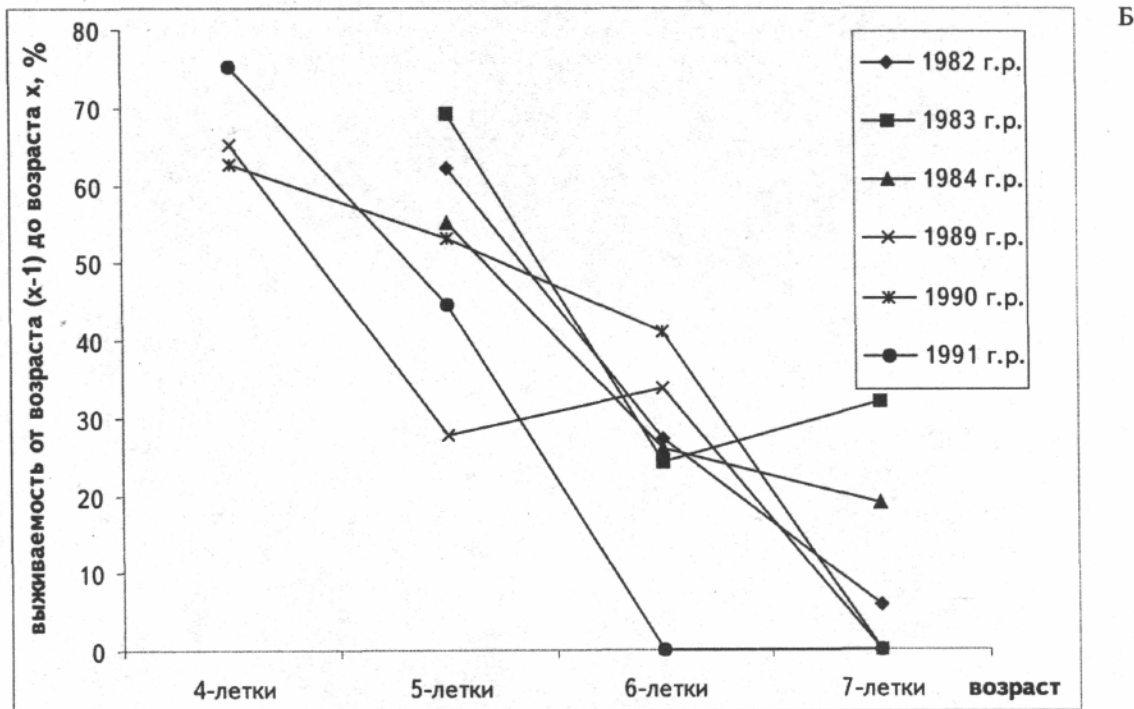
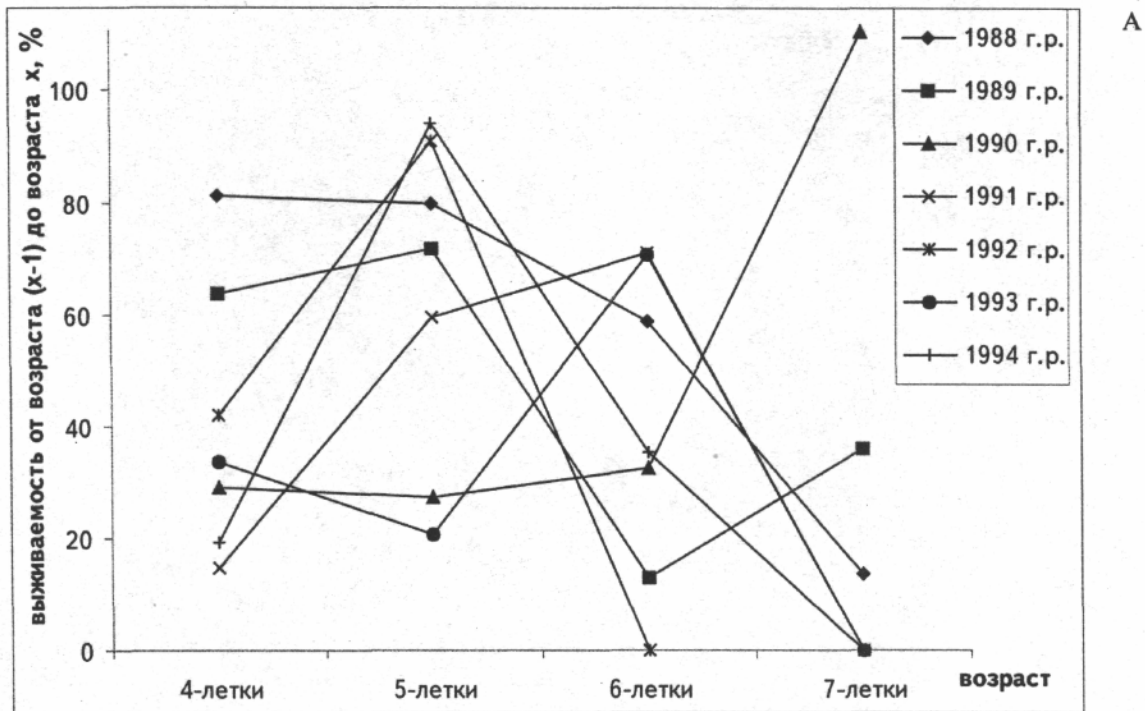


