В. Г. Ищенко

ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БУРЫХ ЛЯГУШЕК ФАУНЫ СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

В. Г. ИЩЕНКО

ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БУРЫХ ЛЯГУШЕК ФАУНЫ СССР

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1978

УДК 591.151.597.8

И щ е н к о В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., "Наука", 1978. 148 с.

В книге всесторонне рассмотрены взаимосвязи экологической структуры популяций бурых лягушек с их генетическим составом. Особое внимание уделено возможности управления начальными этапами эволюционного процесса и математическому моделированию популяционных процессов.

Рассчитано на зоологов и экологов.

Табл. 28, ил. 28, библ. 251 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук
Л.П. СЮЗЮМОВА

И $\frac{21008-410}{055\,(02)-78}$ 554-78, кн. 2

© Издательство "Наука", 1978 г.

ВВЕДЕНИЕ

По мере развития эволюционного учения интерес биологов к различным его аспектам не только не ослабевает, но интенсивно нарастает. Достаточно упомянуть, что количество монографий и монографических сборников, посвященных эволюционной теории и вышедших за последние 40 лет, исчисляется многими десятками. Этот повышенный интерес обусловлен по крайней мере двумя причинами: во-первых, данные бурно развивающейся генетики позволили глубже проникнуть в основу эволюционного процесса – изменчивость; во-вторых, на основании накопленных данных биологии пришли к заключению, что мощным эволюционным фактором в настоящее время является человек. И если возможность влияния вида Homo sapiens на эволюционные преобразования отдельных популяций, видов и сообществ в принципе уже не подвергается сомнению, то направленность этого влияния в подавляющем большинстве случаев остается неясной и непредсказуемой. В какой-то мере такая неясность вызывается своеобразным "принципом неопределенности": чтобы изучить механизмы эволюционных преобразований видов и популяций, человек, как правило, вынужден нарушать нормальный ход "работы" естественных группировок. В большей степени ощущается элементарная нехватка конкретных сведений о множестве различных живых организмов. Между тем даже непреднамеренное вмешательство в природу без необходимых конкретных сведений такого рода влечет за собой резкие изменения природных комплексов, на что специалисты обратили внимание уже достаточно давно (Марш, 1867). Эта нехватка оказывается и при попытке сознательного воздействия на окружающую среду (достаточно упомянуть об интродукции северного оленя с Таймыра на Аляску, массовом уничтожении воробьев и т.д.). В связи с этим надежные представления о естественной скорости преобразований природных группировок (популяций, видов и ценозов), об относительной роли различных механизмов, в том числе и антропогенного происхождения, регулирующих эту скорость, приобретают все большую и большую не только теоретическую, но и практическую ценность.

При решении таких кардинальных проблем, как динамика численности популяций и географическая изменчивость организмов, понимание факторов, определяющих генетическую структуру популяций, представляется чрезвычайно важным. Особенно дискутируется взаимосвязь между генетическим составом популяции и динамикой ее

численности (Myers, Krebs, 1974). Нетрудно понять, что решение такого рода проблем имеет не только теоретическое значение.

Эти представления могут быть получены в результате прогресса в ряде направлений, почему при разработке эволюционного учения в настоящее время и прослеживаются по крайней мере две тенденции.

Прежде всего бурно развивается и совершенствуется систематика громадного числа групп живых организмов. В первую очередь она затрагивает низшие таксономические категории. Интерес к ним понятен: поскольку жизнь на Земле представлена видами и эволюция есть процесс изменения видов (в лице их представителей – популяций), точное знание таксономического статуса многих форм совершенно необходимо, так как воздействие, оказываемое на популяцию, есть основная форма воздействия на вид, независимо от того, со стороны какого другого вида оказывается это воздействие (видовые различия в воздействии на популяции других видов носят не столько качественный, сколько количественный характер, и человек в этом отношении не составляет исключения, а наоборот, является наиболее эффективным видом). Поэтому четкое очерчивание видовых границ представляется сейчас чрезвычайно важным.

В настоящее время прогресс как в теоретической, так и в практической систематике достигается преимущественно за счет проникновения в нее современных методов изучения изменчивости живых организмов. Если на протяжении всей первой половины XXв. в систематике господствовал морфологический критерий вида и популяции, то в наши дни на смену и в дополнение традиционным описаниям "внешности" приходит комплекс признаков, включающий иммунологические отношения между изучаемыми формами, цитогенетические характеристики и т.д. В наши дни накоплено большое количество сводок, посвященных описанию кариотипов родов, семейств, отрядов, количественному и качественному составу белков крови и т.д. Но даже это внедрение современных методик не меняет методического подхода к проблеме: типологическая концепция вида и популяции все еще достаточно прочно держит умы исследователей. Разница заключается лишь в том, что в качестве признаков, характеризующих популяцию или вид, берутся не пропорции тела или окраска, как обычно, а соотношение белковых фракций, число и форма хромосом, содержание ДНК и др. Даже современная числовая таксономия (Sokal, Sneath; 1963, и др.) по сути своей остается типологической: вместо одного признака берется некий комплексный показатель, зачастую весьма абстрактный. Поэтому преодоление типологического мышления справедливо признается одной из важнейших задач современного эволюционного учения (Мауг, 1965; Baranescu, 1974): в противном случае систематика не даст адекватной картины взаимоотношений между живыми организмами на конечном таксономическом уровне, что может стать весьма серьезным препятствием при оценке темпов эволюционного процесса, в особенности микроэволюционных преобразований.

Преодоление консервативности в систематике возможно прежде всего на базе изучения изменчивости видов (Лукин, 1940; Синс-

кая, 1948; Mayr, 1944), которое в свою очередь должно основываться на изучении изменчивости популяций. Именно работы подобного рода составляют основу второго направления исследований. Идея динамического подхода к популяциям родилась давно и была впервые отчетливо сформулирована С.С. Четвериковым (1926), получив дальнейшее развитие в работах Н.П. Дубинина и Д.Д. Ромашова (1932), Райта (Wright, 1931), Фишера (Fisher, 1930), Холдена (Haldane, 1932) и многих других. С появлением этих работ исследования популяций и видов развивались в основном в двух направлениях, в чем большую роль сыграли генетики.

Уже во второй половине XIXв. биологами было накоплено достаточное количество фактов, свидетельствующих о наличии в популяции некоего набора вариантов, четко отличимых друг от друга и постоянно в популяции встречающихся. Эти варианты описывались в качестве вариететов. С появлением работ Менделя, вернее, с переоткрытием их началось исследование генетической природы отдельных морф. Поскольку проведение генетического анализа наиболее успешно осуществимо на формах, для которых характерна относительно быстрая смена поколений, количество "модельных" объектов сразу же оказалось резко ограниченным. И, несмотря на то, что теоретически место вариететов было довольно быстро осмыслено систематиками (Семенов-Тян-Шанский, 1910), генетическая природа их долгое время оставалась неясной и отдельные морфы в ряде групп еще долгое время рассматривались в качестве самостоятельных видов. Процесс переописания таксономического статуса отдельных морф продолжается и в настоящее время.

