

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА БУРЫХ ЛЯГУШЕК

С.М. Ляпков¹, М.Б. Корнилова¹, И.А. Сербинова²,
Е.В. Корзун³, Р.В. Новицкий³

¹ *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы
E-mail: lyapkov@mail.ru*

² *Московский государственный зоологический парк
Россия, 123242, Москва, Большая Грузинская, 1*

³ *Институт зоологии Национальной академии наук Беларуси
Беларусь, 220072, Минск, Академическая, 27
E-mail: nramphi@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.06.2009 г.

Сравнение характеристик жизненного цикла было проведено между 4-мя популяциями травяной лягушки и 4-мя популяциями остромордой лягушки, местообитания которых расположены по градиенту снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток в восточноевропейской части их ареалов. У обоих видов в центральной и северной популяциях предметаморфозное развитие в одинаковых лабораторных условиях проходит ускоренно и может даже приводить к меньшей длине тела по завершении метаморфоза. Межпопуляционная изменчивость скорости роста и развития направлена против градиента условий среды и, очевидно, обусловлена отбором, который должен оказывать более сильное влияние на скорость предметаморфозного роста, а у травяной лягушки – также и на длину тела по завершении метаморфоза. У обоих видов выявлены две стратегии личиночного роста и развития: особи из южных популяций не только дольше развиваются до метаморфоза, но и вырастают более крупными (даже проигрывая в скорости роста), а особи из северных популяций минимизируют длительность предметаморфозного развития, иногда в ущерб достигнутому ко времени выхода на сушу размерам. В лабораторных условиях особи каждого вида из северной популяции росли после завершения метаморфоза существенно медленнее и ко времени ухода в первую зимовку были мельче, чем особи из обеих южных популяций. Следовательно, у обоих видов межпопуляционные различия в росте в этот период постметаморфозного роста обусловлены генетически, и при этом изменчивость была направлена по градиенту условий среды. У остромордой лягушки наибольшей длиной тела перед 2-й зимовкой характеризовались особи обеих южных популяций. После 2-й зимовки и далее, вплоть до 5-й зимовки, самые крупные размеры наблюдались у особей одной из этих популяций. Самые мелкие размеры в каждом из возрастов были у особей северной популяции. Согласно ретроспективной оценке по данным скелетохронологии, наибольшая длина тела перед 1-й зимовкой была у особей двух южных популяций, и это преимущество сохранялось у них до 2-й зимовки. У травяной лягушки наибольшими размерами перед 2-й зимовкой характеризовались особи одной южной и центральной популяций. Позднее, как и в случае остромордой лягушки, самый быстрый рост наблюдался у особей южной популяции. Согласно ретроспективной оценке, наибольшими размерами перед 1-й зимовкой характеризовались особи обеих южных популяций. Однако межпопуляционная изменчивость скорости ежегодных приростов у обоих видов была направлена против градиента условий среды и противоположна межпопуляционным различиям по длине тела в каждом из возрастов. Максимальное среднее значение скорости прироста до 1-й зимовки (и последующих зимовок) было у самцов и самок северной популяции, несколько меньшее – у особей центральной популяции, от которых заметно отставали особи двух южных популяций.

Ключевые слова: жизненный цикл, предметаморфозный рост, постметаморфозный рост, генотипическая и средовая компоненты, условия среды.

ВВЕДЕНИЕ

Изменчивость, направленная против градиента условий среды (countergradient variation – Levins, 1968, цит. по: Conover, Schultz, 1995), наблюдается в тех случаях, когда межпопуляционные фенотипические различия оказываются прямо противоположными генетическим изменениям, возникающим как адаптация в популяциях, местообитания которых расположены вдоль данного градиента внешних условий. Такая направленность делает незаметной формирующиеся адаптивные генетические изменения, выявить которые становится возможным лишь в полевых экспериментах по реципрокным межпопуляционным переносам особей (обычно на ранних стадиях развития) или в одинаковых условиях лабораторных опытов (Miaud, Merilä, 2001; Laugen et al., 2002; Loman, 2003; Conover et al., 2009). Так, при переносе завершивших метаморфоз особей горной популяции *Rana sylvatica* в местообитание равнинной популяции выросшим из них лягушкам свойственны размеры, возрастной состав и репродуктивные характеристики, более близкие к особям родительской популяции (Berven, 1982 a). При обратном переносе скорость постметаморфозного роста особей равнинной популяции изменяется в соответствии с более суровыми условиями развития, т. е. менее продолжительным сезоном активности, и половое созревание лягушек происходит в более позднем возрасте (Berven, 1982 a).

Аналогичная ситуация была изучена при сравнении двух популяций остромордой лягушки из более северной (Московская обл.) и более южной (Киевская обл.) частей ареала вида (Ляпков и др., 2008). Было, в частности, показано, что, несмотря на большую длительность сезона активности, размеры половозрелых особей южной популяции при первом и втором размножении (в возрасте 2 и 3 лет соответственно) были мельче, чем у особей того же возраста из более северной популяции. Однако, начиная с возраста трех лет, особям популяции Киевской области удавалось реализовать пре-

имущество более длительного сезона активности и они становились крупнее, в сравнении с особями того же возраста из популяции Московской области. Поскольку было доказано наличие рефугиумов во время последнего оледенения на юге и юго-востоке европейской части ареала этого вида (Knorr, Merilä, 2008; Roček, Šandera, 2008), наиболее вероятным сценарием формирования репродуктивных и демографических особенностей было приспособление не к похолоданию, а к потеплению, по крайней мере, в тех популяциях, которые оставались на месте, а не расселялись вслед за отступающим ледником (Ляпков и др., 2008). С другой стороны, выявленные отличия горной популяции *R. sylvatica* от равнинной (Berven, 1982 a), несомненно, отражают адаптации к горным условиям, т. е. к постепенному похолоданию.

Выбор признаков, характеризующих скорость личиночного роста и развития, обусловлен двумя причинами. С одной стороны, эти признаки оказывают сильное влияние на такие характеристики приспособленности, как выживаемость и возраст первого размножения обоих полов, а также на плодовитость самок (Berven, 1990; Ляпков и др., 2001 a, б). С другой стороны, формирование этих признаков зависит от влияния условий среды (в умеренной зоне – прежде всего, от температуры и длительности активного сезона) и поэтому подвержено непосредственному влиянию отбора на более быстрый личиночный рост и развитие. У особей горной популяции *R. sylvatica* было выявлено преимущество в сравнении с особями равнинной популяции по всем исследованным характеристикам: в контролируемых лабораторных условиях – по размерам и времени развития до завершения метаморфоза (Berven, 1982 b), при реципрокных переносах завершивших метаморфоз особей – по скорости постметаморфозного роста и возрасту первого размножения (Berven, 1982 a). Было показано также, что выявленные межпопуляционные различия имеют генетическую компоненту (Berven, 1982 a, b). Поэтому вполне закономерен поставленный авто-

ром этих исследований вопрос о причинах, препятствующих более широкому (чем наблюдаемое в природе) распространению такого «более приспособленного генотипа». Первое из двух возможных объяснений Бervenа состоит в том, что в условиях более длительного сезона активности в равнинной популяции преимущество более быстрого личиночного развития утрачивается, второе – во влиянии материнского эффекта, обусловленного более крупными размерами яиц самок горной популяции (Berven, 1982 *b*). В нашем многолетнем исследовании подмосковной популяции остромордой лягушки было показано, что механизма воспроизведения наиболее приспособленных фенотипов (т. е. рано выходящих из водоема по завершении метаморфоза крупных особей) не существует, и это делает отбор по указанным признакам неэффективным (Ляпков и др., 2001 *a, б*). Вместе с тем такое объяснение нельзя признать универсальным, прежде всего, потому, что выявленный в нашем более длительном исследовании (Ляпков и др., 2006) и в других работах (Smith, 1987; Altwegg, Reyer, 2003) характер взаимосвязи этих признаков с компонентами приспособленности взрослых особей был в целом очень сходным, что указывает на принципиальную возможность существования механизма их контроля посредством отбора.