Рис. 7. Выживаемость самок травяной (А) и остромордой (Б) лягушек данного возраста (x) относительно числа самок, доживших до предыдущего года (x-1) (по оси Y). По оси X — возраст самок (x) *Примечание.* Выживаемость 4-летних (относительно 3-летних) остромордых лягушек 1982—1984 гг. р. не была оценена (подробнее см. «Материал и методику»)

Fig. 7. The survivorship of *Rana temporaria* (A) and *R. arvalis* (B) females of given age (x) relatively to number of females, survived up to preceding year (x-1). Along the X-axis — female age (x)

Note. The survivorship of 4-year-old *R. arvalis* females of 1982-1984 years of birth (relatively to 3-year-old) was not estimated (see "Materials and methods" for details)

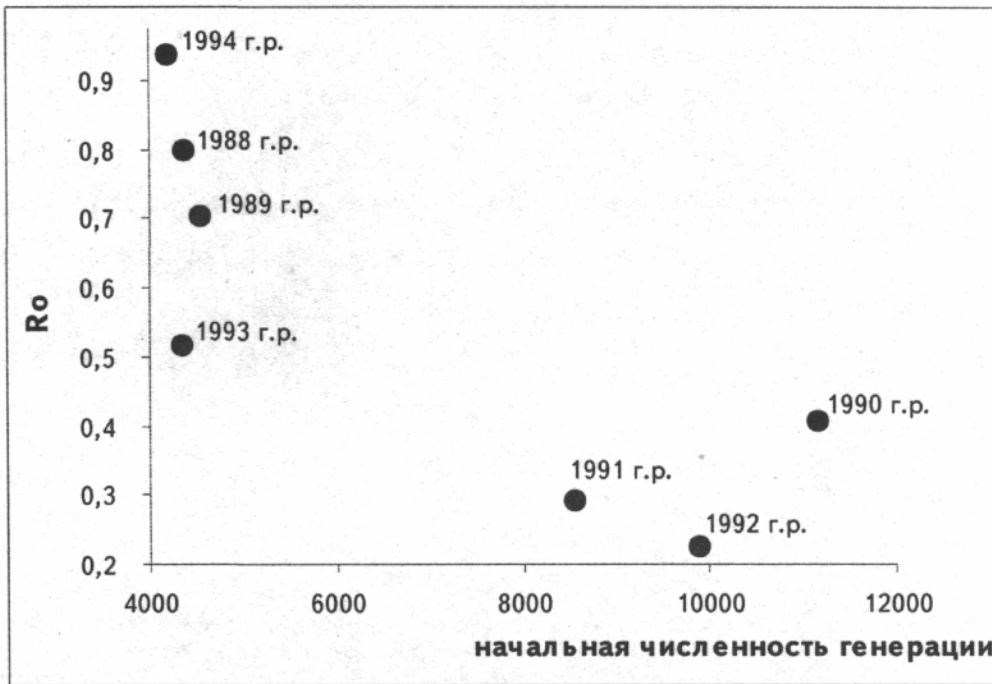


Рис. 8. Зависимость чистой скорости размножения ( $R_0$ ) самок травяной лягушки (по оси Y) от начальной численности каждой генераций (по оси X)

Fig. 8. The dependence of net rate of reproduction ( $R_0$  of *Rana temporaria* females (along the Y-axis) on initial number of each generation (along the X-axis)

