

УДК 597.828:591.34

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ТРАВЯНОЙ (*RANA TEMPORARIA*) И ОСТРОМОРДОЙ (*RANA ARVALIS*) ЛЯГУШЕК

© 2015 г. Е. А. Северцова, А. А. Кормилицин, А. С. Северцов

Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 119899, Россия
e-mail: severtsovaea@gmail.com

Поступила в редакцию 20.11.2013 г.

Исследования нерестовых водоемов города Москвы показали, что городские популяции травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в сравнении с загородными популяциями, малочисленны и особи в них ведут скрытный образ жизни. Отмеченное увеличение плодовитости самок из нескольких популяций г. Москвы может сопровождаться либо уменьшением, либо сохранением диаметра икринок при сравнении с тем же показателем для загородных популяций. Те популяции, в которых самки продуцировали много мелких яиц, вымерли в течение периода исследований. Наиболее благополучными являются те городские популяции бурых лягушек, в которых кладки содержали икринки разного размера. Мы рассматриваем формирование таких кладок, как стратегию *bet-hedging*, способствующую компенсации смертности в неблагоприятных и изменчивых условиях среды.

Ключевые слова: плодовитость, изменчивость, икра, *bet-hedging*, *Rana temporaria*, *Rana arvalis*.

DOI: 10.7868/S0044513415020099

Высокая смертность бесхвостых амфибий вследствие воздействия различных естественных факторов наблюдается на протяжении всего жизненного цикла (Шупак, Ищенко, 1968; Cooke, 1975; Leuven et al., 1986). Даже в благоприятных условиях смертность может оставаться существенной, особенно на эмбриональных стадиях развития (Северцов, Сурова 1979). В результате лишь из 0.6% икринок развиваются нормальные половозрелые особи (Сурова, 1985). Столь низкая выживаемость компенсируется высокой плодовитостью амфибий. Живущие в условиях мегаполиса популяции бесхвостых амфибий находятся под влиянием эволюционно нового комплекса факторов среды. Изменение физических и химических параметров среды обитания лягушек приводит к сокращению их численности (Леонтьева, Семенов, 1997). На территории г. Москвы травяная (*Rana temporaria*) и остромордая (*R. arvalis*) лягушки довольно обычны, но распространены не столь широко, как вне города. По данным Семенова с соавторами (2000), в черте города их икрометание отмечено в 35.8% водоемов. Для сравнения на территории Звенигородской биологической станции МГУ, 62% водоемов содержали икру *Rana temporaria* и более 50% — *R. arvalis* (Ляпков, Северцов, 1994). Такая разница может быть

связана с ограниченной экологической емкостью городской среды (в том числе с менее благоприятными условиями питания и зимовок взрослых особей) (Вершинин, 1997) и с большим числом внешних воздействий (транспорт, рекреационная нагрузка, наличие поллютантов и т.п.). Это не может не сказываться на репродуктивной стратегии городских популяций бесхвостых амфибий.

Цель данного исследования — сравнение особенностей икрометания травяной и остромордой лягушек из популяций, обитающих в условиях с разной степенью антропогенной нагрузки. Для этого была проведена оценка относительной плодовитости самок и некоторых характеристик икринок из кладок, взятых из водоемов г. Москвы и за ее пределами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение пятнадцати лет, с 1998 по 2012 год, на территории трех административных округов г. Москвы, а также в некоторых районах Вологодской, Владимирской и Московской областей. Все исследованные водоемы являются постоянными, в весенний период наполняются за счет таяния снега и в ряде случаев — за счет разлива расположенных рядом рек.

В г. Москва исследования осуществлялись в пяти районах: Братеево (Южный административный округ) с 1998 по 2004 г., включительно; Северное Бутово (Юго-западный административный округ) с 2004 по 2012 г. В трех районах из Западного административного округа исследования были проведены с 1998 по 2012 г. в водоемах из района Востряково, с 1998 по 2006 в водоеме в районе Матвеевское и с 1998 по 2000 г. в водоеме в районе Раменки. В районе Братеево было исследовано три неглубоких (не более 50 см) пруда с глинистым дном, площадью 120, 400 и 920 м², находящихся на хорошо освещенном, открытом берегу речки Городня (55°62' с.ш., 37°76' в.д.). В районе Бутово исследования проводились в водоеме, расположенном на окраине Битцевского лесопарка на расстоянии 0.5 км от МКАД (55°56' с.ш., 37°55' в.д.). Водоем представляет собой небольшой пруд с характерным для лесных прудов обилием гниющей листвы на дне. Кроме того, в водоем были выброшены старые автомобильные покрышки. В районе Востряково четыре исследованных водоема располагаются вдоль забора Востряковского кладбища (55°65' с.ш., 37°44' в.д.). Первый водоем, площадью 150 м², находится примерно в 100 м от МКАД и представляет собой глубокую (более 2 м), заросшую по берегам травой и ивняком канаву. Второй водоем — крупный искусственный пруд, площадью около 10 тыс. м² с глинисто-песчаными дном и крутыми берегами. Неглубокие водоемы № 3 и № 4, площадью 3600 и 500 м², соответственно, по берегам сильно заросли ивняком, вследствие чего их дно покрыто гниющей листвой. Кроме того, в водоеме № 4 находится много бытового мусора с кладбища, включая металлические решетки оград. Все четыре водоема представляют собой единую сеть, связь между которыми нарушается только в засушливый период года. Два водоема, один в районе Матвеевское (площадью 750 м², 55°72' с.ш., 37°48' в.д.), другой в районе Раменки (площадью 490 м², 55°69' с.ш., 37°48' в.д.), располагаются на расстоянии в несколько километров один от другого в пойме р. Сетунь. Оба водоема содержат большое количество гниющей листвы ив, растущих по берегам. *R. temporaria* была обнаружена во всех вышеописанных водоемах, кроме водоема в районе Раменки, а *R. arvalis* не найдена только в водоеме района Матвеевское.