Целью данной работы было изучение особенностей личиночного роста и развития, а также постметаморфозного роста у особей популяций, местообитания которых расположены вдоль градиента направленного изменения длительности сезона активности. В этом сообщении мы покажем, что скорость роста, как на личиночной стадии жизненного цикла, так и после завершения метаморфоза, представляет собой лишь одну из характеристик, подверженных изменениям в ответ на давление отбора, и что только совокупность таких характеристик (т. е. не только скорость роста, но и достигнутые размеры) будет отражать стратегию адаптации на каждой из рассмотренных стадий жизненного цикла. В свою очередь, сами эти адапта-

ции могут проявляться как изменчивость против градиента среды не на каждом из последовательных этапов жизненного цикла. Кроме того, мы покажем, что результаты нашего исследования позволяют найти более общий подход к объяснению ограниченности распространения стратегии жизненного цикла, которая направлена на максимизацию скорости личиночного роста и развития, и фенотипическое проявление которой состоит, в частности, в максимально высокой скорости роста, выявляемой при сравнении нескольких географических популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сравнение особенностей завершивших метаморфоз особей было проведено для 4-х популяций травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) и 4-х популяций остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842), местообитания которых расположены по градиенту снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток. Взрослых травяных и остромордых лягушек собирали в нерестовых водоемах в 4-х различных регионах: 1) Беларусь, Минская обл., Копыльский р-н, окрестности с. Конюхи, 53°09' с.ш., 27°26' в.д. (далее – Минск); 2) Россия, Брянская обл., окрестности заповедника «Брянский лес», 52°27' с.ш., 33°53' в.д., (далее – Брянск); 3) Россия, Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ, 55°44' с.ш., 36°51' в.д., (далее – ЗБС); 4) Россия, Кировская обл., 58°40' с.ш., 49°5' в.д. (далее – Киров). Для получения групп полусибсов применяли контролируемые лабораторные скрещивания (в рамках более общей задачи, включающей в себя оценку величины аддитивной генетической изменчивости и других компонент фенотипической изменчивости, подробнее см.: Ляпков, Корнилова, 2007; Корнилова и др., 2008). Для травяной лягушки использовали данные по потомству 6-ти самок и 9-ти самцов популяции Минска, 4-х самок и 6-ти самцов – Брянска, 11-ти самок и 9-х самцов – ЗБС, 15-ти самок и 22-х самцов – Кирова. Для остромордой лягушки использовали данные по потомству 6-ти самок и 9-ти

самцов популяции Минска, 4-х самок и 6-ти самцов – ЗБС, 6-ти самок и 9-ти самцов – Кирова. Всего до завершения метаморфоза было выращено 1905 особей травяной лягушки и 667 – остромордой.

В 2006 и 2007 гг. в течение теплого периода (с апреля по октябрь) особей, полученных с помощью контролируемых скрещиваний, выращивали в одинаковых условиях в лаборатории, сначала в аквариумах, а по окончании метаморфоза – в террариумах. Вскоре после выклева по 20 личинок рассаживали в одинаковые аквариумы с объемом воды 18 л. Головастики кормили вареной крапивой и витаминизированными кормами для декоративных рыб *ad libitum* и содержали до метаморфоза при постоянной температуре 20°C. По завершении метаморфоза у каждой особи измеряли длину тела (L_{met}) с помощью линейки окуляр-микрометра бинокля с точностью до 0.1 мм, по датам этого промера и оплодотворения определяли время развития (T , сутки) и вычисляли скорость личиночного роста, равную L_{met}/T .

Завершивших метаморфоз лягушат (за исключением полученных от родителей, принадлежащих популяции ЗБС) содержали в лаборатории при постоянной температуре, в небольших террариумах (площадь дна 20 × 40 см), с начальной плотностью 20 особей на террариум. Лягушат кормили неполовозрелыми сверчками, размеры которых постепенно увеличивали по мере роста, а также мелким мотылем и насекомыми, собранными в природе с помощью «кошения» сачком. Позднее лягушат измеряли еще два раза: приблизительно через 1.5 месяца после метаморфоза и перед 1-й зимовкой. Оплодотворение яиц особей из Кировской области было осуществлено приблизительно на месяц позднее, чем яиц из двух южных популяций (вследствие более поздних календарных сроков размножения). Поэтому лягушат, полученных от родителей из популяции Кирова, прекращали кормить и помещали в зимовку также позднее на месяц. Группы выращенных в лабораторных условиях особей сравнивали с соответствующими группами

особей, собранных в природе в местообитаниях тех же популяций (табл. 1). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (фактор – популяция или условия роста, т. е. в лабораторных условиях или в природе) и последующих множественных сравнений.

Кроме того, постметаморфозный рост изучали с помощью данных по длине тела и возрасту половозрелых особей из тех же 4-х популяций, отловленных во время размножения. У всех этих взрослых особей измеряли длину тела и определяли возраст путем изготовления срезов середины диафиза голени, окрашенных гематоксилином Эрлиха. Размер внешнего диаметра голени и каждой из линий склеивания определяли как среднее между минимальным и максимальным диаметрами, измеренными на срезах. Обратное расчисление длины тела проводили с использованием аллометрического уравнения $L = a \times D^b$, где L – оцененная длина тела в данном возрасте, D – диаметр соответствующей линии склеивания (Смирина, 1983). Параметры a и b определяли из уравнения $L_x = a \times D_x^b$, где L_x – длина тела особи при поимке, D_x – внешний диаметр голени. Далее применяли поправку (Ryser, 1988): $L_i = L \times (L_x/L_{ex})$, где L_{ex} – длина тела, оцененная в возрасте x , т. е. при поимке. При такой поправке оцененное и измеренное при поимке значения совпадают, поэтому при сравнении двух этих значений в каждом из возрастов из числа рассчитанных исключали особей данного возраста. Ранее было показано (Magunouchi et al., 2000), что различия в относительной скорости роста трубчатых костей в ширину существуют и между популяциями, и между полами. Кроме того, наши данные выявили подобные различия, поэтому параметры a и b определяли отдельно для каждой популяции и отдельно для самцов и самок. По рассчитанным длинам тела перед данной (L_{i+1}) и предыдущей (L_i) зимовками были вычислены ежегодные приросты: $L_{i+1} - L_i$, а по ним – скорость прироста за данный сезон: $(L_{i+1} - L_i)/t$, где t , мес., – средняя длительность теплого сезона в местообитании данной популяции.

Таблица 1

Характеристики темпов роста и развития до завершения метаморфоза и темпов постметаморфозного роста у остромордой (*R. arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек

Вид	Популяция	Условия	<i>n</i>	<i>Lmet</i>	<i>T</i>	<i>Lmet/T</i>	<i>n</i>	<i>L0.5</i>	<i>n</i>	<i>L1</i>	<i>Vmet-0.5</i>	<i>Vmet-1</i>	
<i>R. arvalis</i>	Минск	lab	44	18.22	81.7	0.224	11	18.47	26	26.56	0.464	2.174	
		nat	30	19.30	81.5	0.237			30	22.45			
	Брянск	nat	30	16.23	71.7	0.228							
	ЗБС	lab ¹	326	15.50	58.1	0.268							
		nat	3933	15.90	78.3	0.203	30	25.2					
	Киров	lab	297	15.57	56.8	0.275	106	16.01	44	21.10	0.350	1.276	
nat		30	12.52	66.5	0.188			53	23.76				
<i>R. temporaria</i>	Минск	lab	614	16.15	59.9	0.271	17	17.89	21	27.19	1.114	2.166	
		nat	30	18.04	66.5	0.271			30	27.98			
	Брянск	lab	63	18.46	72.9	0.254	28	19.60	9	27.83	0.657	2.146	
		ЗБС	lab ¹	440	15.77	58.8	0.269						
	Киров	nat	1600	12.45	73.4	0.170			72	30.03			
		lab	788	17.29	53.9	0.322	170	18.83	28	26.83	1.162	1.772	
	nat	30	12.85	64.3	0.200			45	24.42				

Примечание. lab – особи, выращенные в лабораторных условиях (подробнее см. методику); nat – особи, собранные в природе; *n* – объем выборки; *Lmet* – среднее значение длины тела по завершении метаморфоза, мм; *T* – среднее значение времени развития до завершения метаморфоза, сут.; *Lmet/T* – среднее значение скорости роста, мм/сут.; *L0.5* – среднее значение длины тела в начале постметаморфозного роста (в среднем через 1.5 мес. после завершения метаморфоза); *L1* – среднее значение длины тела перед уходом в первую зимовку; *Vmet-0.5* и *Vmet-1* – среднее значение скорости соответствующих приростов, мм/мес.

