

С. М. Ляпков

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХАРАКТЕРИСТИК МЕТАМОРФОВ ТРАВЯНЫХ ЛЯГУШЕК*

Географические различия и структура внутривидовой фенотипической изменчивости характеристик жизненного цикла были исследованы у завершивших метаморфоз особей из 6 пространственно удаленных популяций травяной лягушки. У особей более северных популяций наследуемость времени развития, скорости роста и длины тела метаморфов была сравнительно низкой, при этом скорость роста и длина тела метаморфов, содержащихся в лаборатории, были достоверно больше, чем у собранных в природе, а время развития — наоборот, меньше. Такие внутри- и межпопуляционные различия представляют собой изменчивость, направленную против градиента условий среды. Генетические и фенотипические корреляции при попарном сравнении трех этих характеристик были сходными (как по величине, так и по знаку) во всех популяциях. Исключение составляла единственная популяция вида на Камчатке, успешно интродуцированная 10 лет назад из Московской обл. в местообитание с минимальной длительностью сезона активности: генетическая корреляция длины тела метаморфов и времени развития была достоверной отрицательной. Таким образом, ответной реакцией на сокращение длительности сезона активности является не только увеличение скорости роста, но и сокращение времени развития, отчасти за счет уменьшения размеров метаморфов. Библиогр. 6 назв. Табл. 2.

Ключевые слова: географическая изменчивость, наследуемость, скорость роста, метаморфоз, травяная лягушка.

S. M. Lyapkov

GEOGRAPHIC VARIATION IN THE CHARACTERISTICS OF *RANA TEMPORARIA* METAMORPHS

Lomonosov State University, 1–12, Leninskie Gory, Moscow, 119234, Russian Federation; lyapkov@mail.ru

Geographical differences and the structure of intrapopulation phenotypic variation in metamorphs' life-history traits from 6 spatially distant populations of *Rana temporaria* were studied. In frogs from northern populations, heritability of larval period duration, growth rate, and size at metamorphosis was relatively low. Growth rate and size at metamorphosis in laboratory frogs were significantly higher than in those collected in nature, whereas the larval period, in turn, was lower. The revealed differences within and between populations represent a counter-gradient variation. The genetic and phenotypic correlations by pairwise comparisons these three traits were similar (both in magnitude and sign) in all populations, with the exception of one population from Kamchatka. This population was successfully introduced 10 years ago from the Moscow region to the habitat with the minimal duration of activity season. The genetic correlation between body size at metamorphosis and larval period was significantly negative. Thus the response to shortening of activity season was not only the growth rate increase but decrease in larval period, partially at the expense of metamorph size. Refs 6. Tables 2.

Keywords: geographical variation, heritability, growth rate, metamorphosis, *Rana temporaria*.

У бесхвостых амфибий длительность развития и скорость роста до завершения метаморфоза, а также размеры по завершении метаморфоза служат характеристиками развития в водной фазе жизненного цикла и могут сильно изменяться в зависимости от длительности сезона активности и климатической температуры

С. М. Ляпков (lyapkov@mail.ru): Московский государственный университет, Российская Федерация, 119234, Москва, Ленинские горы, 1–12.

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 16-04-01771).

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

среды в данной местности. Эти же характеристики связаны с приспособленностью, поскольку сроки выхода на сушу особей и их размеры влияют на постметаморфозную выживаемость, возраст первого размножения, размеры взрослых особей и плодовитость (обзор см. [1]). Первой задачей нашей работы было выявление особенностей этих характеристик у травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) из различных частей обширного ареала этого вида как следствия сильных различий в длительности сезона активности. Второй задачей было выявление эффектов отбора, обуславливающих адаптации к локальным условиям. Для этого следовало сравнить между собой оценки наследуемости указанных характеристик развития особей из разных популяций, а также сравнить завершивших метаморфоз особей, выращенных в стандартных лабораторных условиях, с особями, собранными сразу после выхода из естественных водоемов. По данным, полученным для недавно сформировавшейся камчатской популяции, предполагалось также выявить первоначальные изменения, возникающие при адаптации к сильному сокращению сезона активности.