В окрестностях Звенигородской биологической станции МГУ (далее Московская обл.; 55°70' с.ш., 36°72' в.д.) исследовали два нерестовых водоема травяной лягушки в период с 1998 г. по 2012 г. включительно. Первый представлял собой заросший пруд площадью 2400 м², а второй — пруд площадью 790 м², на открытом хорошо прогреваемом берегу р. Москвы. Было также исследовано одно нерестилище остромордой лягушки

в лесной луже площадью 90 м². Водоемы Владимирской обл. обследовали только в течение трех последних лет исследования, с 2010 г. Они расположены на территории Петушинского р—на на расстоянии 3 км от Поселка Городского Типа Вольгинский (55°96' с.ш., 39°20' в.д.) и представляют собой заброшенные к началу исследования более 20 лет глиняные карьеры, площадь открытой воды от 500 до 2300 м². В этих водоемах проходило икрометание остромордой лягушки. Водоем в Вологодской обл. расположен в 30 км от г. Нюксеницы, в 500 м от деревни Красавино Нюксенского р—на (60°46' с.ш., 44°48' в.д.). Он представляет собой заливаемое весенним паводком болото, в котором мечут икру и остромордая, и травяная лягушки. Его обследование проводилось с 2004 по 2008 годы. Ежегодно в каждом из исследованных водоемов отбирались пробы воды для химического анализа.

Определить дату начала икрометания изучаемых видов в Вологодской и Владимирской областях не представлялось возможным. Относительную плодовитость самок определяли в каждом из исследуемых водоемов. Для этого общий объем кладки измеряли при помощи мерного цилиндра, а затем в объеме ее небольшого фрагмента, подсчитывали число икринок и путем пересчета на общий объем кладки определяли плодовитость (Сурова, Черданцев, 1987). В исследованных городских водоемах для оценки плодовитости ежегодно определялось число икринок во всех кладках, тогда как в загородных — только в 6–10 кладках. Параллельно небольшие фрагменты по 30 икринок от 3–6 кладок из каждого исследуемого водоема фиксировали 10%-ным раствором формальдегида для последующего морфометрического анализа. Особенности икрометания травяной и остромордой лягушек в исследованных районах г. Москвы, в частности, краткость сроков икрометания и быстрота развития при высоких температурах воды, не позволили нам фиксировать икру на максимально ранних стадиях бластуляции. Фиксацию проводили на стадии гаструлы (стадии с 15-й по 19-ю, по таблицам нормального развития *R. temporaria* Дабагян и Слепцовой, 1975). Сравнение по *t*-критерию средних значений диаметра икринки по стадиям показало, что диаметр икринок до 17-й стадии развития значимо не увеличивается и только с 18-й стадии начинается значимое изменение размеров икринки, связанное с преднейруляционными процессами, поэтому при анализе изменчивости размеров были использованы икринки, находящиеся на 15–17-й стадиях развития. В лаборатории с фиксированного материала удаляли все оболочки, включая желточную, делали сагиттальные сколы, делящие икринку на левую и правую половины. Диаметр икринки и высоту желточного столба измеряли под биноклем с помощью окулярмикрометра



Рис. 1. Химический состав (средние значения показателей) воды из исследованных водоемов с 1998 по 2012 годы.

с точностью 0.1 мм (Северцова, 2000). Для статистического анализа использовались относительные значения высоты желточного столба, т.е. отношение высоты желтка к общему диаметру икринки. Эта характеристика была введена как показатель запаса питательных веществ, необходимого для дальнейшего развития икринки.

Статистическую обработку полученных результатов осуществляли с помощью программ Statistica 6.0 и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период с 1998 по 2004 годы икрометание травяной и остромордой лягушек в подмосковных популяциях начиналось в третьей декаде апреля или в первых числах мая, тогда как в городе – на неделю раньше, уже во второй декаде апреля. В этот период в Московской обл. на полях и частично в лесу сходит снег, а в г. Москве он остается только в тенистых местах, под слоем прошлогодней травы и листвы. Начиная с 2005 г., размножение этих видов начиналось практически одновременно и в черте города и за его пределами. Бурые лягушки из городских популяций, приходя на нерест, не образовывали характерных для подмосковных популяций хором самцов. Самки выметывали икру в ночное время. Сам процесс размножения заканчивался за 2–3 дня, против 7–8 дней в Подмоскovie. В наиболее многочисленной популяции остромордой лягушки, в районе Востряково, в 2000–2002 годах, удалось наблюдать несколько пар в амплексусе. В водоемах этого райо-

на и в водоеме, расположенном в Матвеевском, кладки и травяной, и остромордой лягушек формировали неплотные скопления, не образуя характерные для загородных популяций плотные маты. В последние шесть лет в водоемах района Востряково даже таких скоплений нами не было отмечено, кладки располагались на некотором отдалении друг от друга и лишь в единичных случаях соприкасались. Характер икрометания травяной и остромордой лягушек из популяций районов Вологодской и Владимирской областей во многом схож с подмосковным: формируются маты из кладок икры и самцы образуют хоры, которые не смолкают даже в присутствии человека.

Показатели, по которым оценивался химический анализ воды, были выбраны исходя из статистики наиболее распространенных загрязнителей, характерных для мегаполисов (Государственный доклад., 1994). К их числу относят нефтепродукты, ионы железа, свинца, кальция, натрия, а также сульфат и хлорид ионы. Средние значения показателей для проб воды, собранных за период исследования во время нереста бурых лягушек, свидетельствуют, что наиболее загрязненными являются районы Востряково, Матвеевское и Раменки (рис. 1). Именно в водоемах этих районов высока концентрация хлорид- и сульфат-ионов, а также ионов натрия. В водоеме района Востряково концентрация ионов хлора 250.68 мг/л, что очень близко к значению ПДК (300 мг/л), принятого для Рыбхоза (Приказ Росрыболовсоюза от 18.01.2010 №20 и СанПиН 2.1.5.980-00). В водоемах районов Матвеевское и Раменки концентрация этого иона ниже: 193.08 мг/л и 72.53 мг/л, соответственно. Еще два исследованных района столицы характеризуются меньшей степенью загрязнения воды хлорид и сульфат ионами, а также ионами натрия. В водоеме района Братеево концентрация хлорид-ионов 53.61 мг/л, в водоеме района Бутово – всего 19.48 мг/л. Эти значения не идут ни в какое сравнение со значениями их концентраций в загородных водоемах. В расположенном на территории Звенигородской биологической станции МГУ (Московская обл.) водоеме концентрация хлорид-ионов в воде составляла 10.04 мг/л, а в удаленных от крупных населенных пунктов, в водоемах Вологодской и Владимирской областей – 2.42 мг/л и 1.71 мг/л, соответственно. Концентрация ионов свинца наиболее высока в воде из водоемов районов Востряково (4.49 мкг/л) и Раменки (4.59 мкг/л), и несколько ниже в водоеме района Братеево (3.8 мкг/л) (данные на рис. 1 не приведены). В районе Бутово концентрация ионов свинца сопоставима с определенной для водоема Московской обл. и составляет 0.72 мкг/л против 0.91 мкг/л, соответственно. В исследованных водоемах Вологодской и Владимирской областей концентрация этого иона была минимальной и не превышала 0.05 мкг/л. Так же не высока в исследованных во-