Жирным шрифтом выделены средние значения, достоверно различающиеся между популяциями; серой заливкой выделены средние значения, достоверно различающиеся между *lab* и *nat*.

¹ Завершивших метаморфоз особей популяции ЗБС после выхода на сушу не выращивали.

Для популяций Минска, Брянска, ЗБС и Кирова эта величина составила 7, 7, 6 и 5 мес. соответственно. Следует отметить, что поскольку в популяциях ЗБС и Кирова большинство особей становится половозрелыми только после 3-й зимовки, рассчитанные значения длины тела позволяют оценить размеры перед 2-й зимовкой, используя выборки большего объема, в сравнении с выборками двухлетних особей с измеренной длиной тела. Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Межпопуляционные различия по характеристикам особей, завершивших метаморфоз

Остромордая лягушка. Средние значения длины тела по окончании метаморфо-

за (далее сокращенно *Lmet*) и скорости предметаморфозного роста (далее *Lmet/T*) особей из каждой из двух более северных популяций (Киров и ЗБС), содержащихся в лаборатории, были достоверно больше, чем у особей из той же популяции, выросших в природе, а значения времени развития до окончания метаморфоза (далее *T*) – меньше (см. табл. 1). Следовательно, для особей из этих двух популяций условия опыта были более благоприятными. Однако в случае популяции Минска аналогичных различий не обнаружено: особи, содержащиеся в лаборатории, были достоверно мельче и росли несколько медленнее, чем в природе.

Средние значения *Lmet* и *T* особей из более северных популяций (Киров и ЗБС), выросших в лаборатории, были достоверно меньше, однако значения *Lmet/T* – больше, чем у популяции Минска. Различия между популяциями по средним значениям *Lmet* и

T (минимальное у популяции Кирова, максимальное у популяции Минска) были выявлены не только в условиях опыта, но и у особей из природных водоемов. Это соответствовало различиям в длительности теплого сезона: как уже отмечалось, самым коротким сезоном активности характеризовалось местообитание популяции Кирова. Сходная тенденция наблюдалась и для средних значений $Lmet/T$, т. е. максимальная скорость роста была у особей популяции Кирова, но только в условиях опыта. В природных условиях максимальное среднее значение $Lmet/T$ наблюдалось в популяции Минска. Выявленные по трем характеристикам межпопуляционные различия позволяют утверждать, что в более северных популяциях развитие проходит ускоренно и может даже сопровождаться снижением $Lmet$. Очевидно, формирование межпопуляционных различий, направленных против градиента условий среды, было обусловлено отбором, причем наиболее сильное влияние такой отбор должен был оказывать на скорость предметоморфозного роста в северных популяциях.

Наибольшие различия по T и $Lmet/T$ между лабораторными и природными особями наблюдались у популяции Кирова. Поэтому в этой популяции влияние направленного отбора в процессе формирования этих двух признаков было наиболее сильным. Соответственно, более слабым (но также достоверным) различиям между лабораторными и природными особями популяции ЗБС соответствует несколько более слабое влияние отбора, контролирующего эти признаки.

Травяная лягушка. При лабораторном содержании средние значения $Lmet$ и $Lmet/T$ особей из популяций ЗБС и Кирова были достоверно больше, чем у особей той же популяции в природе, а среднее значение T – наоборот, меньше (см. табл. 1). Как и в случае остромордой лягушки, у особей из популяции Минска аналогичных различий не обнаружено. Следовательно, условия опыта были более благоприятными только для особей из двух более северных популя-

ций. Сходная направленность межпопуляционных различий была выявлена при выращивании в одинаковых лабораторных условиях личинок травяной лягушки из нескольких шведских популяций, местообитания которых расположены в умеренной зоне между 55° и 60° с.ш. (Laugen et al., 2003).

Средние значения T у особей в условиях опыта уменьшались от южных популяций к северным, достигая минимума у особей популяции Кирова. Соответственно средние значения $Lmet/T$ возрастали и были максимальными у популяции Кирова. Обе эти тенденции выражены не столь отчетливо, как у остромордой лягушки, но также были противоположны направленности изменения длительности сезона активности. Еще одно отличие от остромордой лягушки состояло в том, что при лабораторном содержании средняя $Lmet$ у особей из популяции Кирова была достоверно больше, чем у популяции ЗБС. Для средних значений $Lmet/T$ особей из природы наблюдалась обратная тенденция, т. е. увеличение этих значений с увеличением длительности теплого сезона. Как и в случае остромордой лягушки, межпопуляционные различия по трем характеристикам указывают на то, что в более северных популяциях развитие проходит ускоренно, причем у травяной лягушки оно не обязательно сопровождается снижением $Lmet$. Следовательно, у этого вида формирование межпопуляционных различий, направленных против градиента условий среды, также было обусловлено отбором, причем наиболее сильно такой отбор влиял не только на $Lmet/T$, но и на $Lmet$.

Следует также отметить, что наиболее сильные различия по $Lmet$ и $Lmet/T$ между особями из лаборатории и природы наблюдались у популяции Кирова, и несколько меньшие различия – у популяции ЗБС. При этом минимальное среднее значение $Lmet/T$ наблюдалось не в северной популяции Кирова (как следовало ожидать), а в популяции ЗБС (см. табл. 1). Дело в том, что часть особей популяции ЗБС использует для размножения затененные, плохо прогреваемые во-

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

доемы, предметаморфозное развитие в которых проходит сравнительно долго (подробнее см. Ляпков, 1995). У травяной лягушки из двух более северных популяций влияние отбора было наиболее сильным на скорость предметаморфозного роста и на размеры по завершении метаморфоза.

Как уже отмечалось выше, межпопуляционные различия по $Lmet$, T и $Lmet/T$ могут быть обусловлены соответствующими различиями в размерах яиц (Berven, 1982 *b*). Это предположение подтверждается результатами анализа влияния размеров яиц на $Lmet$ и T в шведских популяциях травяной лягушки (Laugen et al., 2002). Различия между исследованными нами популяциями каждого из двух видов выражаются в том, что средний диаметр яйца в более северных популяциях несколько крупнее, чем в южных, причем различия между популяциями ЗБС и Кирова соответствуют более крупным размерам самок популяции ЗБС (Ляпков, Корнилова, 2007; Луарков, 2005). Вместе с тем межпопуляционные различия между средними значениями диаметра яйца у самок, от которых было получено потомство для лабораторного выращивания, были недостоверными (Минск – 1.725 мм, ЗБС – 1.782, Киров – 1.735). Исключение составили достоверно более мелкие средние размеры яиц популяции травяной лягушки Брянска (1.531), однако на характеристиках завершивших метаморфоз особей это отличие не сказывалось, поскольку среднее значение $Lmet$ этой популяции было максимальным в сравнении с другими популяциями (см. табл. 1).

Согласно литературным данным, направленная против градиента условий среды изменчивость характеристик предметаморфозного этапа жизненного цикла была выявлена при сравнении пространственно удаленных популяций. Такая изменчивость наблюдалась не только у травяной и остромордой лягушек (Merilä et al., 2000; Laugen et al., 2002; Olsson, Uller, 2002; Loman, 2003; Räsänen et al., 2003), но и у большинства других исследованных видов бесхвостых амфибий (Laugen et al., 2005; Луарков, 2006). Поэтому

выявленные нами случаи такой изменчивости характеристик предметаморфозного развития (прежде всего, скорости личиночного роста) хорошо соответствуют показанным ранее эффектам ограничения длительности сезона активности, усиливающегося в направлении от южных популяций к северным, а их адаптивное значение не вызывает сомнений.