Однако для генетиков оказалось более важным использовать имеющиеся модельные объекты (преимущественно из насекомых и моллюсков) для изучения динамики популяций и таксономические проблемы отодвинулись на второй план. Выявление генетической природы отдельных признаков позволило соединить данные генетики с эволюционной теорией (Четвериков, 1926), и с этого момента началось планомерное изучение динамики популяций. Количество работ, посвященных этому вопросу, вышедших за последние десятилетия, измеряется многими сотнями, но большинство их преследует одну и ту же цель - определить эффективность естественного отбора в популяциях, используя при этом (и модернизируя) созданный математический аппарат (Fisher, 1930; Haldane, 1932).

Логическим завершением этого цикла исследований явилось математическое моделирование популяционных процессов. Несмотря на всю свою ценность, исследования подобного рода отмечаются одним существенным недостатком: они нередко оторваны от реальной действительности, так как при создании многочисленных моделей исходные параметры, характеризующие популяцию, берутся, как правило, априорно.

Даже создание нового объекта исследования, полученного на базе многих теоретических исследований, - элементарной (менделевской) популяции - в известной мере тормозит изучение популяций, так как

одна из характеристик менделевской популяции – свободное скрещивание – явление, по-видимому, достаточно редкое, и для природных популяций в большинстве случаев описываются случаи ограничения панмиксии.

Формальный подход генетиков, а в еще большей степени математиков, игнорирование многих факторов, определяющих жизнь популяции, – все это в значительной мере ограничивает, а возможно, и тормозит успешное разрешение многих вопросов, связанных с динамикой популяции (Van Valen, Pitelka, 1974).

Напротив, успешное познание закономерностей эволюционных преобразований популяций возможно лишь с привлечением многочисленных конкретных данных, характеризующих реальные природные популяции. Однако прежде чем получить необходимые сведения о природных популяциях, биологи вынуждены были составить более или менее надежные представления о границах популяций, а для этого разработать методы очерчивания популяций в природе. Использование в качестве рабочего инструмента критерия степени панмиксии сталкивается в природе с большими трудностями, и поэтому исследования многих природных популяций в большинстве случаев начинались и кончались описанием очень существенных их черт, как-то: возрастная и половая структура, плотность, численность и ее динамика и т.д. Однако уделяя большое внимание компонентам популяции, которые в значительной мере подвержены изменчивости, экологи тем не менее, как правило, не ставили себе целью четко представить с чем они имеют дело: с популяцией или ее частью, или же с группой популяций. Это прежде всего обусловлено тем, что на первом этапе своего существования экология не ставила своей задачей изучение популяций, а пыталась в общих чертах охарактеризовать отношения особей конкретных видов с окружающими их условиями существования. В силу этого многие экологические исследования были оторваны от проблем микроэволюции, хотя задолго до возникновения популяционной экологии крупнейшие авторитеты делали серьезные шаги на пути слияния этих двух самостоятельных направлений (Северцов, 1941).

Характернейшей особенностью первых эколого-эволюционных работ было то, что, описывая популяции и проявив симпатию к самому понятию "популяция", экологи вкладывали в него самый разнообразный смысл. И как следствие такой субъективности возникла целая система разных популяций, отличающаяся даже известной иерархичностью, – система, в которой опсывались самые разнообразные "популяции" – местные, локальные, географические, ландшафтные и т.д., – но при этом смысл самого термина затушевывался (Пантелеев, 1966, 1968, и др.).

Но вместе с тем, хотя и грубые, эмпирические, представления экологов о популяциях оказались более существенными для формирования представлений о скорости эволюционных преобразований, чем многочисленные формально-популяционные исследования. Было бы грубейшей ошибкой утверждать, что подобного рода исследования

препятствуют познанию эволюционного процесса или лежат в стороне от него. Но развитие популяционной генетики, как справедливо отмечал один из крупнейших авторитетов в этой области, без экологического ее осмысления бессмысленно (Ford, 1971).

Экологи-профессионалы, в особенности экологи "классического" типа долгое время оставались в стороне от эволюционных проблем. Понадобилось много лет, прежде чем стал необходимым и возможным синтез данных экологии и популяционной генетики, в чем большую роль сыграло развитие последней. В результате возникла принципиально иная ветвь экологии – популяционная экология, ставящая одной из своих задач установление и привлечение надежных конкретных данных о границах, структуре и свойствах природных популяций для определения направленности и способов воздействия на них. Эта задача сформулирована сравнительно недавно (Шварц, 1965; Lack, 1965), и, хотя в общих чертах принципы и методы эволюционной экологии сформулированы, до сих пор надежная конкретизация основных ее положений остается актуальной. Большинство конкретных данных об отдельных особенностях популяций (пространственная структура, динамика численности, скорость возобновления, генетическая структура и т.п.), лежащих в основе популяционной и эволюционной экологии, получено ("снято") с разных объектов, но наиболее ценным представляется, на наш взгляд, всестороннее изучение одного вида или группы близких видов.

Поэтому мы предприняли попытку определить степень и характер связи между экологической структурой популяции и ее генетическим составом на примере изучения близкородственных видов с тем, чтобы оценить, насколько эффективны изменения обычных экологических параметров популяции с точки зрения изучения темпов микроэволюционного процесса.

Поскольку целью работы явилось описание динамики популяций, преимущественно факторов, ее обусловливающих, мы считаем необходимым прежде всего сформулировать те представления, которые мы вкладываем в понятие "популяция".

Мы рассматриваем популяцию как форму существования вида. Эта точка зрения общепринята и находит свое отражение в многочисленных руководствах.

Далее, мы убеждены, что даже на непрерывных участках ареала границы между популяциями вполне реальны и объективны, поскольку разные популяции при прочих равных условиях находятся под различным давлением отбора. Популяционная специфичность таких явлений, как динамика численности, плотность, структура и другие, – следствие "самоочерченности" популяции. Бесспорно, что обмен особями между соседними популяциями – явление нормальное (за исключением случаев возникновения жесткой изоляции), но мера его нами не определяется, так как этот обмен в принципе не нарушает специфики популяционного генофонда.

И, наконец, последнее и наиболее существенное требование, предъявляемое к популяции (вытекающее из первого требования), – это

ее самовоспроизводство в течение неопределенно долгого промежутка времени.

Многочисленные популяционно-генетические исследования, на основе которых возникли такого рода представления о популяции, однако, не содержат никаких рекомендаций по поводу обнаружения, вернее, выделения популяций в природе, особенно если исходить из панмиксии как одного из основных популяционных свойств (эта сторона жизни популяции будет обсуждена в заключительной части работы). Поэтому определение популяционных границ до сих пор остается в пределах компетенции экологов, т.е. специалистов, работающих непосредственно в природе.