Таблица 1. Среднее число кладок икры травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек

Район	Площадь поверхности водоема	<i>R. temporaria</i>	<i>R. arvalis</i>
Московская обл.	790/90	733.6 (615–819)	58.6 (58–64)
Братеево	120, 400, 920	9.45 (3–44)	8.67 (3–8)
Востряково	150, 500, 3600, 10000	15.86 (3–35)	28.6 (5–123)
Матвеевское	750	22.6 (3–67)	–
Раменки	490	–	19 (17–21)
Бутово	240	13.25 (7–19)	12.5 (7–19)

Примечания. Для Московской обл. над чертой приведены данные о водоемах, где размножалась травяная лягушка, под чертой – данные о водоемах, где размножалась остромордая лягушка. В скобках приведены лимиты. Прочерк – лягушки данного вида не обнаружены.

доемах концентрация нефтепродуктов. В черте города, в районах Востряково и Раменки она составляла 0.31 мг/л и 0.25 мг/л, соответственно, что объясняется близостью автомагистрали, а в районе Востряково близостью автозаправочной станции. В других районах Москвы концентрация нефтепродуктов в воде была существенно ниже: от 0.05 мг/л в водоемах районов Матвеевское и Бутово до 0.09 мг/л в водоеме из Братеево. Во всех исследованных водоемах концентрация нефтепродуктов была ниже разрешающей способности метода определения (рис. 1). Важно отметить, что, несмотря на межгодовые фенологические различия, не происходило существенных колебаний в концентрации поллютантов.

Городские популяции *R. temporaria* были наиболее многочисленны в первые пять лет наблюдений в районе Матвеевское, когда в среднем в год самки выметывали 22.6 кладок (табл. 1). Затем водоем фактически опустел, и несколько лет в нем отмечались лишь единичные кладки, которых не стало с 2006 г. На два года раньше прекратилось икротетание травяной лягушки и в водоемах района Братеево. Таким образом, в среднем, самки откладывали 9.45 кладок в год. При расчете на 1 м² поверхности водоема это существенно меньше, чем в районе Матвеевское (0.02 кладки/м² против 0.05 кладок/м², соответственно). Для водоема района Бутово были получены еще более высокие значения относительного числа кладок – 0.055 кладки/м², что в абсолютных значениях составляет 13.25 кладок в сезон размножения. В водоемах района Востряково число кладок в среднем в год примерно такое же: 15.86. Однако из-за различий в размерах водоемов относительное число кладок в районе Востряково оказывается сопоставимо с таковым для водоемов района Братеево (0.02 кладки/м²). Таким образом, число кладок в загородных водоемах значительно больше, чем в городских, как в абсолютном, так и в относительном выражении. В один из подмосковных водоемов, размеры которого сопоставимы с размерами исследованных городских водоемов, сам-

ки выметывают в среднем 733.6 кладок в год, что составляет 0.86 кладки/м² поверхности водоема.

Остромордая лягушка распространена на территории г. Москвы не столь равномерно, как травяная. Наиболее многочисленна она в районе Востряково, где в среднем в год откладывались 28.6 кладок. В других районах города число кладок было значительно меньше. В водоемах района Братеево в среднем отмечалось 8.67 кладки в сезон размножения, тогда как в районах Раменки и Бутово больше: 19 и 12.5 кладок. Однако сравнение относительного числа кладок показало, что в городских водоемах, за исключением водоемов района Востряково, количество выметанной икры на единицу площади водоема одинаково: 0.04 кладки/м². Следует отметить, что в 2000 г. в районе Раменки не было обнаружено ни одной кладки, а в 1999 г. их численность по сравнению с 1998 г. упала на 20%. В водоемах района Братеево оба вида бурых лягушек исчезли в 2005 г. В водоем, расположенный в Подмосковье, самки *R. arvalis* откладывали в среднем 58.6 кладок, что составляло 0.65 кладки/м².

Определение плодовитости (числа икринок в кладке) показало, что на территории исследованных округов г. Москвы оба вида бурых лягушек откладывают в среднем более крупные кладки (табл. 2), чем в загородных популяциях ($t = 2.67$, $p = 0.007$ для травяной лягушки и $t = 4.65$, $p = 0.0001$ для остромордой лягушки). Самка травяной лягушки из популяций города в среднем выметывает 2341 икринку, а остромордой – 1190. В Подмосковных популяциях, по нашим данным, средняя плодовитость этих видов составила 2179 и 1073 икринок в кладке, соответственно. При этом изменчивость числа икринок в городских кладках остромордой лягушки выше, чем в загородных (дисперсия равна 135 178 и 73 349, соответственно ($F = 1.84$ при $p < 0.001$)). Аналогичная картина наблюдается и для травяной лягушки: разнообразие числа икринок в кладке в городских популяциях выше, чем в загородных (дисперсия равна 578 414 и 411 911, соответственно. $F = 1.4$ при $p < 0.001$). Таким образом, самки,

Таблица 2. Плодовитость травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*Rana arvalis*) лягушек

Район	<i>Rana temporaria</i>			
	число кладок	число икринок		
		среднее \pm ошибка	лимиты	дисперсия
Загородные популяции	634	2179.05 \pm 25.49	827–6218	411911.7
Городские популяции	977	2341.63 \pm 24.33	725–6750	578414.2
Московская обл.	580	2191.26 \pm 27.57	827–6218	440955.6
Вологодская обл.	54	2048.11 \pm 39.27	1259–2561	83293.9
Братеево	156	1963.36 \pm 46.27	725–3370	333948.4
Востряково	314	2323.05 \pm 47.84	860–6750	720288.1
Матвеевское	258	2446.19 \pm 55.71	827–5361	800779.8
Бутово	249	2493.06 \pm 29.04	1238–4860	203718.3
	<i>Rana arvalis</i>			
Загородные популяции	882	1073 \pm 8.84	205–1992	73349.8
Городские популяции	919	1190.68 \pm 19.96	277–2800	135178.3
Московская обл.	654	1084.68 \pm 11.41	205–1992	85221.11
Вологодская обл.	108	940.82 \pm 23.17	205–1268	57958.28
Владимирская обл.	120	1090.33 \pm 15.78	567–1510	29890.0
Братеево	102	1393.68 \pm 18.79	1094–1877	36003.84
Востряково	615	1145.09 \pm 15.23	277–2440	142774.9
Раменки	54	1538.26 \pm 73.83	472–2800	294367.4
Бутово	148	1113.36 \pm 14.06	675–1694	29267.23

обитающие на территории города, выметывают более разнообразные и более крупные кладки, но при этом модальный класс остается неизменным в сравнении с данными для загородных популяций (рис. 2).