Материал и методика

Для выращивания в лаборатории было получено потомство от взрослых особей травяной лягушки из различных шести популяций. В популяции с самым коротким сезоном активности были взяты фрагменты 15 кладок, недавно отложенных в естественных водоемах. Местообитание находится вблизи поселения «Гольгинские ключи» (51°52'N, 157°2'E), Усть-Большерецкий район Камчатского края России (далее — Гольгино). Эта первая камчатская популяция вида сформировалась далеко за пределами своего естественного ареала в результате интродукции в 2005 г. и была исследована автором в мае 2015 г. (подробнее см. [2]).

В случае остальных пяти популяций потомство было получено в лабораторных условиях от взрослых особей, собранных в нерестовых водоемах. Местообитание популяции с наиболее длительным сезоном активности находится вблизи поселка Хоромск (52°1'N, 27°5'E) на востоке Брестской обл. Беларуси (далее для краткости — Брест). Другие четыре популяции (их подробное описание см. [3]): 1) Беларусь, Копыльский р-н Минской обл. (53°9'N, 27°26'E, далее — Минск); 2) Россия, Брянская обл. (52°27'N, 33°53'E, далее — Брянск); 3) Россия, Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ (55°44'N, 36°51'E, далее — Москва); 4) Россия, Кировская обл. (58°40'N, 49°5'E, далее — Киров). Длительность сезона активности приведена в табл. 1. Во всех этих популяциях (кроме Бреста и Гольгино) были также собраны выборки завершивших метаморфоз особей (далее — метаморфов), покидающих те же самые нерестовые водоемы, в которых во время размножения были отловлены взрослые особи.

Взрослых особей, отловленных во всех (кроме Гольгино) популяциях, использовали в контролируемых скрещиваниях. В рамках более полного исследования структуры фенотипической изменчивости (подробнее — см. [4]) были получены группы полусибсов и полных сибсов. Для сравнения с данными по кладкам популяции Гольгино из этих групп были выбраны только группы полных сибсов, являющихся потомками различных родительских пар.

После выклева личинок содержали по 20 штук в аквариумах (объемом воды 20 л, $t=20$ °C). Каждая группа полных сибсов была представлена 2 повторностями.

Головастиков кормили вареной крапивой и кормами для декоративных рыб *ad libitum*. По завершении метаморфоза у каждой особи измеряли длину тела (далее — Lmet, мм) с точностью до 0,1 мм, определяли время развития (Т, сутки), и вычисляли скорость роста (Lmet/Т, мм/сутки).

Для анализа структуры фенотипической изменчивости в пределах каждой популяции сначала оценивали компоненты дисперсии (V) с помощью двух или однофакторного дисперсионного анализа (факторы: 1 — различия между группами полных сибсов и 2 — повторность), с использованием STATISTICA 8.0. Далее применяли оценки: генетическая изменчивость $V_G = V(1)$; средовая изменчивость $V_E = V(2) + V(\text{error})$. Вычисленную таким образом величину V_G принято считать завышенной оценкой наследуемости, поскольку она включает в себя неаддитивную компоненту и материнский эффект [5]. Генетические корреляции вычисляли как корреляции между средними для групп сибсов значениями признаков в пределах данной популяции.

Результаты и обсуждение

Межпопуляционная изменчивость и сравнение особей, выросших в лабораторных и естественных условиях. В популяциях Москва и Киров средние значения Lmet и Lmet/Т особей, содержащихся в лаборатории, были достоверно больше, чем у природных, а Т, наоборот, меньше (табл. 1). Метаморфы одной южной популяции (Брянск) в этом отношении сходны с более северными популяциями, однако метаморфы Минска и Бреста в природе растут дольше и достигают более крупных размеров, чем в лаборатории, что может быть следствием не более быстрого роста, а выбора стратегии достижения более крупных размеров метаморфов при их выходе на сушу в условиях длительного сезона активности. Вместе с тем, выявленные в условиях опыта различия между всеми популяциями по средним Т соответствуют длительности теплого сезона ($R_s=0,899$; $p=0,015$). Сходная тенденция, т.е. сильная (хотя и недостоверная) отрицательная корреляция, наблюдалась и для средних зна-

Таблица 1. Средние значения признаков особей, завершивших метаморфоз в лабораторных опытах (lab) и в естественных условиях (nat)

Популяция	Условия	<i>n</i>	Lmet	Т	Lmet/Т
Брест (7,5)	lab	151	15,94	60,8	0,263
Минск (7)	lab	613	16,14	60,0	0,270
	nat	30	18,04	66,5	0,271
Брянск (7)	lab	225	16,56	65,0	0,256
	nat	30	14,08	81,5	0,173
Москва (6)	lab	441	15,76	58,9	0,269
	nat	1600	12,45	73,4	0,170
Киров (5)	lab	1102	17,07	53,1	0,322
	nat	30	12,85	64,3	0,200
Гольгино (4)	lab	359	14,38	47,4	0,307

Примечание. Достоверные различия между lab и nat отмечены серой заливкой, между популяциями — полужирным шрифтом; *n* — объем выборки, условные обозначения признаков — см. текст. После названия популяции в скобках указана продолжительность сезона активности (в мес.).