Один из факторов, определяющих границы популяции, – способность особей к перемещениям и степень стено- или эвритопности вида. Поэтому биотопической структуре популяции экологи уделяют достаточно большое внимание. Как правило, систематик, эколог или даже эволюционист, работая с выборками с участков ареала вида разной степени удаленности, различающихся преимущественно комплексом абиотических условий или же условиями ландшафтного характера, априорно исходит из того, что он сравнивает особи разных популяций. Любое сравнительно-популяционное исследование, проведенное на природном материале, характеризуется именно таким подходом. Следовательно, для наиболее тщательного анализа внутрипопуляционных процессов наиболее выгодны те объекты, те виды, границы которых наиболее легко и достоверно очерчиваются чисто традиционно экологическими средствами.

Это требование к объекту возникло достаточно давно, в результате чего подавляющее большинство популяционных исследований выполнено на нескольких модельных объектах, относящихся в основном к моллюскам и насекомым (т.е. формам относительно мало перемещающимся). Кроме того, число модельных объектов ограничивается распространенностью полиморфизма в природе, так как почти исключительно полиморфные виды могут дать обильный материал для анализа генетической изменчивости.

Далее, нельзя забывать о том, что всякого рода микроэволюционные исследования требуют значительного количества изученного материала. Легкость сбора большого числа данных – также немаловажное требование при выборе объекта. И, наконец, необходимо хотя бы грубое представление о степени и характере наследственной закрепленности отдельных признаков.

В значительной мере этим требованиям соответствуют классические объекты – дрозофила, виноградная улитка и другие, но большинство этих форм не удовлетворяет интересам эколога, так как популяции их не обнаруживают тенденции или не дают возможности выделения внутрипопуляционных группировок. В то же время экологическая структура популяции (пространственная, временна́я, этологическая и любая другая) в настоящее время рассматривается как если не обязательное, то естественное и обычное условие существования всякой популяции. Поэтому повышается интерес к формам, в преде-

лах популяций которых легко и объективно выделяются возрастные, половые, территориальные и другие группы, – млекопитающим, птицам и др. Отсутствие у многих из них четкого полиморфизма или трудность генетического анализа из-за большой длительности поколения заставляют искать новые методы обнаружения генетической гетерогенности популяции. Однако использование этих методов экологами внедряется достаточно медленно, преимущественно в силу специфики профессиональных интересов.

С этих позиций весьма удобным объектом нам представляются амфибии. Во-первых, среди этой группы полиморфизм весьма обычен. Достаточно вспомнить, что для травяной лягушки (Rana temporaria L.) наличие нескольких морф было описано уже столетие назад (Schreiber, 1875). Далее сбор обильных серий у амфибий не содержит практически никаких трудностей. Амфибии удобны также и потому, что специфические особенности морф (детали рисунка) у фиксированных животных сохраняются весьма долго, и материал не требует немедленной обработки в поле.

И, что самое важное для эколога, амфибии не проявляют в целом сильной тенденции к миграциям: индивидуальные участки, например у Anura, составляют лишь несколько десятков квадратных метров и даже меньше (Dole, 1965; Haapanen, 1970). Протяженность миграций в течение активного сезона не превышает несколько сот метров (Dole, 1967; Silverstone, 1973, и др.).

Многие виды амфибий проявляют тенденцию к размножению в одних и тех же водоемах, что при малой склонности и способности к передвижению приводит к резкой очерченности популяций. Если присовокупить к этому нередкую ограниченность постоянных и надежных мест размножения, то обнаружение популяций у многих амфибий с использованием простейших средств классической экологии представляется делом если не совсем легким, то по крайней мере вполне реальным. Поэтому при выборе объекта исследования мы остановились именно на амфибиях. Среди отечественных видов амфибий наиболее полиморфными и изученными в этом плане являются бурые лягушки (Rana s. str.), на которых основана эта работа.

Считаю своим приятным долгом принести самую горячую благодарность Л.Я. Топорковой, Ю.С. Равкину и М.М. Пикулику, предоставившим собранные ими обильные материалы, в значительной мере способствовавшие выполнению этой работы, а также Е.П. Щупак за многолетнюю дружескую помощь как при выполнении полевых экспериментов, так и при обработке материала. Но прежде всего невозможно забыть о той помощи, которую оказывал мне С.С. Шварц, до последних дней своей жизни сохранивший интерес к этой работе.

ГЛАВА 1

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На первом этапе предстояло прежде всего определить степень полиморфности выбранных для исследования видов, общность и специфику полиморфизма в пределах изучаемой группы. Поскольку ареалы бурых лягушек в пределах СССР достаточно обширны (за исключением прыткой лягушки – Rana dalmatina Bonap.), потребовались серии из разных частей ареала, с тем чтобы не выпали из поля зрения возможные редкие варианты. В то же время каждый вид должен быть максимально полно представлен для достаточно надежного выделения наиболее характерных морф. В этом плане, помимо наших сборов, существенным подспорьем оказались серии, представленные другими зоологами.

В процессе сбора материала мы столкнулись с неизбежными вопросами таксономического плана. Из-за споров о статусе отдельных форм (в особенности кавказских и дальневосточных бурых лягушек) оказалось необходимым провести специальную обработку материала по стандартной схеме, но одними и теми же руками[1]. Поэтому была изучена внешняя морфология всех бурых лягушек фауны СССР, и данные об изменчивости внешних признаков (окраска и пропорции) послужили основой для окончательного решения вопроса о статусе изученных видов. Для этого обследовались прежде всего серии взрослых животных, характеризующих вид из разных частей ареала. При этом мы исходили из того, что материал из каждой популяции должен быть представлен по крайней мере несколькими десятками особей.

Напротив, при оценке фенооблика популяции использовались серии, характеризующие животных разных возрастов, по возможности от сеголеток до наиболее взрослых, поскольку частота одного и того же фенотипа в разных возрастных группах может быть неодинакова.

Далее нами были предприняты специальные сборы, позволившие судить о стабильности фенооблика популяции. С этой целью были изучены два вида: остромордая лягушка (Rana arvalis Nilss.) и малоазиатская лягушка (Rana macrocnemis Boul.). Серии остромордой лягушки собирались на территории Ильменского заповедника в районе биостанции Миассово в 1966–1974 гг. (с перерывами), в

[1] Эта схема приведена в следующем разделе.

одно и то же время – в первой половине августа, когда в популяции завершается (или почти завершается) выход молодняка на сушу. Серии малоазиатской лягушки брались из популяции, заселяющей район оз. Верхнее (Голубые озера, Советский р-н, Кабардино-Балкарская АССР), в апреле 1970–1972 гг. и, поскольку материал собирался в период размножения, подавляющее большинство его составили взрослые особи.

И, наконец, по возможности использовался весь материал, пригодный для анализа полиморфизма отдельных половых, возрастных, биотопических и иных внутрипопуляционных групп.

Естественно, что одни и те же вопросы оказались изученными на разных видах в разной степени (конкретное распределение материала будет описано в соответствующих главах).

Нами был изучен следующий материал, собранный в различных пунктах.