Самки *R. arvalis*, размножающиеся на территории г. Москвы, характеризуются высокой плодовитостью (табл. 2, рис. 2). В водоеме района Раменки были найдены кладки остромордой лягушки, по числу икринок сопоставимые с кладками травяной лягушки (до 2800 икринок в кладке при высоком среднем значении 1538). В этом водоеме изменчивость числа икринок так же самая высокая, по сравнению с кладками из других исследованных популяций. Кладки *R. arvalis* из района Братеево содержат меньшее число икринок (в среднем 1393). В Востряково это значение еще ниже – 1145 икринок, что обусловлено наличием кладок всего из 277 икринок (дисперсии 142774). Близкие по размерам кладки самки остромордой лягушки выметывали в районе Бутово. В среднем они включали по 1113 икринок, но при этом изменчивость кладок этого района была наименьшей среди городских популяций (дисперсия равна 29267). Невысокие значения относительной плодовитости самок *R. arvalis* подмосковной популяции обусловлены высокой долей маленьких

кладок (рис. 2). В водоемах, расположенных во Владимирской обл., доля таких кладок значительно меньше. Самки остромордой лягушки из этих районов выметывали кладки со средним числом икринок 1113 и 1090, соответственно. Только в водоеме, расположенном в Вологодской обл., нами были отмечены кладки с минимальным числом икринок, сопоставимым с характерным для подмосковной популяции (940 и 1084 икринки в кладке, соответственно).

Популяции травяной лягушки, обитающие на территории г. Москвы, характеризуются более высоким разнообразием числа икринок в кладке, чем городские популяции остромордой лягушки (табл. 2). Прежде всего, такое разнообразие проявляется в высоких значениях дисперсии, что характерно для кладок из водоемов районов Востряково и Матвеевское (720288 и 800779, соответственно). В обоих этих районах присутствовали и маленькие, и очень большие кладки, состоящие более чем из 5 тысяч икринок, в результате чего средняя плодовитость самок травяной лягушки из Востряково составила 2323 икринки в кладке, а из Матвеевского – 2446 икринок. В районе Бутово самки также выметывали большие кладки (в среднем 2493 икринки), но такие большие, как в водоемах западного административного округа

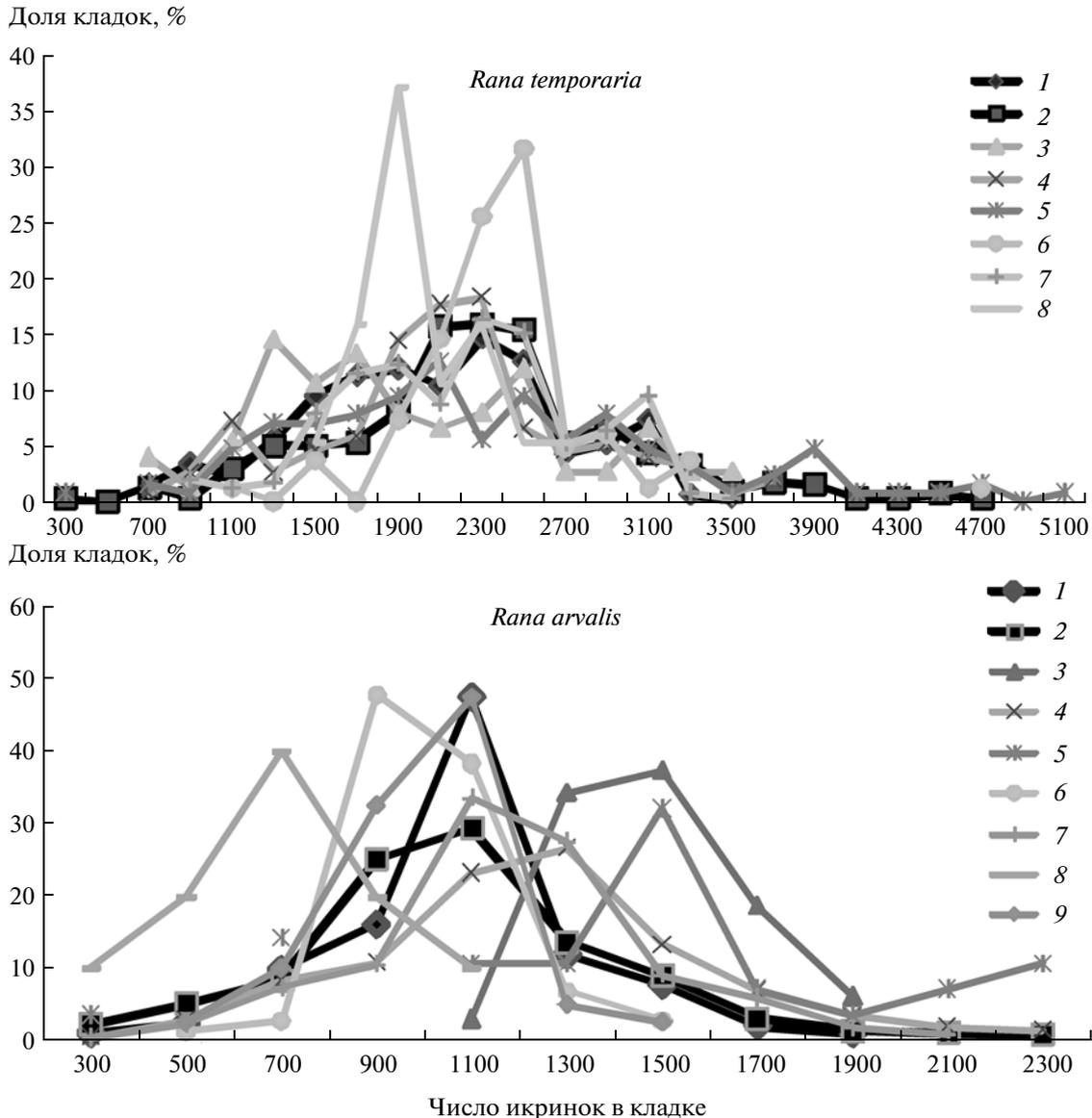


Рис. 2. Распределение по числу икринок в кладке: 1 – загородные популяции, 2 – городские популяции, 3 – Братеево, 4 – Востряково, 5 – Матвеевское (для *R. temporaria*)/Раменки (для *R. arvalis*), 6 – Бутово, 7 – Московская обл., 8 – Вологодская обл., 9 – Владимирская обл.