чений L_{met}/T ($R_s = -0,754$; $p = 0,084$). Очевидно, что географическая изменчивость двух этих характеристик — следствие отбора против градиента среды [1].

Компоненты фенотипической дисперсии признаков и корреляции между признаками. Величина V_G (табл. 2) каждого из трех признаков была высокой, кроме двух северных популяций (Киров и Голыгино) и популяции Минск. Такая особенность популяции Минск объясняется небольшим количеством групп сибсов, использованных в анализе, что подтверждается уменьшением величины V_G при введении в качестве второго фактора повторностей, из-за чего число групп сибсов также снижалось. Согласно традиционной интерпретации соотношения генетической и средовой компонент [1, 6], отбор наиболее жестко контролирует эти характеристики жизненного цикла в северной, но не в южной популяции, что соответствует выявленной изменчивости против градиента среды.

Таблица 2. Компоненты фенотипической дисперсии (%), генетические (выше диагонали) и фенотипические (ниже диагонали) корреляции признаков метаморфов

Компоненты изменчивости (%)							Корреляции			
Модель без повторностей			Модель с повторностями							
	Lm	Tm	Lm/Tm	Lm	Tm	Lm/Tm		Lm	Tm	Lm/Tm
Брест (4)							Lm	×	0,030	0,809
V_G	51,78	33,50	47,40	50,98	28,91	47,88	Tm	0,009	×	-0,563
V_E	48,22	66,50	52,60	49,02	71,09	52,12	Lm/Tm	0,768	-0,630	×
Минск (6)							Lm	×	0,160	0,397
V_G	4,00	25,78	20,24	0	0	7,67	Tm	0,395	×	-0,842
V_E	96,00	74,22	79,76	100	100	92,33	Lm/Tm	0,665	-0,422	×
Брянск (8)							Lm	×	0,715	0,209
V_G	65,08	68,04	52,60	62,47	67,11	51,32	Tm	0,386	×	-0,532
V_E	34,92	31,96	47,40	37,53	32,89	48,68	Lm/Tm	0,523	-0,576	×
Москва (8)							Lm	×	-0,012	0,881
V_G	60,69	54,71	64,43	52,28	52,38	59,07	Tm	0,062	×	-0,483
V_E	39,31	45,29	35,57	47,72	47,62	40,93	Lm/Tm	0,863	-0,448	×
Киров (14)							Lm	×	0,528	0,287
V_G	32,37	52,51	23,66	24,79	41,17	7,68	Tm	0,341	×	-0,661
V_E	67,63	47,49	76,34	75,21	58,83	92,32	Lm/Tm	0,572	-0,572	×
Голыгино (15)							Lm	×	-0,560	0,826
V_G	26,02	55,61	66,26	0	20,78	0	Tm	-0,065	×	-0,927
V_E	73,98	44,39	33,74	100	79,22	100	Lm/Tm	0,610	-0,820	×

Примечание. Генетические компоненты, соответствующие достоверному влиянию фактора «группы сибсов», и достоверные ($p < 0,05$) коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом. В скобках указано число групп полных сибсов, на основании которых оценивалась наследуемость.

Фенотипические корреляции каждой из пар признаков во многом сходны у особей всех популяций (табл. 2). Как и следовало ожидать, L_{met}/T положительно (и достоверно) коррелирует с L_{met} и отрицательно — с T . Корреляции L_{met} с T слабее, но достоверные, однако у особей популяций Москва и Голыгино отсутствуют. Генетические корреляции у большинства популяций имеют такую же направленность, что и фенотипические, при этом корреляция L_{met} с T слабее, чем две дру-

гих, но остается положительной либо нулевой. Существенным отличием популяции Гольгино является достоверная отрицательная генетическая корреляция L_{met} и T . Полученные по данным о потомстве самцов оценки генетических корреляций популяций Минск, Москва и Киров [4] сходны с выявленными в данной работе.