Rana arvalis Nilss., 1842[1] (рис. 1)

1. Окрестности г. Киева. В сентябре 1968 г. в пойме р. Днепра студентами Киевского университета собрано 1056 экз. остромордой лягушки, преимущественно молодых. Серия представлена для обработки доцентом КГУ В.А. Межжериным.

2. Пойма среднего течения р. Хадыты (юг п-ова Ямал, 67°40 с.ш.).

1) в июле–августе 1958 г. собрано 43 взрослых экземпляра (сборы С.С. Шварца).

2) в июле–августе 1959 г. добыто 79 экз. (сборы С.С. Шварца, О.А. Пястоловой и наши).

3. Низовья р. Соби и р. Хадыты. В июле 1968 г. добыты 24 экз. (сборы С.С. Шварца и О.А. Пястоловой).

4. Окрестности с. Всеволодо-Благодатское Ивдельского р-на Свердловской обл. В июле 1971 г. добыта 41 особь (сборы сотрудника Института экологии растений и животных (Уральский научный центр) (УНУ) З.В. Кузнецовой.

5. Г. Свердловск, берег оз. Шарташ. 25–30 апреля 1974 г. нами поймано 26 взрослых самцов.

6. Близ пос. Ключи Свердловской обл. (в 40 км от Свердловска, на территории биостанции Уральского университета). Материал получен от Л.Я. Топорковой. 82 экз. собраны в июле 1962 г. Л.Я. Топорковой и студентами Уральского университета.

7. Юго-восточная окраина г. Свердловска. 47 экз. собраны в июне 1960 г. Л.Я. Топорковой.

8. Челябинская обл., Ильменский государственный заповедник, берег оз. Малое Миассово в районе биостанции Института экологии растений и животных УНЦ "Миассово". 3–11 августа 1966 г. нами было собрано 1014 экз.; в первой половине августа 1967 г. – 510, в начале августа 1969 г. – 415, 5–7 августа 1971 г. –

[1] Дата описания вида.

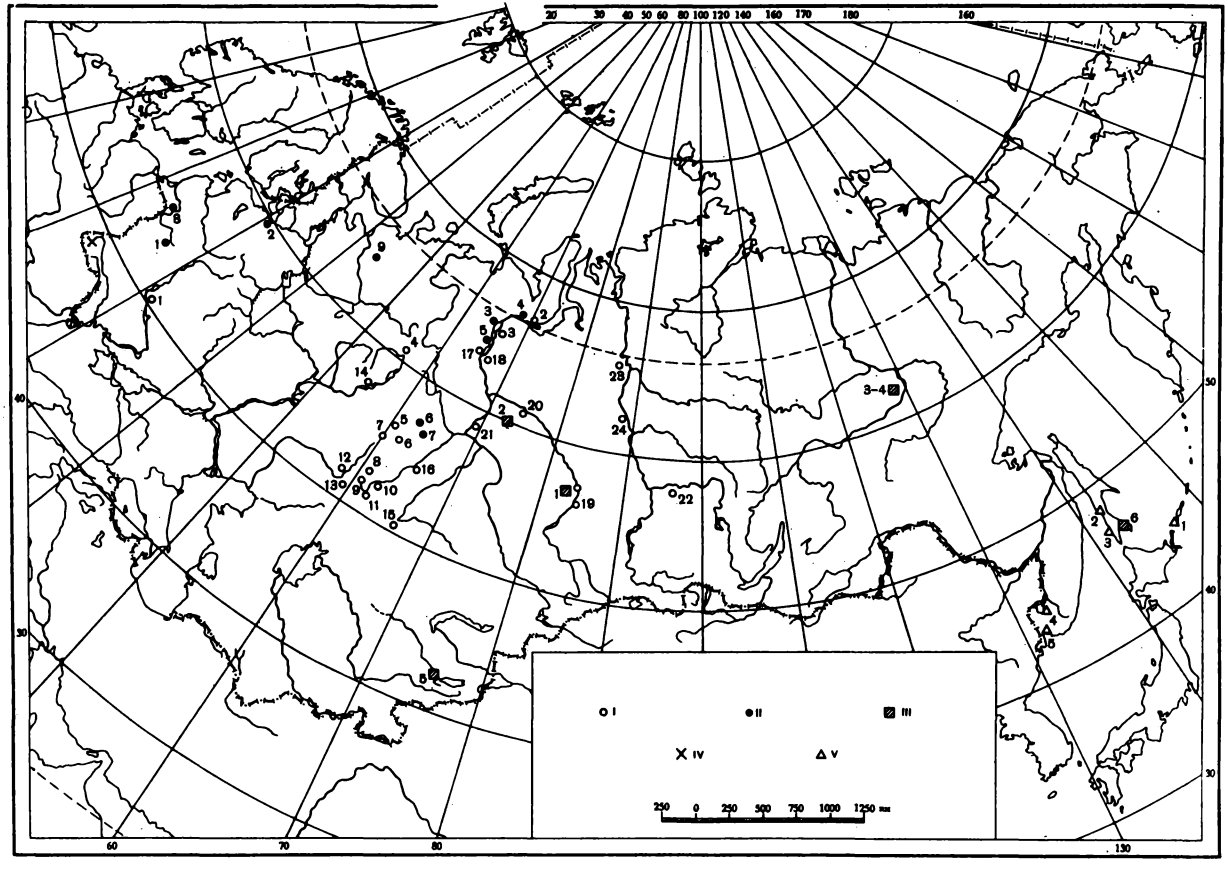

20 30 40 50 60 80 100 120 140 160 170 180 160
40
30
60 70 80 130
50
40
30
I
II
III
IV
V
250 0 250 500 750 1000 1250 km

Рис.1. Места сбора серий обследованных видов бурых лягушек.
I – Rana arvalis; *II* – Rana temporaria; *III* – Rana amurensis; *IV* – Rana dalmatina; *V* – Rana chensinensis (пояснения в тексте)

←

893 экз.; 26–28 августа здесь же сотрудник Института экологии растений и животных УНЦ В.С. Круглов по нашей просьбе собрал 472 экз. сеголеток. В середине августа 1974 г. здесь же нами добыто 130 экз.

В течение 1967–1975 гг. на территории Ильменского заповедника проводились сборы сеголеток остромордой лягушки сотрудником Института экологии растений и животных УНЦ Е.Л. Щупак[1].

Общее число собранных Е.Л. Щупак экземпляров сеголеток составило более 2000 особей.

9. Оз. Бускуль близ ст. Бускуль Кустанайской обл. Летом 1959 г. Л.Я. Топорковой собран 121 экз. остромордой лягушки.

10. Берега оз. Малые Бурли близ пос. Бурли Кустанайской обл. В июле 1960 г. Л.Я. Топорковой добыто 232 экз.

11. Окрестности пос. Баталы Кустанайской обл. Летом 1959 г. Л.Я. Топорковой добыто 294 экз.