г. Москвы, не встречались. Наименьший размер кладок характерен для района Братеево: всего 1963 икринки.

Различия в средних размерах икринок *R. temporaria* городских и загородных популяций оказываются значимыми ($t = 2.87, p < 0.001$) и в городских популяциях самки выметывали более переменные кладки ($F = 1.03, p < 0.04$). Самые крупные икринки наблюдались в районе Бутово, а в районах Братеево и Матвеевское откладываемая самками травяной лягушки икра была мельче, чем в районе Востряково (табл. 3). Интересно отметить, что только в районе Востряково наблюдается столь же высокая изменчивость данного

признака, как в подмосковной популяции. Самки остромордой лягушки из популяций города Москвы в среднем, за весь период исследования, выметывали более мелкую икру, чем загородные ($t = 6.3, p < 0.001$), но и более разноразмерную ($F = 3.18, p < 0.001$). Наиболее мелкая икра была собрана из водоема района Раменки. Самые крупные икринки выметывали самки, размножавшиеся в водоемах района Бутово. Значение дисперсии признака "диаметр икринки" для этого района высок, т.к. самки выметывали как мелкие, так и крупные икринки (табл. 3).

Можно предположить, что различия в диаметре икринок обуславливают различия в количестве

Таблица 3. Значения признаков диаметр икринки и относительная высота желточного столба

	Число икринок	Диаметр			Относительная высота желточного столба		
		среднее	лимиты	дисперсия	среднее	лимиты	дисперсия
<i>Rana temporaria</i>							
Загородные популяции	1256	1.9	1.4–2.5	0.03	0.538	0.32–0.9	0.0054
Городские популяции	3506	1.89	1.4–2.51	0.034	0.545	0.28–0.86	0.004
Московская обл.	1008	1.88	1.4–2.5	0.036	0.55	0.32–0.9	0.0047
Вологодская обл.	248	1.92	1.7–2.05	0.01	0.47	0.38–0.6	0.0026
Братеево	743	1.78	1.5–2.05	0.009	0.52	0.28–0.77	0.0026
Востряково	1361	1.95	1.5–2.45	0.032	0.54	0.37–0.86	0.0038
Матвеевское	685	1.77	1.4–2.25	0.025	0.58	0.35–0.85	0.007
Бутово	717	2.08	1.68–2.5	0.013	0.53	0.39–0.71	0.0037
<i>Rana arvalis</i>							
Загородные популяции	1252	1.825	1.5–2.15	0.009	0.451	0.28–0.65	0.0025
Городские популяции	3106	1.793	1.18–2.4	0.03	0.487	0.25–0.83	0.0043
Московская обл.	896	1.826	1.5–2.15	0.01	0.456	0.28–0.65	0.0026
Вологодская обл.	97	1.73	1.5–1.9	0.006	0.36	0.27–0.45	0.002
Владимирская обл.	259	1.85	1.7–2.04	0.0046	0.455	0.37–0.54	0.0006
Братеево	239	1.71	1.5–1.85	0.005	0.548	0.44–0.71	0.0019
Востряково	1932	1.79	1.41–2.2	0.023	0.496	0.33–0.69	0.0036
Раменки	259	1.49	1.25–1.7	0.014	0.456	0.3–0.83	0.006
Бутово	676	1.95	1.18–2.4	0.0243	0.428	0.25–0.72	0.0024

питательных веществ. Для оценки запаса питательных веществ использовано отношение высоты желточного столба к диаметру икринки. Среднее значение этого показателя для городских популяций *R. arvalis* значимо больше, чем для загородных ($t = 15.31$, $p < 0.001$) (табл. 3). Наиболее богатые желтком икринки остромордой лягушки были отмечены в городских районах Братеево и Востряково. Различия в средних значениях относительной высоты желточного столба между икринками из городских и загородных популяций *R. temporaria* меньше, хотя также значимы ($t = 4.64$, $p < 0.001$). Самки травяной лягушки из водоемов Вологодской обл. не обеспечивают свое потомство таким же большим запасом желтка, как лягушки из Подмоскovie или из городских районов Матвеевское и Востряково (табл. 3).

Относительный запас питательных веществ у икринок из исследованных водоемов оказывается еще более вариabельным, чем размеры самих икринок (табл. 3). Если сравнивать значения коэффициентов вариации, то у *R. temporaria* из городских популяций значения C_v по диаметру икринки составляет 0.1, тогда как $C_v (vh/DI) = 0.13$. Значения коэффициентов вариации для загородных популяций составляют 0.091 и 0.11, соответ-

ственно. У *R. arvalis* вариabельность признака “относительная высота желточного столба” более наглядна при анализе коэффициентов вариации. В городских популяциях $C_v (DI) = 0.097$, а $C_v (vh/DI) = 0.13$; в загородных – 0.052 и 0.12, соответственно. Такая вариabельность сказывается на значимости различий дисперсий и у травяной ($F = 1.17$, $p < 0.001$) и у остромордой ($F = 1.84$, $p < 0.001$) лягушек при сравнении городских и загородных популяций.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение размножения бурых лягушек г. Москвы показало, что их репродуктивное поведение лишено ряда черт, характерных для особей из загородных популяций: отсутствие хора самцов, более осторожное поведение на нересте. Наши наблюдения и данные других авторов показывают, что бесхвостые амфибии в городских условиях весьма малочисленны и ведут скрытный образ жизни (Вершинин, 1997; Леонтьева, Семенов, 1997; Северцова, 1999; Семенов и др., 2000; Кутенков, 2009). Иногда это может затруднять поиск местообитаний городских амфибий, сужая временные рамки до периода нереста. За годы наших