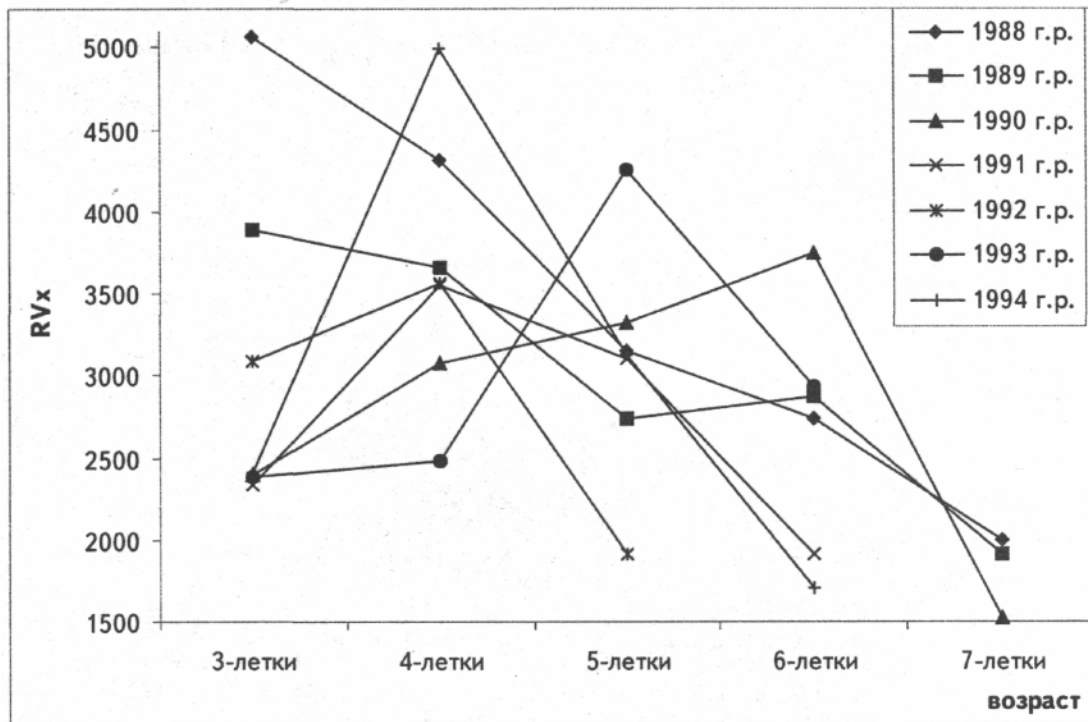


Рис. 9. Репродуктивная ценность ( $RV_x$ ) самок травяной лягушки (по оси Y). По оси X — возраст самок.

Fig. 9. The reproductive value ( $RV_x$ ) of *Rana temporaria* females (along the Y-axis). Along the X-axis — female age.

#### 4. Многолетняя динамика численности травяных и остромордых лягушек и ее интерпретация на основе полученных оценок приспособленности

На основании многолетних учетов кладок обоих видов (см. «Материал и методика») были получены данные по численности взрослых особей, ежегодно принимавших участие в размножении. Эта численность представляет собой, с одной стороны, итог выживаемости каждой из генераций, особи которой достигли половозрелости и далее — дожили до года проведения данного учета, а с другой — определяет начальную численность новой генерации (данного года рождения). Сначала рассмотрим особенности динамики численности, свойственные каждому из видов.

Численность взрослых травяных лягушек (рис. 10) с 1982 по 1988 г. изменялась на сравнительно низком уровне. С 1989 по 1993 г. наблюдался сильный подъем численности и последующий ее спад до прежнего уровня. Далее, с 1994 по 1997 г. происходил дальнейший спад до еще более низкого уровня, а затем — постепенный подъем, превысивший уровень численности 1982—1988 гг. Численность взрослых остромордых лягушек (рис. 10) с 1982 по 1993 г. демонстрировала более или менее регулярные колебания (представленные тремя подъемами и последующими спадами) на более высоком, чем у травяной лягушки, уровне. Последний из этих пиков

совпал с подъемом и спадом численности травяной лягушки, происходившим с 1989 по 1993 г. С 1994 по 1999 г. у двух видов наблюдалось еще более сильное совпадение, т.е. сходное снижение численности и ее переход на самый низкий уровень. Судя по данным двух годов (2000-го и 2001-го), у травяной лягушки наблюдалось новое увеличение численности. Однако у остромордой лягушки, численность в 2000—2001 гг. оставалась сравнительно низкой, поэтому можно считать, что новый подъем пока не начался.