12. Окрестности пос. Зилаирский Башкирской АССР. В июне–июле 1960 г. Л.Я. Топорковой добыто 147 особей (это единственная серия, характеризующая горную популяцию).

13. Окрестности с. Болотовка Оренбургской обл. В июне 1958 г. Л.Я. Топорковой собрано 33 особи.

14. Мордовская АССР, окрестности с. Пьжмен Кизнерского р-на Удмуртской АССР. 23–24 апреля 1975 г. Н.Г. Евдокимовым собрано 15 особей.

15. Близ ст. Черноярка Кокчетавской обл. В июле 1973 г. А. Васильевым добыто 8 особей.

16. Район пос. Сухмень Курганской обл. 5–6 сентября 1966 г. сотрудниками Института экологии растений и животных УНЦ В.Ф.Сосиным и В.Ф. Балахоновым собрано на берегу оз. Коробейка и на берегу оз. Гаврюши 469 особей. В начале сентября 1967 г. нами на берегу оз. Коробейка добыто 133 экз.

17. Березовский р-н Тюменской обл., окрестности пос. Полноват. В июле 1965 г. О.А. Пястоловой и С.С. Шварцем собрано 95 особей.

Помимо этих серий, мы имели возможность просмотреть материалы, собранные экспедициями Биологического института СО АН СССР (Новосибирск) под руководством сотрудника этого института Ю.С. Рывкина. Эти серии были собраны в следующих пунктах.

[1] Поскольку ряд исследований проводился нами совместно с Е.Л.Щупак, мы сочли возможным привлечь опубликованные и подготовленные нами к печати данные.

18[1]. Окрестности пос. Полноват Березовского района Тюменской обл. В июле – августе 1973 г. добыто 1088 особей.

19. Окрестности с. Коломино, с. Шегарка и с. Карагай (юг Томской обл.). В августе 1970 г. собрано в различных биотопах 4317 экз.

20. Район с. Ларино Александровского района (север Томской обл.). В августе 1972 г. собрано 1799 экз.

21. Район с. Уват (нижнее течение р. Иртыша) Тюменской обл. В августе 1971 г. собрано 1885 особей.

22. Низовья р. Чуны, правого притока р. Ангары (юг. Красноярского края). В августе 1971 г. собрано 647 экз.

23. Туруханский р-н Красноярского края. В 1974 г. собрано 344 экз.

24. Пойма р. Енисея, в 400 км южнее г. Туруханска. В августе 1975 г. О.В. Бурским (Биологический институт СО АН СССР) собрано 470 экз. Присланы Ю.С. Равкиным.

Таким образом, полиморфизм R. arvalis был изучен на основании просмотра почти 19 тыс. особей разных возрастов из разных частей ареала.

Rana temporaria L., 1758 (рис. 1)

1. Белоруссия, Минский р-н, с. Прилуки, 8–10 сентября 1974 г. Сборы М.М. Пикулика, 142 взрослые особи.

2. Ленинградская обл. В окрестностях пос. Мга в конце сентября 1972 г. нами добыто 108 взрослых особей.

3. Полярный Урал, окрестности ст. Собь. Летом 1958 г. собрано 43 экз., в июне 1959 г. – 38 экз. Сборы Л.Я. Топорковой и Э.А. Зубаревой.

4. Полярный Урал. Водоемы близ станции Красный Камень. Летом 1961 г. Л.Я. Топорковой собрано 38 экз.

5. Северный Урал, хребет Оббе близ ст. Кожим. В июне 1958 г. Л.Я. Топорковой собрано 24 экз.

6. Свердловская обл., окрестности пос. Ключи. В июне – июле 1963 г. Л.Я. Топорковой собрано 37 экз.

7. Свердловская обл., пойма р. Чусовой близ дер. Раскуиха. В июне – июле 1958 г. Л.Я. Топорковой собрано 46 экз.

8. Окрестности г. Вильнюса. В апреле 1971 г. собрано 8 экз.

9. Окрестности с. Слободчиково Архангельской обл. Летом 1974 г. собрано 9 экз. Сборы студентов Уральского университета.

Всего при изучении полиморфизма R. temporaria было просмотрено 493 особи.

---

[1] Здесь мы сохраняем нумерацию пунктов сбора, приведенную на рис. 1.

Rana chensinensis David., 1875
(=Rana semplicata Nik., 1918) (рис. 1)

Все сборы проведены нами (за исключением Хасанского р-на) в 1973 г.

1. 194 экз. разного возраста, собранных 7–9 сентября в районе пос. Менделеево и оз. Лагунное на о-ве Кунашир (Курильские острова).

2. 13 экз., пойманных 18 сентября в районе ст. Сокол (о-в Сахалин).

3. 15 особей, добытых 29 августа – 1 сентября в окрестностях г. Южно-Сахалинска.

4. 16 особей, добытых 8–11 сентября в районе ст. Гвоздево (Хасанский р-н Приморского края) К.А. Киспоевым.

5. 320 экз., собранных 25–27 сентября и 17 октября в пойме р. Комаровки (Приморский край).

Всего, таким образом, обследовано 558 особей R. chensinensis.

Rana macrocnemis Boul., 1895 (рис.2)

Серии этого вида собраны на Северном Кавказе.

1. Подавляющее большинство материала добыто нами в районе оз. Верхнее (одно из серии Голубых озер, расположенных на выс. 860 м над ур. м. в среднем течении р. Черека, левого притока

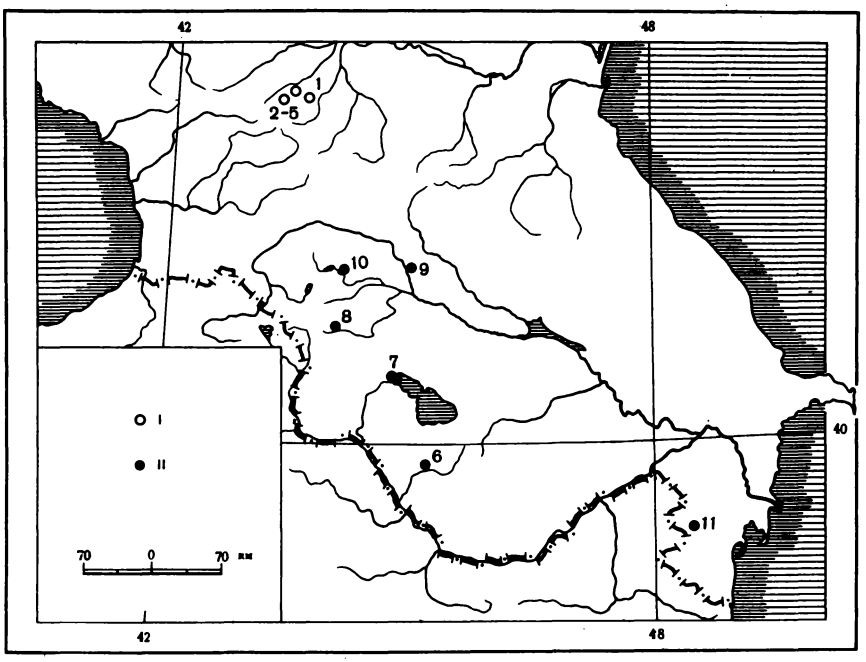


Рис. 2. Места сбора серий кавказских бурых лягушек.
I – Rana macrocnemis; *II* – Rana camerani (пояснения в тексте)

Терека). В первой половине апреля 1970 г. здесь было поймано 345 взрослых особей. В первой декаде апреля 1971 г. – 605 взрослых особей, а при проведении экспериментов весной 1972 г. (31 марта – 16 апреля) совместно с Е.Л. Щупак нами было просмотрено 1346 взрослых особей. В течение лета 1970 г. (15 июня – 15 июля) нами было собрано 1962 особи, только что прошедшие метаморфоз.