исследований были отмечены случаи вымирания популяций. Так, с 2000 г. прекратилось икрометание остромордой лягушки в районе Раменки, а с 2005 г. — в районе Братеево. С 2005 и с 2007 г. прекратилось размножение травяной лягушки в водоемах районов Братеево и Матвеевское. Непосредственного усиления антропогенного воздействия, как, например, засыпания водоема грунтом или «окультуривания» его при формировании парковой зоны, в этот период не происходило. Не наблюдались и пересыхания водоемов. Также сложно предположить, что причиной вымирания стало загрязнение водоемов типичными для мегаполиса поллютантами, поскольку, несмотря на более высокий уровень концентрации ионов некоторых металлов, а также сульфид- и хлорид-ионов, ни в одном из исследованных водоемов их значения не превышали значения ПДК, разработанных для Рыбхоза. Не отмечались нами и случаи массовой гибели икры (Северцова, 2001). Причины вымирания этих популяций могли быть самыми разными: и изолированность данной популяции в связи с особенностями урбанистического ландшафта, и изменения возрастного состава популяции из-за высокой смертности, и/или отсутствия мигрантов из природных резервуаров, и т.п. В литературных источниках имеются сведения о гибели популяций бесхвостых амфибий как на территории города Москвы (Войтехов и др., 1989; Кузьмин, 1989), так и в других мегаполисах (Ручин и др., 2005). Эти факты приведены также без объяснения причин.

В районах г. Москвы, Востряково и Бутово, самки обоих видов рода *Rana* в среднем оказывались более плодовитыми, чем самки из загородных популяций. Такое возрастание среднего числа икринок в кладках бурых лягушек характерно и для других техногенных ландшафтов. Например, в популяциях остромордой лягушки Приднестровья, число икринок в кладке возрастает до 1300 (Бобылев, 1985). В то же время, для Тюмени показана довольно низкая плодовитость самок этого вида (Косинцева, 2006). Данные по плодовитости травяной лягушки, обитающей на территории мегаполисов, нам не удалось найти. Тем не менее, сравнение среднего числа икринок в кладке и/или лимитов варьирования этого параметра для обоих видов бурых лягушек показало, что плодовитость и остромордой, и травяной лягушек в условиях мегаполиса вполне укладывается в пределы изменчивости по этому признаку для вида в целом.

Известно, что старые самки выметывают кладки с бóльшим числом икринок, чем молодые (Черданцев, 1997; Hjernquist et al., 2012; Joly, 1991; Rasanen et al., 2008). Этот факт позволяет предположить, что московские популяции бурых лягушек «стареют». В то же время, в ряде урбанизированных экосистем, например города Тюмени, от-

мечается уменьшение числа икринок в кладке, что авторы связывают с сокращением продолжительности жизни особей в популяции (Косинцева, 2006). Установить точно, является ли увеличение плодовитости следствием действия естественного отбора на увеличение плодовитости или следствием старения популяции, в нашем случае затруднительно. Оба эти процесса могут происходить одновременно. Подтвердить или опровергнуть данное предположение можно только при скелетохронологическом анализе, но его проведение не входило в планы данной работы, т.к. могло нанести урон и без того малочисленным популяциям бурых лягушек г. Москвы.

Сравнение средних значений диаметра икринок исследованных нами бурых лягушек показало, что самки городских популяций *R. arvalis* в среднем выметывают более мелкую икру, чем самки загородных популяций. Икринки небольшого диаметра наиболее типичны для популяций из районов Раменки и Братеево, хотя самки из района Бутово выметывают икру, чей средний размер превышает таковой для исследованных нами загородных популяций. Аналогичный результат получен и для городских популяций остромордой лягушки, обитающих в наиболее загрязненных районах Приднестровья и Екатеринбург (Бобылев, 1980; Вершинин, Гатиятулина, 1994; Вершинин, 1997). Различия в размерах икринок между городскими и загородными выборками *R. temporaria* не столь велики. Возможной причиной этого является преобладание кладок с очень крупной икрой в двух районах г. Москвы, в Бутово и Востряково. В то же время, в водоеме района Матвеевское была отмечена значимо более мелкая икра.

Таким образом, в ряде городских популяций наблюдается увеличение плодовитости, сопровождающееся уменьшением диаметра выметываемой икры. Такая тенденция позволяет сохранить репродуктивное усилие на прежнем уровне и увеличить долю доживших до половозрелости потомков (McGinley et al., 1987; Hendry et al., 2001; Dibattista et al., 2007; Morrongiello et al., 2012). Подобная стратегия широко распространена среди холоднокровных позвоночных. Так, в нестабильных условиях окружающей среды на фоне снижения среднего размера икринок *Bombina orientalis* возрастает их число (Kaplan, 1992). Так же увеличивается число икринок у высокогорных амфибий *Rana kukunoris* из Тибета (Chen et al., 2013). Этот механизм, по-видимому, универсален, т.к. встречается и среди беспозвоночных. Показано, что жесткие условия окружающей среды приводят к формированию мелкого и многочисленного потомства у мшанки *Bugula neritina* (Allen et al., 2008).

С другой стороны, как показано Черданцевым с коллегами (Черданцев и др., 1997), а также на-

шими более ранними исследованиями (Северцова, 2000) и данными из Екатеринбурга (Вершинин, Гатиятулина, 1994), диаметр икринок слабо коррелирует с плодовитостью самок и может опосредованно зависеть от размеров самок (Barker, 1981; Gibbons, McCarty, 1986; Morrison, Hero, 2003). Возможно, наблюдаемое нами в ряде других городских популяциях травяной и остромордой лягушек увеличение диаметра икринок может быть следствием преобладания в популяциях взрослых самок, выметывающих большое количество икры. Проверить эту гипотезу можно, сопоставив изменения диаметра икринок и запаса питательных веществ в них. Из литературных данных известно, что особи, появившиеся из крупных, богатых желтком яиц, обладают несомненным преимуществом: запас питательных веществ обеспечивает их более успешное раннее развитие (Crump, 1989; Morin, Johnson, 1988; Williamson, Bull, 1989). Следовательно, сокращение количества желтка должно снижать жизнеспособность икры амфибий (Pramoda, Saidapur, 1986). В исследованных городских популяциях обоих видов бурых лягушек относительное количество желтка было выше, чем в популяциях на загородных территориях, что говорит о достаточном запасе питательных веществ для развития зародышей у лягушек городских популяций, но не проясняет вопрос о причинах различий.