Вместе с тем выявленные нами различия между популяциями указывают на существование двух стратегий личиночного роста и развития. Особи из южных популяций (с менее ограниченной длительностью сезона активности), как в природе, так и в условиях опыта, не только дольше развиваются до метаморфоза, но и вырастают более крупными, при этом даже проигрывая в скорости роста. Особи из северных популяций, наоборот, минимизируют длительность предметаморфозного развития, даже в ущерб достигнутому ко времени выхода на сушу размерам. Отметим, что для выявления этих двух стратегий необходимо сравнение между популяциями не только по скорости предметаморфозного роста, но и по $Lmet$ и T . Другими словами, уже на этом этапе жизненного цикла не только возможны, но и реально существуют стратегии, связанные с относительно независимым от темпов роста выбором между более крупными и более мелкими размерами по окончании метаморфоза (Loman, 2003). Поэтому можно предположить, что сравнительно быстрый рост личинок дает преимущество по окончании метаморфоза только в северных (и отчасти – в центральных), но не в южных популяциях обоих видов. Напротив, в южных популяциях, в условиях более длительного сезона активности, преимущество в выживаемости и особенно в темпах постметаморфозного роста и достижения половой зрелости могут иметь особи, завершившие метаморфоз при сравнительно крупных размерах (Berven, 2009). Очевидно, возможность такого выбора и является причиной ограниченности стратегии максимального быстрого роста и развития до метаморфоза, свой-

ственной северным и горным популяциям бурых лягушек.

2. *Формирование межпопуляционных различий по длине тела особей и скорости роста до первой зимовки*

Остромордая лягушка. Длина тела при первом промере после завершения метаморфоза в лаборатории (в среднем через 1.5 мес. после выхода на сушу) у особей популяции Кирова была достоверно меньше, чем у особей популяции Минска (см. табл. 1). Однако поскольку длительность предметаморфозного развития у последних была больше, их скорость роста в течение этого начального периода жизни на суше ($V_{met-0.5}$), хотя и была выше, не отличалась достоверно от скорости роста особей популяции Кирова. Благодаря дальнейшему быстрому росту в лабораторных условиях особей популяции Минска, их средняя длина тела перед первой зимовкой (далее $L1$) и скорость роста до первой зимовки (далее V_{met-1}) были достоверно больше, чем у популяции Кирова. У особей популяции Кирова, собранных в природе, $L1$ была достоверно больше, чем у лабораторных. При этом $L1$ у собранных в природе особей популяции Минска была несколько меньше (но недостоверно), чем у популяции Кирова.

Травяная лягушка. При лабораторном содержании средняя длина тела при первом промере и, соответственно, скорость роста до этого промера (см. табл. 1) достоверно не различались между особями всех трех популяций (Минска, Брянска и Кирова). Далее особи двух южных популяций росли быстрее, и поэтому средние значения $L1$ и V_{met-1} у них были достоверно больше, чем у особей популяции Кирова. При этом особи из популяций Минска и Брянска достоверно не различались по $L1$. Вместе с тем $L1$ у собранных в природе особей из популяции Кирова была достоверно меньше, чем у популяций Минска и ЗБС.

Полученные по каждому из видов результаты указывают на то, что в лаборатор-

ных условиях особи из северной популяции (Киров) росли до 1-й зимовки существенно медленнее, чем особи из обеих южных популяций, которые имели преимущество не только в достигнутых размерах, но и в скорости роста. Следовательно, у обоих видов межпопуляционные различия в росте обусловлены генетически, причем, вопреки выявленному на стадии личиночного развития максимально быстрому росту в лабораторных условиях у особей из Кирова, подобной изменчивости против градиента среды в начальный период постметаморфозного роста не существует. Точнее, согласно формальному определению (Conover, Schultz, 1995; Conover et al., 2009), наблюдаемый на этом этапе жизненного цикла характер межпопуляционных различий представляет собой изменчивость в направлении градиента условий среды. Наиболее вероятное объяснение таких различий состоит в том, что особи северной популяции расходуют больше ресурсов на запасание резервных веществ, необходимых для переживания зимовки, и, следовательно, перед 1-й зимовкой они направляют больше ресурсов на запасание этих веществ, а не на рост. Следует также отметить, что более резкие различия между южной и северной популяциями наблюдались у остромордой лягушки. Вероятно, это связано с более медленным в целом ростом этого вида: в отличие от травяных, остромордые лягушки достигали к 1-й зимовке меньших размеров, и это межвидовое различие воспроизводилось у особей всех трех исследованных популяций.

Кроме косвенных данных Бервена по реципрокным межпопуляционным переносам завершивших метаморфоз особей (Berven, 1982 b), до сих пор практически полностью отсутствуют оценки величины генотипической компоненты темпов роста бесхвостых амфибий в начале жизни на суше. Аналогичные оценки для особей, достигших половой зрелости, встречаются в литературе крайне редко (Miaud, Merilä, 2001). Выявленные нами межпопуляционные различия по темпам постметаморфозного роста и дос-

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

тигнутым ко времени ухода в 1-ю зимовку размерам показывают, что изменчивость обоих этих признаков направлена по градиенту условий среды. При этом более мелкие размеры и более медленный рост до 1-й зимовки особей Кировской популяции, вероятно, отражают реальные межпопуляционные различия в соотношении затрат на рост и на накопление резервных веществ. Можно также предполагать, что у обоих видов период роста от метаморфоза до 1-й зимовки представляет собой отдельный этап жизненного цикла со своей специфической экологией и это связано с исходно мелкими размерами особей и сравнительно высокой смертностью во время 1-й зимовки (подробнее см. Ляпков, 1997).

3. Межпопуляционные различия по возрастному составу, возрастноспецифичной длине тела и скорости роста

Возрастной состав. Самое раннее достижение половой зрелости и, соответственно, первое размножение у особей обоих видов наблюдалось после 2-й зимовки. У остромордой лягушки (рис. 1) доля 2-летних особей снижалась в более северных популяциях, по сравнению с южными, хотя в популяции Минска модальным возрастным классом были не 3-, а 2-летние особи. В соответствии с этими изменениями возрастного состава средний возраст увеличивался в направлении от южных популяций к северным. Единственным исключением была популяция ЗБС, которая характеризовалась максимальным средним возрастом, поскольку ее модальным возрастным классом были не 3-, а 4-летние особи. В южных популяциях (в отличие от остальных) доля 2-летних особей среди самок была выше, чем у самцов. В итоге в южных популяциях самцы были в среднем старше самок (хотя статистически

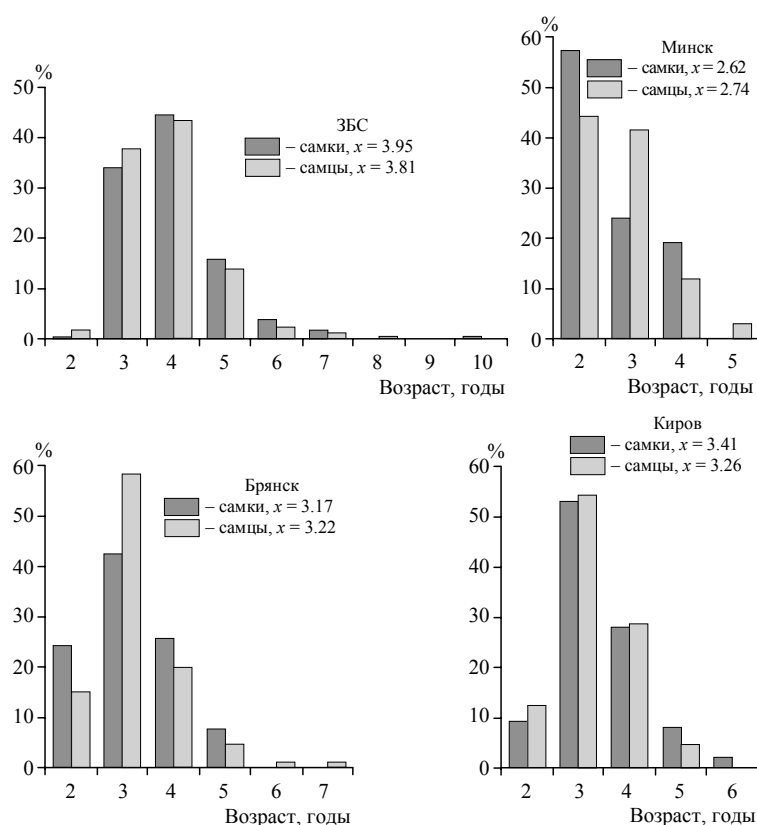


Рис. 1. Распределение возрастов половозрелых особей исследованных популяций остромордой лягушки (*R. arvalis*)

недостаточно), а в двух более северных популяциях самки были старше самцов¹.