2. 59 особей, добытых 28–30 сентября 1972 г. в районе с. Верхний Баксан (среднее течение р. Баксана, левого притока Терека), на высоте 1500 м над ур. м.

3. 93 особи, добытые в зимовальном водоеме близ с. Эльбрус, в 8 км от с. В. Баксан, вверх по течению р. Баксана, на высоте 1800 м над ур. м. (29 сентября и 1 октября 1972 г.).

4. 59 экз., собранных 30 сентября 1972 г. в среднем течении р. Адыр-Су (правый приток р. Баксана), в 12 км от с. В. Баксан, на высоте 2400 м.

5. 26 особей, добытых 30 апреля и в июне 1970 г. у водоема близ с. Тегенекли (среднее течение р. Баксана, в 10 км выше с. В. Баксан) на высоте 2500 м над ур. м.

Всего просмотрено 4495 экз. малоазиатской лягушки.

Rana camerani Boul.[1], **1896 (рис. 2)**

1. В окрестностях с. Вохчаберт Абовянского р-на Армянской ССР (1300 м над ур. м) в конце марта 1971 г. нами было добыто 100 особей разных возрастов, включая однолетних. Здесь же в середине июля 1971 г. С.М. Руткевичем и С.С. Кругловым собрано 17 взрослых особей.

2. В пойме р. Дзкгнагет, в 1,5 км выше ее впадения в оз. Севан, у дер. Цовагюх (2000 м над ур. м), в сентябре 1971 г. мы собрали 1010 экз. разных возрастов. В апреле 1972 г. нами было собрано здесь 347 особей, в подавляющем большинстве взрослых. В апреле 1973 г. нами была добыта здесь 191 взрослая особь, в июне 1973 г. – 3024 молодые особи.

3. В пойме р. Манмаш (северный склон г. Арагац) при впадении ее в Манташское водохранилище (2800 м над ур. м.) во второй половине августа 1972 г. мы добыли 487 особей разного возраста.

Помимо этих материалов нами были просмотрены небольшие серии, хранящиеся в коллекциях Зоологического института АН СССР, собранные И.С. Даревским.

4. 18 экз., добытых на берегу оз. Сагамо (Южная Грузия) 17 июля 1973 г.

5. 9 экз., пойманных близ г. Степанаван (Армянская ССР) 15 июля 1967 г.

---

[1] Нумерация на рис. 2 относится к обеим формам кавказских бурых лягушек.

6. 12 экз., собранных И.С. Даревским и Н.Н. Щербаком в Азербайджанской ССР; 7 особей близ с. Шефекли 22–25 мая 1974 г. и 5 особей – с. Билясар, Астаринский р-н, 1 июня 1974 г.

Всего нами было обследовано 5215 экз. закавказской лягушки, а вместе с малоазиатской полиморфизм и морфология кавказских бурых лягушек были изучены на 9710 особях.

Rana dalmatina Bonap. (см. рис. 1)

В окрестностях г. Ужгорода 14–26 сентября 1972 г. нами добыто 275 экз.

Rana amurensis Boul., 1886
(=Rana cruenta Pall.) (см. рис. 1)

1. 31 экз. вместе с Rana arvalis, добытых Ю.С. Равкиным в августе 1970 г. в Томской обл.
2. 100 экз. также вместе с Rana arvalis, собранных Ю.С. Равкиным в августе 1972 г.
3. 21 экз., добытый в 1971 г. в 20 км от Якутска Н.Г. Соломоновым.
4. 112 особей, собранных Е.Н. Климовской в августе 1974 г. в районе Якутска.
5. 114 экз., собранных А.И. Токтосуновым в мае 1972 г. в окрестностях г. Фрунзе.
6. 34 особи, добытые нами вместе с Е.Л. Шупак 29 августа – 1 сентября 1973 г. в окрестностях г. Южно-Сахалинска (о. Сахалин).

Всего просмотрено 412 экз. сибирской лягушки.

Таким образом, примерно на 30 тыс. особей были проанализированы полиморфизм и морфология бурых лягушек отечественной фауны.

Подавляющая часть животных добыта ручным выловом. Исключение составляют серии Rana arvalis и Rana cruenta, собранные Ю.С. Равкиным. Этот материал собирался параллельно со сбором мышевидных грызунов с помощью ловчих цилиндров, врытых в землю и наполненных частично 4-процентным раствором формалина. Промежутки между цилиндрами перегораживались заборчиками из полиэтиленовой пленки (Равкин, Лукьянова, 1972; Охотина, Костенко, 1974).

Сходная методика используется и при учете численности амфибий (Glowacinski, Witkowski, 1970). Поскольку ловчие цилиндры функционировали довольно длительное время (июль–август 1970–1973 гг.), в них попадались особи разных возрастов. Более того, в связи с тем, что в процессе учета мышевидных грызунов, проводившегося Ю.С. Равкиным с сотрудниками, цилиндры и заборчики устанавливались в разных биотопах, представленные серии оказались вполне пригодными для анализа размещения одних и тех же морф по биотопам.

Весь собранный нами материал первоначально в течение суток фиксировался 2–3–процентным раствором формалина и затем переносился в 70–градусный спирт. У всех прошедших через наши руки особей определялся размер тела (длина тела в мм), пол и описывался фенотип. Кроме того, из имеющегося материала были отобраны типовые серии, преимущественно взрослых особей, для анализа пропорций тела изучаемых видов. Эти данные послужили основой при решении вопроса о таксономическом статусе рассматриваемых форм.

Поскольку существенным представлялось изучение возрастной структуры популяций, полезно было бы провести определение абсолютного возраста животных. Однако надежного способа определения возраста амфибий, по крайней мере на массовом материале, не существует. К тому же подавляющее большинство серий было собрано в сжатые сроки; кроме того, разные возрастные группы в известной мере обитают в разных биотопах или в разное время приступают к размножению. Поэтому мы ограничились анализом кривых распределения длины тела.

Поскольку основное внимание было уделено встречаемости одних и тех же морф в разных популяциях или в разных возрастных группах, в качестве критерия согласия использовался критерий χ^2 (хи-квадрат) и нуль-гипотеза отвергалась при $P \geqslant 0{,}05$.