Другая возможная стратегия, позволяющая избежать серьезных энергетических затрат самок в репродуктивный период, — это формирование исходно различных икринок. Это стратегия получила название — “*bet-hedging*” (Philippi, Seger, 1989). Наиболее часто такая она реализуется в непредсказуемых условиях среды (Crean, Marshall, 2009; Einum, Fleming, 2002; Marshall et al., 2008). К сожалению, русского варианта данного термина не существует, и в отечественных работах, выполненных на амфибиях, эта стратегия, насколько нам известно, не обсуждалась. Суть стратегии “*bet-hedging*” заключается в том, что успешность размножения в каждом конкретном поколении оказывается ниже, чем могла бы быть, но в череде поколений эффективность размножения выше (Kudo, 2001; Lips, 2001; Marshall et al., 2003; Seger, Brockmann, 1987). Что у самки исходно формируются икринки разных размеров, показано для лягушки *Crinia georgiana* (Dziminski et al., 2009) и для рыб (гольца (*Salvelinus fontinalis*) (Koops et al., 2003), атлантического лосося (*Salmo salar*) (Robertson et al., 2013) и наноперки (*Nannoperca australis*) (Morrongiello et al., 2012)). В таких случаях шансы выжить при непредсказуемом ухудшении среды появляются, по крайней мере, у части потомков (Koops et al., 2003). В исследованных нами популяциях наиболее высокая изменчивость выметываемой самками икры наблюдалась в районах Востраково для обоих видов и для *R. arvalis* из попу-

ляции Бутово. Именно в этих районах встречаются кладки с икрой разного размера и достаточным запасом питательных веществ. Поскольку такие кладки были обнаружены в разные годы, можно предположить, что их появление не случайно.

Таким образом, проведенное нами исследование стратегий размножения двух наиболее распространенных видов бурых лягушек показало сходство стратегий размножения в нестабильных и непредсказуемых условиях окружающей среды, подтвердив близость экологических ниш *R. temporaria* и *R. arvalis*. Оба эти вида могут использовать разные механизмы увеличения шансов на выживание при высокой смертности, характерной для городских популяций. Наиболее ожидаемым результатом было увеличение числа икринок в кладке наряду с уменьшением их размеров при сохранении относительно постоянного запаса питательных веществ. Эта стратегия, по-видимому, не оправдывает себя, поскольку те популяции и травяной, и остромордой лягушек, в которых наблюдалось возрастание плодовитости за счет уменьшения размеров икры, за период наших наблюдений погибли. Более выгодной оказалась стратегия “*bet-hedging*”, при которой выметываемые самками икринки различаются по параметрам (в частности, по размерам) и, тем самым, возрастает шанс на выживание хоть какой-то части многочисленного потомства, вне зависимости от того, каковы будут условия его жизни. Ряд популяций, которые в течение 15 лет проведенных исследований не погибли, хотя и сократили свою численность, смогли сочетать увеличение плодовитости и увеличение изменчивости икринок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет средств Российского научного фонда (14-14-00330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобылев Ю.П., 1980. Репродуктивные особенности фоновых видов бесхвостых амфибий биогеоценозов степной зоны юго-востока УССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск: ДГУ. 27 С.
- Бобылев Ю.П., 1985. Репродуктивные особенности бесхвостых амфибий техногенных ландшафтов степного Преднепровья // Вопросы герпетологии. 6-я всесоюзная герпетологическая конференция Ташкент. 18–20 сент. 1985 г. С. 18–19.
- Вершинин В.Л., 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 47 с.
- Вершинин В.Л., Гатиятулина Э.З., 1994. Популяционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки в зависимости от уровня урбанизации // Экология. № 5. С. 95–100.

- Войтехов М.Я., Лещева Г.С., Флинт В.Е., Формозов Н.А., Гарушанц К.Ю., 1989. Короткие заметки о фауне земноводных и пресмыкающихся Москвы и Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. Материалы совещания по герпетофауне Москвы и Московской обл., 9–10 ноября 1987 года, М.: Наука. С. 43–48.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды г. Москвы в 1994 году, 1995. М.: НАМ. 202 с.
- Дабагян Н.В., Слепцова Л.А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442–462.
- Косинцева А.Ю., 2006. Возрастная структура и репродуктивные особенности городских популяций земноводных (на примере г. Тюмени) // Современные наукоемкие технологии. № 4. С. 20–22.
- Кузьмин С.Л., 1989. Земноводные и пресмыкающиеся Северо-Запада Москвы // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. Материалы совещания по герпетофауне Москвы и Московской обл., 9–10 ноября 1987 года. М.: Наука. С. 48–60.
- Кутенков А.П., 2009. Экология травяной лягушки на Северо-Западе России. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 140 с.
- Леонтьева О.А., Семенов Д.В., 1997. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды // Успехи современной биологии. Т. 117. Вып. 6. С. 726–737.
- 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 // Зоологический журнал. Т. 73. Вып. 1. С. 97–111.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К., Лукьянов С.В., Артаев О.Н., 2005. Амфибии и рептилии города: Видовой состав, распределение, численность и биотопы (на примере г. Саранска) // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 47–59.
- Северцов А.С., Сурова Г.С., 1979. Гибель травяной лягушки (*Rana temporaria*) и факторы, ее определяющие // Зоологический журнал. Т. 53. С. 393–403.
- Северцова Е.А., 1999. Анализ состояния зародышей травяной лягушки *Rana temporaria*, из водоемов г. Москвы // Зоологический журнал. Т. 78. С. 1202–1209.
- Северцова Е.А., 2000. Влияние химизма воды из московских водоемов на гастрологию остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. // Зоологический журнал. Т. 80. № 6. С. 710–720.
- Северцова Е.А., 2001. Плодовитость остромордой лягушки (*Rana arvalis*) и травяной лягушки (*R. temporaria*) в Москве и Подмоскowie // Вопросы герпедологии. С. 257–259.
- Семенов Д.В., Леонтьева О.А., Павлинов И.Я., 2000. Оценка факторов, связанных с формированием популяций земноводных (Vertebrata: Amphibia) на урбанизированных территориях г. Москвы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 105. Вып. 5. С. 3–9.
- Сурова Г.С., 1985. Регуляция численности в онтогенезе бурых лягушек. Автореф. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Сурова Г.С., Черданцев В.Г., 1987. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек. Размеры яиц и темпы роста у подмосковных *Rana arvalis* и *Rana temporaria* // Зоологический журнал. Т. 66. С. 1864–1872.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки *Rana arvalis* // Зоологический журнал. Т. 76. № 2. С. 187–198.
- Шунак Е.Л., Ищенко В.Г., 1968. О биологической продуктивности популяции остромордой лягушки // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск. 176 С.
- Allen R.M., Buckley Y.M., Marshall D.J., 2008. Offspring size plasticity in response to intraspecific competition: an adaptive maternal effect across life history stage // American Naturalist. V. 171. P. 225–237.
- Barker J.C., 1981. Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number and size of eggs // Journal of Zoology. V. 195. P. 449–458.
- Chen W., Tang Z.H., Fan X.G., Wang Y., Pike D.A., 2013. Maternal investment increases with altitude in a frog on the Tibetan Plateau // Journal of Evolutionary Biology. № 7. P. 1–6.
- Cooke A.C., 1975. Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // British journal of Herpetology. V. 5. № 5. P. 505–509.
- Crean A.J., Marshall D.J., 2009. Coping with environmental uncertainty: dynamic bet hedging as a maternal effect // Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences. V. 364. P. 1087–1096.
- Crump M., 1989. Egg size variability: consequences to tadpoles // 1st World Congr. Herpetol., Canterbury, 11–19 September. P. 302–308.
- Dibattista J.D., Feldheim K.A., Gruber S.H., Hendry A.P., 2007. When bigger is not better: selection against large size, high condition and fast growth in juvenile lemon sharks // Journal of Evolutionary biology. V. 20. P. 201–212.
- Dziminski M.A., Vercoe P.E., Roberts J.D., 2009. Variable offspring provisioning and fitness: a direct test in the field // Functional Ecology. V. 23. P. 164–171.
- Einum S., Fleming I.A., 2002. Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging // Evolutionary Ecology. V. 6. P. 443–455.
- Gibbons M.M., McCarty K., 1986. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* L. with particular reference to body size and age // Journal of Zoology. V. A209. P. 579–593.
- Hendry A.P., Day T., Cooper A.B., 2001. Optimal size and number of propagules: allowance for discrete stage and effects of maternal size on reproductive output and offspring fitness // American Naturalist. V. 157. P. 387–407.
- Hjernquist M.B., Soderman F., Jonsson K.I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J., 2012. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gra-