Теперь рассмотрим возможные причины выявленных изменений численности, обусловленные внешними воздействиями, т.е. не связанные непосредственно с различиями двух видов по чистой скорости размножения каждой из генераций и по репродуктивной ценности самок. До 1988 г. каждый из видов имел свой уровень численности, а изменения численности происходили у двух видов независимо друг от друга, поэтому сходство последующего (с 1993 г.) сильного снижения численности у обоих видов позволяет предположить, что и причины этого падения для них общие и связаны с существенным усилением антропогенных воздействий. Наиболее очевидные такие воздействия — разрушение окружающих заказник биостанции естественных местообитаний из-за резкой интенсификации дачного и коттеджного строитель-

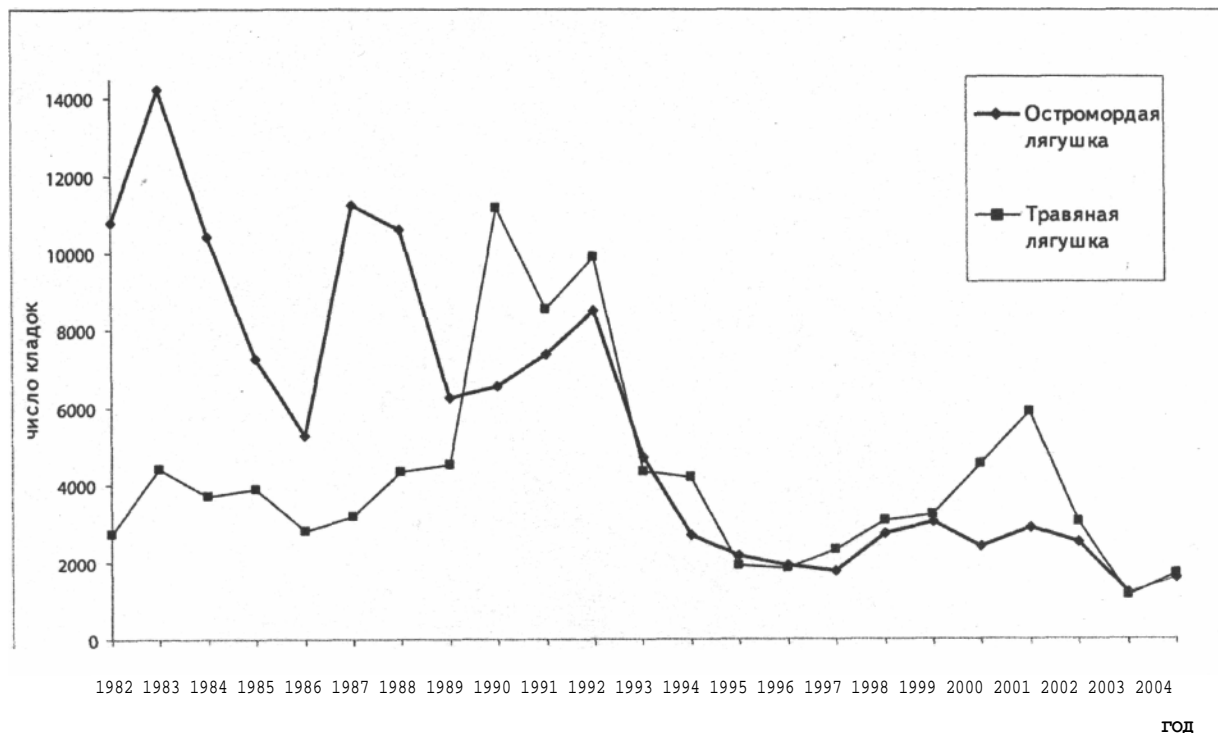


Рис. 10. Динамика численности травяных и остромордых лягушек (по оси Y — число ежегодно размножившихся самок) популяций Звенигородской биостанции МГУ. По оси X — годы проведения учетов

Fig. 10. The number dynamics of *Rana temporaria* and *R. arvalis* (along the Y-axis — number of annually breeding females) of the populations of Zvenigorod biological station of Moscow University. Along the X-axis — years of censuses

ства, а также усиление рекреационной нагрузки и на пойменные, и на лесные биотопы самого заказника, особенно в теплое время года.