ГЛАВА 2

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИМОРФИЗМА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Полиморфизм – явление далеко не редкое, и степень его встречаемости и изученности является в какой-то мере функцией любознательности и внимательности исследователя. Самое грубое представление о нем можно почерпнуть практически из любой монографической фаунистической сводки, основанной на серийном материале, поскольку ни одно современное серьезное описание невозможно без упоминания о внутривидовой изменчивости. Амфибии, в том числе бесхвостые, в этом плане не составляют исключения.

В тех частях ареалов лягушек, где удавалось собрать более или менее значительные серии в пределах ограниченного региона, их полиморфизм был описан достаточно давно, задолго до возникновения самого понятия. Не случайно уже Шрейбером (Schreiber, 1875) были описаны отдельные морфы для Rana arvalis Nills. и Rana temporaria L. Напротив, случайные сборы отдельных экземпляров или небольшие серии, охватывающие малый диапазон изменчивости, при обработке наводили на мысль о существовании большего числа видов, чем предполагалось ранее. Примером может служить описание отдельных морф леопардовой лягушки (Rana pipiens Schr.) в качестве самостоятельных видов – Rana kandiyohi и Rana burnsi (Weed, 1922). Это взаимодействие двух тенденций в систематике прослеживается и в настоящее время и может быть проиллюстрировано на многих примерах. Но в любом случае полиморфизм так или иначе остается отображенным, так как всякий фаунист при составлении региональной или групповой сводки обязан дать описание изменчивости по крайней мере в пределах рода.

Роль изучения полиморфизма в микроэволюционных исследованиях очевидна (Ford, 1964), особенно в многочисленных популяционно-генетических исследованиях. У многих форм, в том числе у бесхвостых амфибий, изучение его диктуется и иными соображениями: общность проявления полиморфизма нередко затушевывает различия между видами и препятствует правильному диагнозу (Lynch, 1966). Но во всех случаях остается необходимость ответа на вопрос: каков смысл полиморфизма? Ответ может быть получен разными путями – как изучением биологических особенностей отдельных морф (адаптивность полиморфизма), так и определением степени полиморфности крупных таксономических единиц, экологически разнородных (родов, семейств и т.д.). Для ряда представителей бесхвостых

амфибий полиморфизм нередко объясняется с позиций учения о криптизме (Milstead et.al., 1974; Merrell, 1965, и др.).

Если подходить к полиморфизму с этих позиций, то естественно ожидать, что для многих видов бесхвостых земноводных, обитающих в сходных условиях существования, проявление его должно быть в значительной мере общим. Поэтому мы предприняли попытку составить представление о распространенности полиморфизма в пределах отряда Anura. При этом, если специального упоминания в видовых описаниях о полиморфизме не было, придавалось значение описаниям типа "у большинства особей спина покрыта темными пятнами" (предполагалось, что часть особей, следовательно, лишена пятнистого рисунка спины). Поскольку общий фон окраски и рисунок спинной стороны в известной мере гармонируют с фоном окружающей среды, внимание в первую очередь обращалось не только на вариации рисунка спины, но также и на характер пигментации горла и брюха.

В результате соответствующего анализа были выделены следующие группы прерывисто варьирующих признаков.

I. *Пятнистость спины*

1. На спине присутствует более или менее обычный для вида набор темных (на светлом фоне) или светлых (на более темном фоне) пятен.
2. Количество пятен заметно уменьшено.
3. Пятна отсутствуют, спина окрашена равномерно.
4. Пятна сливаются в более крупные или в полосы.
5. Пятна дробятся на большое количество мелких ("крап").
6. Форма характерного для вида пятна (или рисунка) прерывисто варьирует.

II. *Светлая дорсомедиальная полоса*

7. Отсутствует.
8. Присутствует.
9. Широкая.
10. Узкая.

III. *Дорсолатеральные полосы*

11. Светлые.
12. Темные.
13. Отсутствуют.

IV. *Пигментация горла*

14. Отсутствует (горло "чистое").
15. Равномерная (горло серое или черное).
16. Неравномерная (горло пятнистое).

V. *Пигментация брюха*

17. Отсутствует (брюхо светлое, без пятен).
18. Равномерная (брюхо серое, темное).
19. Неравномерная (брюхо пятнистое).

VI. *Структура кожи спины*

20. Кожа гладкая, небугристая.
21. Кожа покрыта хаотически разбросанными бугорками.
22. Бугорки расположены рядами.

Представления о полиморфизме бесхвостых амфибий, полученные на основании сопоставления работ, посвященных систематике и морфологии этого класса, оказалось возможным расположить в виде таблицы (табл. 1). Естественно, в нее не вошли мономорфные виды. И хотя она охватывает лишь около 5% мировой фауны бесхвостых земноводных, приведенные в ней данные, на наш взгляд, достаточно полно характеризуют общность проявления полиморфизма в разных группах отряда Anura. Эта таблица могла бы быть существенно увеличена, но, по-видимому, получить принципиально новые данные при этом вряд ли удалось бы. Кроме того, в таблицу не вошли виды, полиморфизм которых достаточно хорошо изучен, но не имеет аналогов у других видов, – например Acris crepitans, у которой варьирует цвет (Pyburn, 1961 a, b). Во избежание различного рода номенклатурных разногласий, родовые названия мы приводим не по авторским описаниям, а по последнему списку мировой фауны амфибий, составленному Горхэмом (Gorham, 1974).

Собранные в таблице сведения свидетельствуют прежде всего о том, что среди Anura рисунок спины и степень пигментации горла и брюха сильно варьируют. При этом ряд групп обнаруживает параллельный полиморфизм. Он характерен, например, для родов Hyperolius (Laurent, 1965; Schiøtz, 1971), Phrynobatrachus (Stewart, 1974), Phrynohyas (McDiarmid, 1968), Eleutherodactylus (Lynch, 1966), Crinia (Straughan, Main, 1966) и многих других.

Сходный полиморфизм отмечается не только у таксономически близких форм, но и удаленных, зато близких экологически (Milstead et al., 1974). Однако несмотря на широкое распространение полиморфизма в пределах отряда Anura, механизмы, его контролирующие и поддерживающие, в популяциях во многих случаях не определены.

Задачей первостепенной важности является определение степени генетической детерминированности перечисленных фенотипических особенностей. Генетическая природа отдельных морф установлена на сравнительно небольшом количестве видов. Мур (Moore, 1942) был первым, кто показал на Rana pipiens, что резкое редуцирование рисунка спины обусловлено действием доминантного гена burnsi. Дальнейшими исследованиями было установлено, что степень развития или редукции рисунка верха тела у этого вида обусловлена эффектом дозы гена и действием внешних факторов, когда локус burnsi действует как простой доминант при высоких температурах среды, а фенотипическая изменчивость гетерозигот зависит от действия внешних факторов (Davison, 1961, 1964; Merrell, 1972, и др.).