- dient in an ectothermic vertebrate // *Oecologia*. V. 170. P. 641–649.
- Joly P.*, 1991. Variation in size and fecundity between neighbouring populations in the common frog *Rana temporaria* // *Alytes*. V. 9. P. 79–88.
- Kaplan R.H.*, 1992. Greater maternal investment can decrease offspring survival in the frog *Bombina orientalis* // *Ecology*. V. 73. P. 280–288.
- Koops M.A., Hutchings J.A., Adams B.K.*, 2003. Environmental predictability and the cost of imperfect information: influences of offspring size variability // *Evolutionary Ecology Research*. V. 5. P. 29–42.
- Kudo S.*, 2001. Intraclutch egg-size variation in acanthosomatid bugs: adaptive allocation of maternal investment // *Oikos*. V. 92. P. 208–214.
- Leuven R.S.E.W., Hartog C. den, Christians M.M.C., Heijligers W.H.C.*, 1986. Effect of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians // *Experimentia*. V. 42. № 5. P. 495–503.
- Lips K.R.*, 2001. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypso*, a Neotropical treefrog // *Oecologia*. V. 128. P. 509–518.
- Marshall D.J., Bolton T.F., Keough M.J.*, 2003. Offspring size affects the post-metamorphic performance of a colonial marine invertebrate // *Ecology*. V. 84. P. 3131–3137.
- Marshall D.J., Bonduriansky R., Bussiere L.F.*, 2008. Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments // *Ecology*. V. 89 (9). P. 2506–2517.
- McGinley M.A., Temme D.H., Geber M.A.*, 1987. Parental investment in offspring in variable environments – theoretical and empirical considerations // *American Naturalist*. V. 130. № 3. P. 370–398.
- Morin D.J., Johnson E.A.*, 1988. Experimental studies of asymmetric competition among anurans // *Oikos*. V. 53. № 3. P. 398–407.
- Morrison C., Hero J.M.*, 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review // *J. of animal ecology*. V. 72. P. 270–279.
- Morrongiello J.R., Bond N.R., Crook D.A., Wong B.B.M.*, 2012. Spatial variation in egg size and egg number reflects trade-offs and bet-hedging in a freshwater fish // *Journal of Animal Ecology*. V. 81. P. 806–817.
- Philippi T., Seger J.*, 1989. Hedging ones evolutionary bets, revisited // *Trends of Ecology and Evolution*. V. 4. P. 41–44.
- Pramoda S., Saidapur S.K.*, 1986. Effect of cadmium chloride on the ovary of the frog *Rana tigrina* // *Current Science (India)*. V. 55. P. 206–208.
- Rasanen K., Soderman F., Laurila A., Merila J.*, 2008. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* // *Ecology*. V. 89. Issue 9. P. 2553–2562.
- Robertson G., Skoglund H., Einum S.*, 2013. Offspring size effects vary over fine spatio-temporal scales in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. V. 70. P. 5–12.
- Seger J., Brockmann H.J.*, 1987. What is bet-hedging? // *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. V. 4. P. 182–211.
- Williamson I., Bull C.M.*, 1989. Life history variation in a population of the Australian frog *Ranidella signifera*: egg size and early development // *Copeia*. № 2. P. 349–356.

THE INFLUENCE OF ANTHROPOGENIC FACTORS ON REPRODUCTION OF *RANA TEMPORARIA* AND *RANA ARVALIS*

E. A. Severtsova, A. A. Kormilitsin, A. S. Severtsov

Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119899, Russia

e-mail: SevertsovaEA@gmail.com

The Moscow populations of brown frogs as compared to populations from some other regions are shown to be less numerous, their individuals are more cautious, and females are more fecund. The increase in the fecundity may be accompanied by the decrease in diameter of eggs, preserving the same diameter or by the formation of eggs with different diameters. The populations, in which the females laid a lot of small eggs, died out during the study period. Presently, the most prosperous are urban populations of both *Rana temporaria*, and *R. arvalis*, whose females spawn eggs of various diameters. We consider this fact as the manifestation of the *bet-hedging* strategy compensating the mortality in adverse and unstable environments.

Keywords: fecundity, *bet-hedging*, variation of egg, *Rana temporaria*, *Rana arvalis*.