Однако другие данные позволяют предполагать, что падение численности обоих видов может быть обусловлено и естественными причинами. Основным водоемом, в котором в 80-е гг. размножалась большая часть популяции остромордой лягушки (от 61 до 77% всех учтенных кладок) — старый, залитый водой торфяной карьер — превратился фактически в верховое болото, которое за последние 20 лет сильно заросло. Кроме того, в начале 90-х гг. этот лесной карьер был заселен золотым карасем, который выдерживает здесь зимнее промерзание (точнее говоря, мы наблюдали массовые заморы, но вместе с тем, — и ежегодное размножение), поэтому в последние годы личинки остромордой лягушки сразу после выклева в массе выедаются карасем. Возможная причина столь сильного воздействия рыб — олиготрофность карьера. По крайней мере, в лабораторных условиях менее 10 карасей небольших размеров полностью выедали головастиков из одной кладки в течение 2—3 суток после выклева. Кроме того, проведенное в 2001 г. исследование распределения головастиков в этом водоеме выявило высокую их плотность только в одном, изолированном и недоступном для карасей участке карьера. Литературные данные (Glandt, 1985; Meyer et al., 1998)

также подтверждают существенное влияние карасей на численность головастиков бурых лягушек. Возможно, что на выживаемость головастиков неблагоприятно влияют и какие-либо факторы, связанные с сукцессией данного водоема (химизм воды и т.п.). Прямым свидетельством ухудшения условий личиночного развития в карьере является многолетняя тенденция снижения предметаморфозной выживаемости: с 1981 по 1984 г. доля завершивших метаморфоз сеголеток составляла от 1,6 до 7,7 % от численности икры (в среднем 4,3%), однако в 1990, 1991 и 1992 гг. она снизилась соответственно до 0,70, 0,06 и 0,015%. За последние 10 лет, судя по нашим наблюдениям, предметаморфозная выживаемость продолжала оставаться на таком же низком уровне. Вместе с тем постметаморфозная выживаемость не обнаруживала столь сильного снижения (Ляпков и др., 2000). Следовательно, именно низкая предметаморфозная выживаемость и стала причиной существенного снижения уровня численности.

Еще одним, хотя и косвенным, свидетельством ухудшения условий предметаморфозного развития можно считать выявленную нами многолетнюю тенденцию перераспределения кладок. Начиная с 1984 г., доля кладок, ежегодно помещаемых в карьер, постоянно снижалась: от 77% вплоть до 19% (рис. И). Площадь этого стабильного водоема составляет около половины