Изменения, сопутствующие адаптации к короткому сезону активности. Учитывая, что в популяциях травяной лягушки, близких к северной границе ареала, половая зрелость наступает обычно после 4-й зимовки, в популяции Гольгино за время от первого размножения в 2006 г. сменилось не более 3 поколений (подробнее см. [2]). Отличие популяции Гольгино от популяции Киров состоит в сравнительно невысокой V_G длины тела, при сравнительно высокой V_G скорости роста и T . Следовательно, ответной реакцией на сокращение длительности сезона активности является не собственно увеличение скорости роста, а сокращение T , отчасти за счет уменьшения L_{met} , приводящего к такому же эффекту: в лабораторных условиях T и L_{met} метаморфов Гольгино достоверно ниже, чем у всех остальных популяций, а скорость роста до метаморфоза выше, чем у популяции Москва, но ниже чем у популяции Киров. Выявленная только у метаморфов Гольгино отрицательная генетическая корреляция L_{met} и T означает, что существуют рано выходящие крупные и поздно выходящие мелкие варианты, воспроизводящиеся наследственно, т. е. на начальном этапе адаптации изменчивость скорости роста возрастает.

Литература

1. Laugen A. T., Laurila A., Räsänen K., Merilä J. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates — evidence for local adaptation // *J. Evol. Biol.* 2003. Vol. 16, №5. P. 996–1005.
2. Ляпков С. М. Травяная лягушка (*Rana temporaria*) на Камчатке: формирование первой популяции // Современная герпетология. 2016. Т. 16. вып. 3/4 (принято к печати).
3. Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Корзун Е. В., Новицкий Р. В. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. 2009. Т. 9, № 3/4. С. 103–121.
4. Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Ляпков С. М. Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций // Вопросы герпетологии. Материалы 3-го Съезда Герпетологического Общества им. А. М. Никольского. Пущино — Москва. 2008. С. 185–190.
5. Falconer D. S., Mackay T. F. C. Introduction to Quantitative Genetics. 4th edition. Essex, Longman, Harlow. 1996. 464 p.
6. Laugen A. T., Kruuk L. E. B., Laurila A., Räsänen K., Stone J., Merilä J. Quantitative genetics of larval life-history traits in *Rana temporaria* in different environmental conditions // *Genetical Research*. 2005. Vol. 86, №3. P. 161–170.

Для цитирования: Ляпков С. М. Географическая изменчивость характеристик метаморфов травяных лягушек // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 87–92. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.315

References

1. Laugen A. T., Laurila A., Räsänen K., Merilä J. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates — evidence for local adaptation. *J. Evol. Biol.*, 2003, vol. 16, no. 5, pp. 996–1005.
2. Lyapkov S. M. Traviania liagushka (*Rana temporaria*) na Kamchatke: formirovanie pervoi populatsii [*Rana temporaria* in Kamchatka: formation of the first population]. *Sovremennaiia gerpetologiya*, 2016, vol. 16, issue 3/4 (accepted). (In Russian)
3. Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Serbinova I. A., Korzun E. V., Novitskii R. V. Formirovanie napravlennoi geograficheskoi izmenchivosti osobennostei zhiznennogo tsikla burykh liagushek [Formation of direc-

tional geographical variation in life-history traits of brown frogs]. *Sovremennaiia gerpetologĭia*, 2009, vol. 9, no. 3/4, pp. 103–121. (In Russian)

4. Kornilova M. B., Serbinova I. A., Lyapkov S. M. Osobennosti zavershivshikh metamorfoz travianykh liagushek iuzhnykh i severnykh populiatsii [The characteristics of *Rana temporaria* metamorphs from southern and northern populations]. *Voprosy gerpetologii. Materialy 3-go S"ezda Gerpetologicheskogo Obshchestva im. A. M. Nikol'skogo*. Pushchino — Moskva, 2008, pp. 185–190. (In Russian)

5. Falconer D. S., Mackay T. F. C. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th edition. Essex, Longman, Harlow, 1996. 464 p.

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

For citation: Lyapkov S. M. Geographic variation in the characteristics of *Rana temporaria* metamorphs. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 87–92. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.315

Статья поступила в редакцию 14 января 2016 г., принята 15 мая 2016 г.

Сведения об авторе:

Ляпков Сергей Марленович — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник

Lyapkov Sergey M. — PhD, Leading Researcher