У травяной лягушки (рис. 2) наблюдались сходные закономерности географической изменчивости. Доля 2-летних особей также снижалась в более северных популяциях, по сравнению с южными, хотя во всех без исключения популяциях модальным возрастным классом оставались 3-летние особи. Вместе с тем доля 4-летних особей возрастала в популяциях ЗБС и Кирова. Особи в возрасте 5 и более лет встречались редко и только в двух более северных популяциях (ЗБС и Киров). Направленность половых различий была несколько иной, чем у остромордой лягушки. В двух южных популяциях самцы были в среднем немного старше самок (недостаточно); в популяции ЗБС самки

¹ Более подробно о половых различиях в возрастном составе исследованных популяций остромордой лягушки см. Ляпков, 2008 а.

достоверно старше самцов, однако в популяции Кирова самцы достоверно старше самок.

Следует также отметить, что, несмотря на существенно более крупные (в сравнении с остромордыми лягушками) размеры, травяные лягушки каждой из популяций (за исключением Кирова) были в среднем моложе. Это указывает на их более высокие темпы роста, как до достижения половой зрелости, так и в дальнейшем. Таким образом, у обоих видов географическое положение популяций определяет изменения возрастного состава особей каждого из полов.

Формирование межпопуляционных размерных различий в процессе постметаморфозного роста в естественных условиях. Выявленные сильные межпопуляционные различия в возрастной структуре у обоих видов указывают на необходимость сравнения длины тела половозрелых особей

в пределах каждого из возрастов. У остромордой лягушки (табл. 2, 2 а) наибольшей длиной тела перед второй зимовкой характеризовались особи популяций Брянска и Минска. После 2-й зимовки и далее, вплоть до 5-й зимовки, самые крупные размеры наблюдались у особей из популяции Брянска. Несмотря на более длительный сезон активности, средние значения длины тела особей популяции Минска в каждом из этих возрастов были такими же, как в популяции ЗБС, однако средняя длина тела и самок, и самцов популяции Минска была достоверно меньше за счет преобладания старших возрастов в популяции ЗБС. Самые мелкие размеры в каждом из возрастов были у особей популяции Кирова, поэтому средние размеры самцов были достоверно меньше, чем у самцов всех других популяций, однако средние размеры самок (также за счет преобладания старших возрастов) не отличались от таковых популяции Минска.

Для анализа межпопуляционных различий были также использованы расчисленные значения длины тела каждой особи в каждом из возрастов, полученные с помощью данных по диаметрам соответствующих линий склеивания. Следует отметить, что эти данные хорошо согласуются с данными по непосредственно измеренной длине тела особей каждого возраста (см. табл. 2, 2 б) за исключением длины тела перед 1-й зимовкой: рассчитанная длина тела у особей из всех популяций была больше, чем у особей, выращенных в лаборатории, а также чем у собранных в природе (см. табл. 1, 2). Такое несоответствие обусловлено двумя возможными причинами:

1) рост лабораторных особей был ограничен количеством мелких кормовых объектов, которых могло быть меньше, чем в естественных условиях, что подтверждается низкими темпами роста в самом начале наземной жизни;

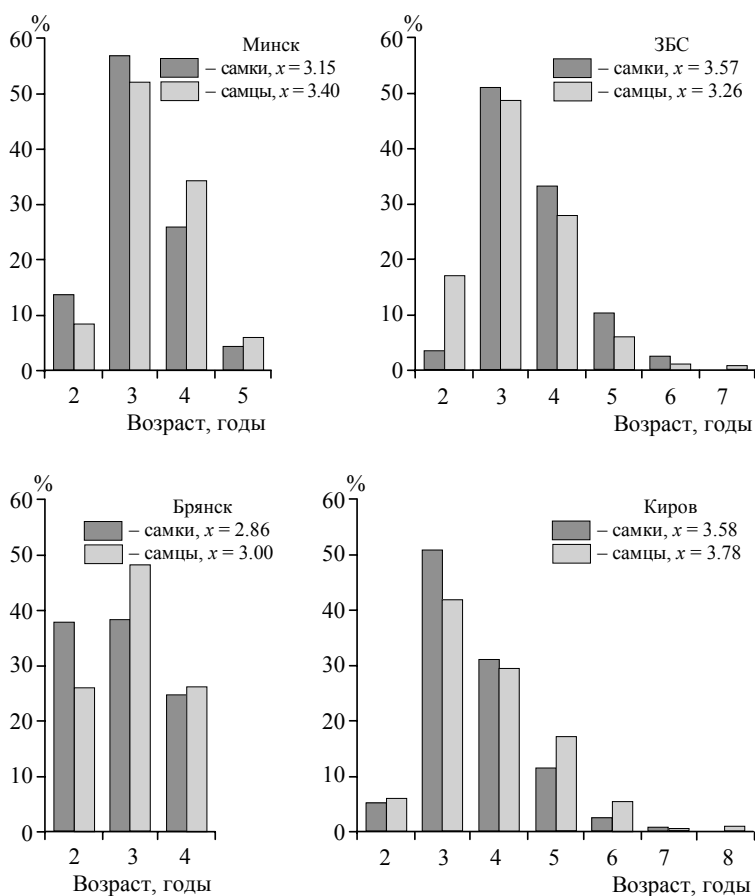


Рис. 2. Распределение возрастов половозрелых особей исследованных популяций травяной лягушки (*R. temporaria*)

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Таблица 2

Зависимость длины тела (*L*, мм) от возраста у остромордой лягушки (*R. arvalis*)

Популяция	Пол	Возраст	Измеренная длина тела						Рассчитанная длина тела					
			2	3	4	5	6	все	1	2	3	4	5	6
Минск	♀	<i>n</i>	12	5	4			21	14	8	4			
		<i>L</i>	48.04	52.25	50.75			49.79	35.07	44.06	47.23			
	♂	<i>n</i>	15	14	4			33	17	19	4			
		<i>L</i>	49.40	55.40	57.50			53.00	37.36	50.60	55.70			
Брянск	♀	<i>n</i>	16	28	17	5		66	60	50	21	4		
		<i>L</i>	49.50	56.11	62.59	64.40		56.80	34.23	49.88	58.01	61.76		
	♂	<i>n</i>	13	50	17	4	1	86	77	73	23	6	2	1
		<i>L</i>	53.00	57.92	62.41	66.25	60.00	58.52	34.83	49.54	56.92	61.13	58.54	60.57
ЗБС	♀	<i>n</i>		82	122	55	14	280	181	279	198	75	21	7
		<i>L</i>		52.43	55.67	59.00	60.16	55.73	31.02	44.81	53.16	57.71	59.24	60.06
	♂	<i>n</i>	5	107	118	38	7	280	134	274	168	51	12	5
		<i>L</i>	51.32	54.69	58.63	59.02	59.31	57.10	32.64	45.72	55.02	57.63	58.60	59.53
Киров	♀	<i>n</i>	3	40	24	8	2	77	68	74	35	10	2	
		<i>L</i>	48.28	48.46	52.97	55.84	57.18	50.85	25.76	40.28	48.71	54.13	55.81	
	♂	<i>n</i>	16	58	25	4		103	61	87	29	4		
		<i>L</i>	47.36	50.59	53.08	58.07		50.99	27.13	42.20	50.70	56.27		

Примечание. *n* – объем выборки, все – объединенные по всем возрастам данные. Достоверные различия между самками и самцами одной популяции отмечены жирным шрифтом, достоверность различий между популяциями – см. табл. 2 а, 2 б.

2) расчетные значения длины тела перед 1-й зимовкой могли быть завышенными, поскольку они основаны на фактических значениях длины тела только перед 2-й зимовкой и старше.