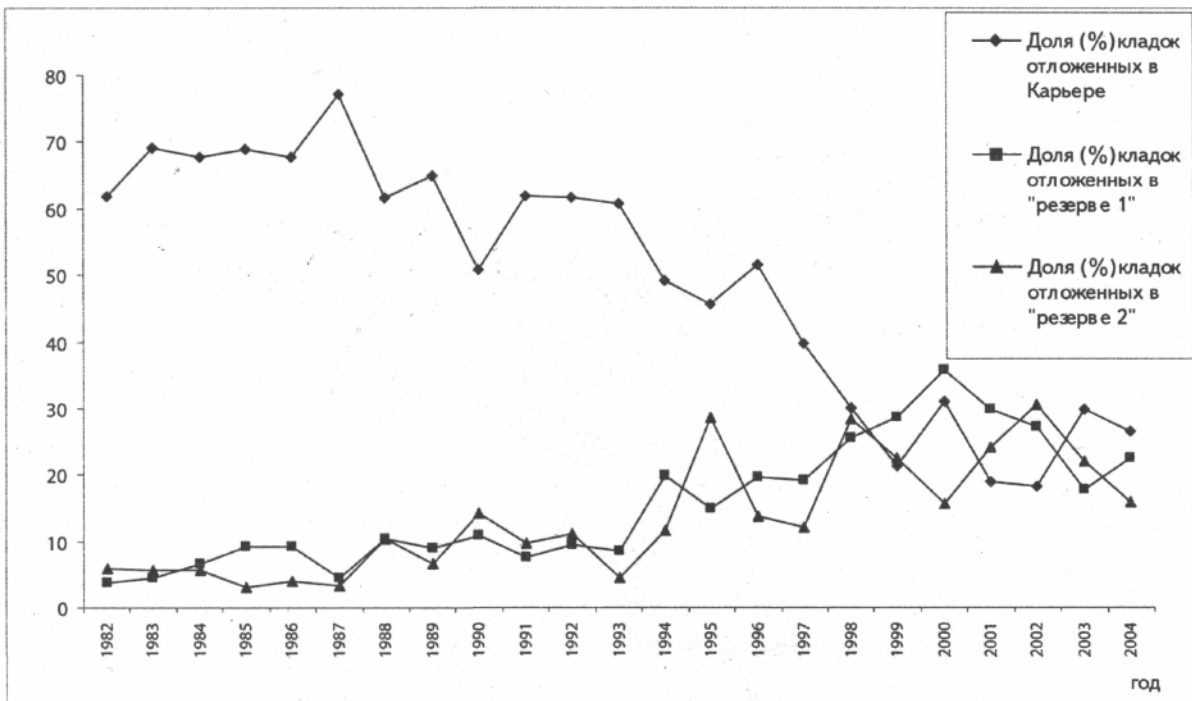


Рис. 11. Доля кладок (по оси Y, %) относительно общего числа отложенных в данном году кладок, ежегодно помещаемых в наиболее крупный нерестовый водоем, используемый остромордыми лягушками (карьер) и в два других, менее крупных водоема. По оси X — годы проведения учетов

Fig. 11. The proportion of clutches (along the Y-axis, %) relatively to total number of clutches, deposited annually in the most large breeding pond (peat-bog) and in two other smaller ponds, used by *Rana arvalis*. Along the X-axis — years of censuses

площади всех водоемов, использующихся как нерестилища остромордыми лягушками. С 1984 по 1996 г. доля кладок в нем была выше ожидаемой на основании его относительных размеров, а позднее эта доля снизилась и стала существенно ниже ожидаемой. Несомненно, такое снижение является отсроченным ответом популяции на неблагоприятные условия развития в карьере: доля выходящих из него сеголеток и, соответственно, достигших половозрелости особей становилась все меньшей. Возможно также, что в него приходили на размножение все меньше особей, предметоморфозное развитие которых проходило в других водоемах. Отметим, что механизм такой отсроченной реакции популяции на ухудшение условий обусловлен снижением пополнения взрослой части популяции за счет сеголеток из этого водоема. Дело в том, что, как показано в условиях полевого эксперимента, взрослые бурые лягушки не всегда могут выбирать для размножения водоемы с лучшими условиями эмбрионального и личиночного развития, например те, в которых нет хищников (Laurila, Aho, 1997).

Вместе с тем, начиная с 1994 г. в расположенном поблизости от карьера небольшом стабильном водоеме (на рис. 11 он обозначен как «резерв 1», его площадь составляет около 20% от площади всех водоемов) наблюдалось резкое увеличение доли кладок: с 11% (максимальное значение с 1982 по 1993 г.) до 36% (2000 г.). Отловы головастиков, проведенные летом 2001 г., подтвердили, что условия личиночного развития в нем благоприятные, а выживаемость — сравнительно высокая. Сходная, хотя и менее выраженная, тенденция (от 14 до 29%) была выявлена для еще одной группы несколько менее стабильных водоемов, также расположенных неподалеку от карьера (на рис. 11 они обозначены как «резерв 2»).

Относительно внешних причин наблюдавшегося падения численности травяной лягушки можно лишь высказать два предположения. Во-первых, оно могло быть вызвано ухудшением условий, по крайней мере в некоторых из нерестовых водоемов. Это уже упоминавшееся антропогенное воздействие (загрязнение воды и сокращение размеров некоторых водоемов). Во-вторых, в двух наиболее глубоких водоемах биостанции в последние 5—6 лет была отмечена интродукция, а затем — массовое размножение ротана. Известно, что эти хищные рыбы оказывают неблагоприятное влияние на личинок и бесхвостых, и хвостатых амфибий (Мантейфейль, Решетников, 1997; Решетников, 2001). Это влияние, вероятно, ослабляется только в те годы, когда большая часть ротанов гибнет зимой из-за заморозов.

Следует также отметить, что сравнительно более стабильный характер динамики численности травяной лягушки за весь период наблюдений, исключая единственный пик (с 1989 по 1993 г.), может в целом соответствовать более стабильным условиям местообитаний вида. Действительно, наличие не одного (как в случае остромордой лягушки), а девяти постоянных и сравнительно крупных водоемов должно обеспечивать постоянное ежегодное пополнение наземной части популяции.

Теперь следует рассмотреть те возможные влияния, которые могут оказывать на динамику численности каждого из видов выявленные нами характеристики их приспособленности. Напомним, что значения чистой скорости размножения у исследованной йми популяции травяной лягушки в случае высокой начальной численности генерации меньше 0,5, а в случае низкой — близки к 1. В возрасте 3 лет впервые размножается незначительная часть самок (около 26%). Выживаемость до половозрелости существенно ниже, чем у остромордой лягушки, однако выживаемость достигших половозрелости самок сравнительно высокая, что и обуславливает их высокую репродуктивную ценность. Максимальная (для данной генерации) репродуктивная ценность достигается обычно в возрасте 4 или 5 лет. Мы предполагаем, что все вместе эти особенности популяции травяных лягушек должны обуславливать попеременное уменьшение и увеличение начальной численности генераций, приводящие (с задержкой в 3—4 года) к соответствующим изменениям численности взрослых особей. Очевидно также, что в фазе увеличения численности половозрелой части популяции будет происходить не очень быстрое, но стабильное (т.е. в течение нескольких лет подряд) увеличение начальной численности каждой из последовательных генераций. Выявленная нами реальная динамика численности травяной лягушки (см. рис. 10) характеризовалась всеми названными особенностями.

Чистая скорость размножения у исследованной нами популяции остромордой лягушки в целом выше, чем у травяной, и для большинства генераций значение этого показателя близко к 1 (рис. 4). Однако абсолютные значения репродуктивной ценности достигших половозрелости самок были в 2—3 раза ниже, чем у травяных лягушек. Максимум репродуктивной ценности достигается обычно в возрасте 3 или 4 лет. Кроме того, впервые размножается по достижении 3-летнего возраста большая доля самок (около 47%). Все эти особенности должны обуславливать сравнительно быстрое увеличение начальной численности генераций, а также быстрое пополнение половозрелой части. Именно эти особен-



ности и наблюдались, в период высокого уровня численности, т.е. с 1982 по 1993 г. Данные по более поздним генерациям (соответствующие низкому уровню численности с 1994 по 1999 г.) полностью пока еще не обработаны, но очевидно, что эти генерации, как и генерации 1991 и 1992 гг. р., должны характеризоваться значениями  $R_0$  меньше 1.

### Заключение

У травяной лягушки нами было выявлено более жесткое ограничение, накладываемое на величину чистой скорости размножения данной генерации ее начальной численностью. Это обусловлено более высокой начальной плотностью и ее более сильным влиянием на предметаморфозную или (опосредованно) на постметаморфозную выживаемость. Дело в том, что, по нашим оценкам, средняя по всем водоемам плотность отложенной икры травяной лягушки существенно выше, чем у остромордой. Это объясняется меньшими суммарными размерами (площадью поверхности) всех водоемов, используемых для размножения популяцией травяной лягушки. В такой ситуации единственный способ повысить среднепопуляционную предметаморфозную выживаемость (при данной численности самок и их плодовитости) — использовать для размножения другие, менее заполненные кладками водоемы. Однако, как уже отмечалось, травяные лягушки размножаются в многочисленных лесных водоемах довольно редко, т.е. эти водоемы «недоиспользуются». Кроме того, за все годы наблюдений нам не удалось выявить четкой тенденции увеличения численности кладок травяной лягушки в водоемах такого типа. Можно лишь предполагать, что при этом выборе важное значение имеет поведение взрослых особей и, что предпочтение отдается водоемам, расположенным сравнительно близко от мест зимовок, т.е. от берега реки. Возможно также, что у травяных лягушек предпочтение нерестовых водоемов ограничено только сравнительно крупными и хорошо прогреваемыми: согласно нашим многолетним наблюдениям, из всех лесных водоемов многочисленные мелкие лужи этот вид практи-

чески не использует. В целом же вопрос о том, почему не преодолевается ограничение плотностью икры, остается открытым<sup>^</sup>

Следует также отметить, что и у остромордых лягушек, чьи нерестовые водоемы характеризуются большими суммарными размерами, численность половозрелой части популяции сильно ограничена предметаморфозной выживаемостью. Однако причины снижения этой выживаемости другие: либо ухудшение условий в стабильных водоемах, либо пересыхание временных водоемов, поэтому после благоприятных для выживания головастиков годов происходит быстрое пополнение наземной части генерации за счет высокого репродуктивного потенциала популяции (т.е. высоких значений чистой скорости размножения большинства генераций). Сравнительно низкий уровень численности взрослых остромордых лягушек, наблюдающийся с 1994 г. до настоящего времени, — следствие повторяющейся из года в год высокой предметаморфозной смертности, которая не может быть снижена, поскольку обусловлена не высокой начальной плотностью, а ухудшением внешних условий. Другие, менее важные, причины сохранения этого низкого уровня численности — сравнительно низкая выживаемость и, соответственно, низкая репродуктивная ценность половозрелых особей этого вида.