Вместе с тем эти расчетные значения – единственная возможная оценка межпопуляционных различий в размерах перед 1-й зимовкой тех особей, которые дожили не только до 1-й зимовки, но и до половой зрелости, а некоторые из них позднее неоднократно размножались. Согласно этой оценке, наибольшая длина тела перед 1-й зимовкой была у особей двух южных популяций (см. табл. 2, 2 б), и это преимущество сохранялось у них до 2-й зимовки, за исключением самок популяции Минска, что, вероятно, связано с максимальной долей самок, впервые размножающихся в возрасте двух лет (см. рис. 1), и с более высоким репродуктивным усилием самок этой популяции (Луарков, 2008 а). Следует отметить, что сильные различия по измеренной длине тела в возрасте 2-х лет между двумя южными популяциями (более крупные особи – из популяции

Брянска, см. табл. 2) можно объяснить тем, что из выборки особей с рассчитанной длиной тела были исключены 2-летние половозрелые особи. Другими словами, многие особи популяции Брянска (см. рис. 1) из выборки с рассчитанной длиной тела в возрасте 2-х лет могли быть мелкими и неполовозрелыми. В более старших возрастах сходный характер межпопуляционных различий в размерах наблюдался как по измеренной, так и по рассчитанной длине тела.

У травяной лягушки (табл. 3, 3 а) темпы роста в пределах местообитания каждой из популяций были существенно выше, чем у остромордой. Наибольшими размерами перед второй зимовкой характеризовались особи популяций ЗБС и Минска. Далее, как и в случае остромордой лягушки, самые крупные размеры наблюдались у особей из популяции Брянска (симпатричной и частично синтопичной с популяцией остромордой лягушки), что подтверждает благоприятность условий местообитаний для обоих видов в данной местности Брянской области. С другой стороны, несмотря на большую

продолжительность сезона активности (как в Брянской обл.), размеры особей популяции Минска в каждом из возрастов были такими же мелкими, как в северной популяции (Киров). Такое ограничение роста популяции Минска, вероятно, связано с высокими репродуктивными затратами, а также более засушливыми условиями (открытые станции и отсутствие сравнительно крупных водоемов) в местообитаниях этой популяции. В среднем же и самцы, и самки популяции Кирова были крупнее в сравнении с особями популяции Минска, поскольку последние были существенно моложе (см. табл. 3 и рис. 1).

Таблица 2 а

Достоверность различий между популяциями остромордой лягушки (*R. arvalis*) по измеренной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
2 года				
Минск		-		-
Брянск	**			-
ЗБС	-	-		
Киров	-	**	*	
3 года				
Минск		*	-	*
Брянск	**		**	**
ЗБС	-	**		**
Киров	**	**	**	
4 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		**	**
ЗБС	-	**		**
Киров	**	**	**	
5 лет				
Минск				
Брянск			**	**
ЗБС		**		**
Киров		**	-	

Примечание. Выше диагонали – самки, ниже диагонали – самцы. ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$; – – $p > 0.05$; отсутствие обозначений – нет данных.

Согласно данным по расчисленной длине тела, межпопуляционные различия были сходными с таковыми, выявленными у остромордой лягушки. У травяной лягушки (табл. 3, 3 б) наибольшими размерами перед 1-й зимовкой также характеризовались осо-

би популяций Брянска и Минска. Расхождения с результатами промеров длины тела также были незначительны: ко 2-й зимовке особи популяции Брянска становятся самыми крупными, а особи популяции ЗБС догоняют особей Минска.

Таблица 2 б

Достоверность различий между популяциями остромордой лягушки (*R. arvalis*) по расчисленной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
1 год				
Минск		-	**	**
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	**	
2 года				
Минск		**	-	*
Брянск	-		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	**	
3 года				
Минск		**	**	-
Брянск	-		**	**
ЗБС	-	*		**
Киров	*	**	**	
4 года				
Минск				
Брянск			*	**
ЗБС		**		**
Киров		*	-	

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2 а.

Согласно и измеренным, и расчисленным данным по размерам, начиная с возраста 3-х лет, особи Брянска продолжают «лидировать», а 2-е место занимают особи ЗБС, от которых (в отличие от остромордой лягушки) отстают особи популяции Минска. Отметим также, что максимальное среднепопуляционное значение длины тела было и у самцов, и у самок популяции ЗБС (не только за счет сравнительно больших ежегодных приростов, но и вследствие большего среднего возраста – см. рис. 1), однако почти такое же высокое среднепопуляционное значение наблюдалось у популяции Брянска, несмотря на минимальный средний возраст.

Таблица 3

Зависимость длины тела (L , мм) от возраста у травяной лягушки (*R. temporaria*)

Популяция	Пол	Возраст	Измеренная длина тела						Рассчитанная длина тела					
			2	3	4	5	6	все	1	2	3	4	5	6
Минск	♀	<i>n</i>	7	30	13	2		52	40	45	15	2		
		L	63.43	68.43	72.54	77.00		69.12	39.20	57.48	69.30	74.74		
	♂	<i>n</i>	4	26	17	3		50	42	45	20	3		
		L	62.25	68.96	72.59	70.67		69.76	42.73	61.69	69.83	69.26		
Брянск	♀	<i>n</i>	14	14	9			37	33	23	9			
		L	66.29	76.86	81.22			73.92	38.03	64.14	76.41			
	♂	<i>n</i>	13	24	13			50	38	37	14			
		L	68.15	76.17	81.85			75.56	46.88	67.67	77.17			
ЗБС	♀	<i>n</i>	12	147	94	26	5	284	151	271	125	31	6	
		L	69.52	73.78	79.58	83.66	85.59	76.63	36.87	60.82	73.84	80.20	84.05	
	♂	<i>n</i>	64	159	82	16	3	326	180	261	103	21	6	2
		L	69.05	73.44	77.17	80.28	80.41	73.98	39.69	61.61	72.70	77.58	80.80	83.41
Киров	♀	<i>n</i>	3	143	74	35	7	264	163	260	118	44	9	2
		L	63.00	68.10	74.39	78.34	84.77	71.69	35.80	55.58	69.32	76.26	81.52	78.49
	♂	<i>n</i>	11	112	72	49	15	263	164	248	140	69	19	4
		L	65.07	69.94	72.19	76.05	77.97	72.06	40.30	58.75	69.20	74.26	76.37	76.31

Примечание. *n* – объем выборки, все – объединенные по всем возрастам данные. Достоверные различия между самками и самцами одной популяции отмечены жирным шрифтом, достоверность различий между популяциями – см. табл. 3 а, 3 б.

Межпопуляционные различия в скорости постметаморфозного роста. Межпопуляционная изменчивость скорости ежегодных приростов у остромордой лягушки (табл. 4, 4 а) в целом противоположна межпопуляционным различиям по длине тела в каждом из возрастов. Максимальное среднее значение скорости прироста до 1-й зимовки было у самцов и самок популяции Кирова, от которых лишь немного (и недостоверно) отставали особи популяции ЗБС, от которых, в свою очередь, заметно отставали особи двух южных популяций. Скорость прироста от 1-й до 2-й зимовки также была максимальной у популяции Кирова и по-прежнему несколько ниже у популяции ЗБС. Такие же межпопуляционные различия сохранялись и в интервале между 2-й и 3-й зимовкой. Следовательно, скорость постметаморфозного роста особей популяций Кирова и (в несколько меньшей степени) ЗБС формировалась под влиянием отбора, результат действия которого – наблюдаемая межпопуляционная изменчивость, направленная против градиента среды. Отметим также, что выявленная направленность межпопуляци-

онной изменчивости скорости приростов прямо противоположна характеру изменчивости величины приростов и длительности сезона активности в местообитаниях исследованных популяций (см. предыдущий раздел). Другими словами, сравнительно высокая скорость роста в северной и центральной популяциях не приводит к более крупным размерам особей этих популяций вследствие менее длительного сезона активности.

Направленность межпопуляционной изменчивости скорости ежегодных приростов у травяной лягушки (табл. 4, 4 б) также противоположна межпопуляционным различиям по длине тела в каждом из возрастов. Максимальное среднее значение скорости прироста до 1-й зимовки было у самцов и самок популяции Кирова, несколько меньшее – у особей популяции ЗБС, от которых заметно отставали особи двух южных популяций, за исключением самцов популяции Брянска. В отличие от остромордой лягушки, скорость прироста от 1-й до 2-й зимовки была максимальной у популяции ЗБС и несколько ниже – у особей популяции Кирова, которых догоняли самки популяции Брян-

ска. Далее, в интервале между 2-й и 3-й зимовками, максимальная скорость прироста была у особей популяции Кирова и несколько меньше – у популяции ЗБС. Таким образом, у двух южных популяций травяной лягушки скорость ежегодных приростов также была в целом ниже, чем у популяций ЗБС и Кирова.

Таблица 3 а

Достоверность различий между популяциями травяной лягушки (*R. temporaria*) по измеренной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
2 года				
Минск		-	**	-
Брянск	*		-	-
ЗБС	**	-		*
Киров	-	-	**	
3 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	-	**	**	
4 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		-	**
ЗБС	**	**		**
Киров	-	**	**	
5 лет				
Минск			*	-
Брянск				
ЗБС	**			**
Киров	*		**	

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2 а.

Отличительной особенностью роста травяной лягушки была более высокая скорость ежегодных приростов у самок (в сравнении с самцами), начиная с интервала между 1-й и 2-й зимовками. Такое различие между полами соответствует общей тенденции более крупных размеров самок (см. табл. 3), однако остается неясным, в какой степени этому процессу быстрого роста препятствует подготовка к первому размножению, особенно в южных популяциях, где большая часть самок размножается уже после 2-й зимовки.

Следует также отметить, что при сравнении двух видов выявляются сильные раз-

личия не только по абсолютной величине ежегодных приростов, но и по их скорости, что и обуславливает существенно более крупные размеры травяных лягушек. Более высокая скорость прироста до 1-й зимовки у этого вида соответствует межвидовым различиям в размерах особей, содержащихся в лаборатории (см. табл. 1). Более высокая скорость приростов после 1-й зимовки у травяной лягушки соответствует межвидовым различиям, выявленным на материале природных выборок (ср. табл. 2 и табл. 3).

Таблица 3 б

Достоверность различий между популяциями травяной лягушки (*R. temporaria*) по рассчитанной длине тела особей одного возраста

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
1 год				
Минск		-	**	**
Брянск	**		-	*
ЗБС	**	**		-
Киров	**	**	-	
2 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		*	**
ЗБС	-	**		**
Киров	**	**	**	
3 года				
Минск		**	**	-
Брянск	**		-	**
ЗБС	*	**		**
Киров	-	**	**	
4 года				
Минск			-	-
Брянск				
ЗБС	**			**
Киров	-		**	

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2 а.

Таким образом, после 1-й зимовки, по мере дальнейшего роста особей и достижения половой зрелости, межпопуляционная изменчивость скорости роста направлена против градиента условий среды. Адаптивность такой изменчивости очевидна: более быстрый рост ведет к более раннему возрасту первого размножения (даже в популяциях ЗБС и Кирова у обоих видов существуют немногочисленные особи, впервые размно-

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

жающиеся уже после 2-й зимовки), увеличению количества сезонов размножения за всю жизнь и тем самым к увеличению чистой скорости размножения (Ляпков и др., 2002; Lyarkov, 2008 b).

Таблица 4

Изменение скорости ежегодных приростов длины тела (V , мм/мес.) с возрастом у остромордой (*R. arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек

Вид	Популяция	Пол	V_{met-1}	V_{1-2}	V_{2-3}	V_{3-4}	V_{4-5}
<i>R. arvalis</i>	Минск	♀	3.50	1.80	0.81	0.50	
		♂	4.01	2.06	0.69	0.34	
	Брянск	♀	4.00	2.31	1.08	0.66	0.28
		♂	4.13	2.28	1.15	0.75	0.44
	ЗБС	♀	4.32	2.41	1.36	0.55	0.22
		♂	4.78	2.40	1.53	0.55	0.22
Киров	♀	4.41	2.92	1.69	0.93	0.38	
	♂	4.87	3.00	1.69	0.57	0.36	
<i>R. temporaria</i>	Минск	♀	4.91	2.87	1.61	0.50	0.32
		♂	5.70	2.78	1.11	0.32	0.20
	Брянск	♀	4.84	4.01	1.79	0.69	
		♂	6.80	3.15	1.26	0.65	
	ЗБС	♀	5.87	4.72	2.16	0.97	0.59
		♂	6.67	4.54	1.94	0.76	0.44
	Киров	♀	7.65	4.10	2.62	1.15	0.56
		♂	9.15	4.06	2.16	0.80	0.38

Примечание. Достоверные различия между самками и самцами одной популяции отмечены жирным шрифтом; достоверность различий между популяциями одного вида – см. табл. 4 а, 4 б. V_{met-1} – скорость прироста от метаморфоза до 1-й зимовки, V_{1-2} – скорость прироста от 1-й до 2-й зимовки и т.д.

Как уже отмечалось, существенно более высокие частоты особей, впервые размножающихся в возрасте 2-х лет, были выявлены не в северных, а в южных популяциях. Однако более высокая скорость ежегодных приростов выявлена нами у особей более северных популяций обоих видов. Это различие хорошо согласуется с результатами реципрокных переносов Бервена: завершившие метаморфоз особи из равнинной популяции росли в местообитании горной популяции медленнее и по достижении половой зрелости были мельче «резидентных» особей из горной популяции (Berven, 1982 a).

Более высокая скорость постметаморфозного роста в северных популяциях была также показана на основании данных скелетохронологии для остромордой лягушки (Ищенко, 1999). Поэтому следует допустить, что в северных популяциях отбор на более раннее созревание и последующий быстрый рост (т. е. на увеличение величины ежегодных приростов) более эффективен по сравнению с южными популяциями.

Таблица 4 а

Достоверность различий между популяциями остромордой лягушки (*R. arvalis*) по скорости годовых приростов

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
V_{met-1}				
Минск		-	**	**
Брянск	-		*	*
ЗБС	**	**		-
Киров	**	**	*	
V_{1-2}				
Минск		**	**	**
Брянск	-		-	**
ЗБС	-	-		**
Киров	**	**	**	
V_{2-3}				
Минск		-	**	**
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	*	
V_{3-4}				
Минск		-	-	*
Брянск	*		-	**
ЗБС	-	**		**
Киров	-	*	-	

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2 а.

Выявленная у обоих видов направленность против градиента условий среды изменчивости скорости роста после 1-й зимовки и в каждом из более старших возрастов не совпадает с направленностью межпопуляционной изменчивости скорости роста до 1-й зимовки. Последняя, как уже отмечалось, направлена по градиенту условий среды, и, соответственно, скорость роста максимальна в южных популяциях (см. выше). Такое несовпадение направленности изменчивости скорости роста на двух последова-

тельных этапах жизненного цикла ранее в литературе не было описано (см. обзор: Conover et al., 2009).

Таблица 4 б

Достоверность различий между популяциями травяной лягушки (*R. temporaria*) по скорости годовых приростов

Популяция	Минск	Брянск	ЗБС	Киров
Vmet-1				
Минск		-	**	**
Брянск	**		**	**
ЗБС	**	-		**
Киров	**	**	**	
V1-2				
Минск		**	**	**
Брянск	-		**	-
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	**	
V2-3				
Минск		-	**	**
Брянск	-		-	**
ЗБС	**	**		**
Киров	**	**	*	
V3-4				
Минск		-	**	**
Брянск	-		-	*
ЗБС	**	-		*
Киров	**	-	-	

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2 а.

В завершение отметим, что формирование направленности межпопуляционной изменчивости характеристик постметаморфозных этапов жизненного цикла (прежде всего – роста) остается малоизученным и нуждается в дальнейшем исследовании. В частности, остается неясным вопрос о величине генетической компоненты такой изменчивости, отражающей степень межпопуляционной дивергенции. Его решение возможно либо с помощью межпопуляционных переносов (Berven, 1982 а), либо с помощью проведения скрещиваний особей из различных популяций (Laugen et al., 2002; Sagvik et al., 2005).