Таким образом, из двух исследованных видов популяция травяной лягушки представляется нам более стабильной в отношении динамики численности своей половозрелой части и более устойчивой в отношении реакции на ухудшение качества используемых местообитаний. Одна из причин этого различия видов связана с условиями внешней среды и состоит в том, что травяные лягушки используют для размножения несколько постоянных водоемов, обеспечивающих ежегодное стабильное пополнение наземной части популяции. Причины этой устойчивости обусловлены также свойствами данного вида — сравнительно высокой выживаемостью по достижении половозрелости и высокой репродуктивной ценностью практически всех возрастов размножающихся самок.

### Литература

- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 672 с.; Т. 2. 480 с.
- Коли Г. 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Корнилова М.Б., Савельев С.В., Северцов А.С. 1996. Ускоренный метод определения возраста бесхвостых амфибий по шлифам фаланг. Зоол. журн. Т. 75. Вып. 10. С 1581-1585.
- Ищенко В.Г. 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий. Дис. д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 66с.
- Ляпков С.М. 1988. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни. Зоол. ж. Т. 67. Вып. 10. С. 1519-1529.
- Ляпков С.М. 1995. Факторы, обуславливающие гибель сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и ост-

- ромордой (*R. arvalis*) лягушек в начале наземной жизни. Зоол. журн. Т. 74. Вып. 1. С. 92-105.
- Ляпков С.М. 1995а. Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек. Зоол. журн. Т. 74. Вып. 2. С. 66-79.
- Ляпков С.М. 2001. Многолетняя динамика численности популяций бурых лягушек Подмосковья: естественные флуктуации или результат усиления антропогенных воздействий? Вопросы герпетологии. Материалы 1-го Съезда Герпетологического Общества им. А.М. Никольского. Пушкино — Москва, 2001 г. С. 171-173.
- 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. Вып. 6. С. 719-733.
- 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. 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., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2001а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 2. Динамика компонент приспособленности. Зоол. журн. Т. 80. Вып. 5. С. 567-575.
- 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.
- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 1997. Трансформация метапопуляций тритонов в районе заказника «Озеро Глубокое» (Московская обл.) в результате вселения хищной рыбы ротана *Percottus glenii* Dübowski. Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. М. Т. 7. С. 56-72. Пианка Э. 1981. Популяционная экология. М.: Мир. 400с.
- Решетников А.Н., 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья. Журн. общ. биол. Т. 62, № 4. С. 352-361.
- 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.
- 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. Vol. 36, N 5. P. 962-983.
- Berven K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). Ecology. Vol. 71, N 4. P. 1599-1608.
- Berven K.A. 1995. Population regulation in the wood frog, *Rana sylvatica*, from 3 diverse geographic localities. Australian J. of Ecology. Vol. 20, N 3. P. 385-392.
- Berven K.A., Gill D. E. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits. Amer. Zool. Vol. 23, N 1. P. 85-97.
- Breden F. 1987. The effect of post-metamorphic dispersal on the population genetic structure of Fowler's toad, *Bufo woodhouseifowleri*. Copeia. N 2. P. 386-395.
- Breden F. 1988. Natural history and ecology of Fowler's toad, *Bufo woodhousei fowleri* (Amphibia: Bufonidae), in the Indiana Dunes National Lakeshore. Fieldiana zool. New ser. N 49. P. 1-16.
- Gill D.E. 1985. Interpreting breeding patterns from census data: a solution to the Husting dilemma. Ecology. Vol. 66, N 2. P. 344-354.
- Glandt D. 1985. Kaulquappen-Fressen durch Goldfische *Carassius a. auratus* und Rotfedern *Scardinius erythrophthalmus*. Salamandra. Vol. 21, N 2. P. 180-185.
- Reading C.J. 1991. The relationship between body length, age and sexual maturity in the common toad, *Bufo bufo*. Holarctic Ecology. Vol. 14, N 4. P. 245-249.
- Laurila A., Aho T. 1997. Do female common frogs choose their breeding habitat to avoid predation on tadpoles? Oikos. Vol. 78, N 3. P. 585-591.
- Meyer A.H., Smidt B.R., Grossenbacher K. 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. Proc. R. Soc. Lond. B. Vol. 265. P. 523-528.
- Sinsch U. 1997. Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a *Bufo calamita* metapopulation. Oecologia. Vol. 112, N 1. P. 42-47.
- Sinsch U. 1997a. Effects of larval history and microtags on growth and survival of natterjack (*Bufo calamita*) metamorphs. Herpetol. J. Vol. 7, N 4. P. 163-168.
- Smith D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis Ecology. Vol. 68, N 2. P. 344-350.