Благодарности

Авторы благодарны Ю.А. Кабардиной за помощь в измерениях срезов костей осо-

бей популяций Московской и Кировской областей, собранных в 1998 – 2000 гг., и Э.М. Смириной за многочисленные консультации по вопросам определения возраста, а также рецензентам Л.Я. Боркину и Г.А. Ладе, сделавшим ряд ценных замечаний по тексту рукописи статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-81027) и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № Б06Р-043).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иценко В.Г. 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. ... д-ра биол. наук / Зоол. ин-т РАН. СПб. 66 с.

Корнилова М.Б., Сербинова И.А., Ляпков С.М. 2008. Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций // Вопр. герпетологии: Материалы 3-го Съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 185 – 190.

Ляпков С.М. 1995. 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. 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. Т. 76, вып. 3. С. 356 – 363.

Ляпков С.М., Корнилова М.Б. 2007. Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Науч. вісник Ужгород. нац. ун-ту. Сер. Біологія. Вип. 21. С. 63 – 67.

Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. 2002. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81, вып. 10. С. 1251 – 1259.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2001 а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). I. Динами-

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

ка репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т. 80, вып. 4. С. 438 – 446.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2001 б. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). II. Динамика компонент приспособленности // Зоол. журн. Т. 80, вып. 5. С. 567 – 575.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85, вып. 9. С. 1128 – 1142.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биологии. Т. 69, № 1. С. 25 – 43.

Смирнова Э.М. 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. Т. 62, вып. 3. С. 437 – 444.

Altwegg R., Reyer H.-U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // Evolution. Vol. 57, № 4. P. 872 – 882.

Berven K.A. 1982 a. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // Evolution. Vol. 36, № 5. P. 962 – 983.

Berven K.A. 1982 b. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. II. An experimental analysis of larval development // Oecologia, Berlin. Vol. 52, № 3. P. 360 – 369.

Berven K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. Vol. 71, № 4. P. 1599 – 1608.

Berven K.A. 2009. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: evidence from a 21-year population study // Copeia. № 2. P. 328 – 338.

Conover D.O., Duffy T.A., Hice L.A. 2009. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients. Reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1168. P. 100 – 129.

Conover D.O., Schultz E.T. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 10, № 6. P. 248 – 252.

Knopp T., Merilä J. 2008. The postglacial recolonization of Northern Europe by *Rana arvalis* as

revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analyses // Heredity. Vol. 102, № 2. P. 174 – 181.

Laugen A.T., Kruuk L.E.B., Laurila A., Räsänen K., Stone J., Merilä J. 2005. Quantitative genetics of larval life-history traits in *Rana temporaria* in different environmental conditions // Genetical Research. Vol. 86, № 3. P. 161 – 170.

Laugen A.T., Laurila A., Merilä J. 2002. Maternal and genetic contributions to geographical variation in *Rana temporaria* larval life-history traits // Biological J. of the Linnean Society. Vol. 76, № 1. P. 61 – 70.

Laugen A.T., Laurila A., Räsänen K., Merilä J. 2003. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates – evidence for local adaptation // J. of Evolutionary Biol. Vol. 16, № 5. P. 996 – 1005.

Loman J. 2003. Growth and development of larval *Rana temporaria*: local variation and countergradient selection // J. of Herpetology. Vol. 37, № 3. P. 595 – 602.

Lyapkov S.M. 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // Rus. J. Herpetol. Vol. 12, Suppl.: Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. St. Petersburg, Russia. P. 187 – 190.

Lyapkov S.M. 2006. Geographical and within-population variation of larval life-history traits in *Rana temporaria* and *R. arvalis* // Herpetologia Bonnensis: Proc. of the 13th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. / Eds. M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme. Bonn, Germany. P. 83 – 87.

Lyapkov S.M. 2008 a. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // Zeitschrift für Feldherpetologie. Vol. 13, Suppl.: Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis / Eds. D. Glandt, R. Jehle. P. 113 – 120.

Lyapkov S.M. 2008 b. A long-term study on population ecology of the moor frog (*Rana arvalis*) in Moscow province, Russia // Zeitschrift für Feldherpetologie. Vol. 13, Suppl.: Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis / Eds. D. Glandt, R. Jehle. P. 211 – 230.

Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. Vol. 19, № 2. P. 81 – 89.

Merilä J., Laurila A., Laugen A.T., Räsänen K., Pakkala M. 2000. Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria* – comparison of high and low latitude populations // *Ecography*. Vol. 23, № 4. P. 457 – 465.

Miaud C., Merilä J. 2001. Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in alpine amphibians // *Biota*. Vol. 2, № 1. P. 31 – 50.

Olsson M., Uller T. 2002. Developmental stability and genetic architecture: a comparison within and across thermal regimes in tadpoles // *J. of Evolutionary Biology*. Vol. 15. P. 625 – 633.

Räsänen K., Laurila A., Merilä J. 2003. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog *Rana arvalis*. I. Local adaptation // *Evolution*. Vol. 57, № 2. P. 352 – 362.

Roček Z., Šandera M. 2008. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective // *Zeitschrift für Feldherpetologie*. Vol. 13, Suppl.: Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis / Eds. D. Glandt, R. Jehle. P. 135 – 150.

Ryser J. 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // *J. Zool. Lond. (A)*. Vol. 216, № 4. P. 673 – 685.

Sagvik J., Uller T., Olsson M. 2005. Outbreeding depression in the common frog, *Rana temporaria* // *Conservation Genetics*. Vol. 2, № 6. P. 205 – 211.

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

FORMATION OF COUNTERGRADIENT AND COGRADIENT VARIATION IN LIFE-HISTORY TRAITS OF BROWN FROGS

S.M. Lyapkov¹, M.B. Kornilova¹, I.A. Serbinova²,
E.V. Korsun³, and R.V. Novitsky³

¹ Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University
1 Leninskie Gory, Moscow 119992, Russia
E-mail: lyapkov@mail.ru

² Moscow State Zoological Park

1 Bolshaya Gruzinskaya Str., Moscow 123242, Russia

³ Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Belarus
27 Akademicheskay Str., Minsk 220072, Belarus
E-mail: nramphi@mail.ru

A comparison of the life cycle traits was made between four populations of *Rana temporaria* and four ones of *R. arvalis* inhabiting places along **length of the seasonal** activity countergradient, from southwest to northeast, within the East-European part of their ranges. In the central and northern populations of both species, the premetamorphic development rate in laboratory conditions was higher than in the nature and could result even in **smaller body length at** metamorphosis. The interpopulational countergradient variation in the growth and development rates is apparently due to selection, which should have a stronger effect on the premetamorphic growth rate (in *R. temporaria*, on the body length **at** metamorphosis as well). In both species, two strategies of the larval growth and development were revealed. The tadpoles from the southern populations have not only a longer premetamorphic period but also **largest body length at** metamorphosis, even at the expense of growth rate. The tadpoles from the northern populations have the shortest premetamorphic period, sometimes, at the expense of the body length **at metamorphosis**. In each species, the postmetamorphic growth rate in laboratory conditions was lower in the northern population, resulting in **smaller body length** before the first hibernation, as compared with both southern populations. Therefore, the interpopulational differences in growth rate during this period were inherent in both species, whereas the phenotypic variation

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

was cogradient. In *R. arvalis*, the individuals from both southern populations had the **largest body length** before the second hibernation. Further, up to the fifth hibernation, frogs from one of these two populations had the **largest body length**. The individuals from the northern population had the **smallest body length in** each age class. According to back-calculations based on skeletochronological data, the frogs from both southern populations had the **largest body length** before the first hibernation and this advantage was maintained up to the second hibernation. In *R. temporaria*, individuals from one of the southern and central populations had the **largest body length** before the second hibernation. Further, as in *R. arvalis*, the individuals from one of the southern populations had the highest growth rate. The frogs from both southern populations had the **maximal** back-calculated body length before the first hibernation. However, in both species, the geographic variation in the annual increment rate was countergradient and opposite to the interpopulational variation in body length for each age. Both females and males from the northern population had the **maximal** average value of the increment rate up to the first and each following hibernation. The frogs from the central population had a somewhat lower average value of the increment rate, and the frogs from both southern populations had a much lower average value of the increment rate.

Key words: life cycle, premetamorphic growth and development, postmetamorphic growth, genotypic and environmental variation components, countergradient variation, cogradient variation.