Для Rana pipiens установлено также, что замена обычного пятнистого рисунка (spotted frog) сложным мозаично-крапчатым (mottled frog) определяется действием другого доминантного гена – "kandiyohi" (K), не сцепленного с геном B ("burnsi") (Volpe, 1955, 1956, 1960, 1961a, 1961в; Anderson, Volpe, 1958; Gill, 1970).

Для ряда видов установлено, что наличие светлой дорсомедиальной полосы определяется действием полностью доминантного ауто-

Таблица 1

Варьирование фенотипических особенностей у некоторых представителей отряда Anura (пояснения в тексте)

Семейство	Род	Вид	I					II					III			IV		V				VI			Источник сведений
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
RHACOPHORIDAE	Rhacophorus	everetti Boul.						+											+		+				Inger, 1966
		fasciatus Boul.																	+		+				Он же
		harrisoni Ing.Hail	+		+																				”
		macrotis Boul.	+		+	+																			”
		rufipes	+		+																				”
		leucomystax (Grav.)	+		+	+		+								+		+							Liu, 1950
		dugritei (David)	+		+														+		+				Он же
		bambusicola (Barb.)	+	+															+		+				”
		omeimontis (Stejn.)	+			+	+																		”
		pardalis Günt.	+		+																				Inger, 1954
		appendiculatus (Günt.)	+		+																				Он же
		surdus (Peters)	+		+																				”
	Philautus	acutirostris (Pet.)	+		+												+	+							”
		alticola Ahl.														+		+							”
		longocrus (Boul.)														+		+	+	+	+				”
		schmakeri (Boul.)																		+	+				”
		spinosus (Taylor)	+	+																					”
		williansi (Taylor)	+		+																				”
		airifasciatus (Schl.)			+			+								+		+	+		+				Inger, 1966
		gauni Inger						+	•																Он же
DENDROBATIDAE	Colostethus	taeniatus (And.)			+	+													+		+				Edwards, 1974
		infraguttatus (Boul.)													+										Он же
		vertebralis (Boul.)											+		+										”

Таблица 1 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	I					II				III			IV		V			VI			Источник сведений
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
BUFONIDAE	Bufo	debilis Girard	+				+																		Bogert, 1962
		kellogi Taylor	+		+	+																			Он же
		bufo minschanicus Stejn.																	+		+				Liu, 1950
		biporcatus Boul.	+		+																				Inger, 1954
		marinus L.																	+		+				Он же
		quadriporcatus Boul.																	+		+				Inger, 1966
		asoer Grav.														+		+							Он же
		melanostictus Schn.																	+		+				"
	Cacophryne	borbonica (Tsch.)	+			+																			"
	Pelophryne	breviceps (Peters)	+			+																			Inger, 1966
		misera (Mocq.)	+		+																				Он же
	Atelopus	balios Peters																	+		+				Peters, 1973
		bomolochos Peters	+		+											+		+							Он же
		ingescens (Corn.)														+		+							"
		longirostris Cope	+			+			+	+															"
		pachydermus (Schmidt)	+	+	+											+		+	+		+				"
MICROHYLIDAE	Microhyla	ornata Dum.& Bib.				+	+																		Liu, 1950
	Kaloula	rugifera Stejn.	+	+												+	+								"
		macroptica Liu	+			+	+																		"
		verrucosa Boul.			+	+	+																		"
		baleata Müll.	+			+	+																		Inger, 1954
		picta Dum. & Bib.	+			+	+																		Он же
		conjuncta Peters	+				+																		"

Таблица 1 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	I					II				III			IV		V			VI			Источник сведений
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
MICROHYLIDAE	Calluella	brroksi (Boul.)	+			+										+		+	+		+				Inger, 1966
	Kalophrunus	intermedius Ing.	+		+																				Он же
		punctatus Peters	+		+																				”
		subterrestri Peters																	+		+				”
		pleurostigma Tsch.	+			+																			Inger, 1954
	Chaperina	fusca Mocq.	+		+																				Он же
	Oreophryne	annulata Stejn.						+																	”
HYLIDAE	Hyla	peroni (Tschudi)	+		+																				Moore, 1961
		ewingi Dum.& Bib	+		+				+	+															Он же
		lesueuri Dum. & Bib.	+		+																				”
		latopalmata Günt.				+	+																		”
		freycineti (Tsch.)	+			+										+	+								”
		nasuta (Gray)	+		+	+																			”
		aurea (Lesson)							+	+															”
PELOBATIDAE	Megophrys	hasselti (Müll.)																	+		+				Inger, 1954
		minor Stejn.	+		+																				Liu, 1950
		monticila Kuhl																	+	+	+				Inger, 1954
	Leptobrachium	gracilis Günt	+		+																				Inger, 1966
	Nesobia	mjobergi (Smith)						+												+	+				Он же

Таблица 1 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	I					II				III				IV			V			VI			Источник сведений
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
LEPTODACTYLIDAE	Crinia	georgiana (Tsch.)	+	+	+	+																+	+	+	Main, 1965
		insignifera Main	+	+	+	+																+	+	+	Он же
		glauerti Lov.	+	+	+	+																			"
		pseudinsignifera Main	+	+	+	+																			"
		signifera Girard	+		+			+															+	+	Moore, 1961
		haswelli Fletch.							+	+															Он же
	Pseudophryne	bibroni Günt.															+	+							"
	Mixophies	fasciolatus Günt.	+	+	+											+		+							"
	Lechriodus	fletcheri	+		+																				"
	Adelotus	brevis (Günt.)	+		+				+	+															"
	Heleioporus	australiacus (Shaw)	+		+																				"
	Neobatrachus	pictus Peters							+	+															"
	Limnodynastes	dorsalis (Gray)	+		+																				"
		peroni (Dum. & Bib.)							+	+															"
		tasmaniensis Günt.							+	+															"
		fletcheri Boul.														+		+							"
	Eleuthero-dactylus	bransfordii (Cope)	+		+			+	+	+	+	+	+		+								+	+	Savage, Emerson, 1970
		ricordii (Dum.& Bib.)							+	+															Volpe, 1961b
	Leptodactylus	pustulatus (Pet.)														+	+	+	+	+	+				Heyer, 1970
		andreae Müll.	+		+	+			+	+		+	+		+										Heyer, 1973
		bokermanni Heyer	+		+	+			+	+			+		+										Он же
		hylaedactylus (Cope)	+		+	+			+	+			+		+	+		+							"
		marmoratus (Fitz.)	+		+	+							+		+	+		+							"

Таблица 1 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	I						II				III			IV			V			VI			Источник сведений
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
RANIDAE	Rana	pretiosa Bai.& Gir.	+	+	+																				Turner, 1959
		sylvatica Le Conte							+	+															Wright, Wright, 1949
		boyeli Baird	+		+												+	+							Zwiefel, 1955
		muscosa Camp.	+		+	+	+									+		+							Он же
		tarahumarae Boul.															+	+							”
		pueblae Zwiefel														+		+							”
		pipiens Schr.	+	+	+		+																		Moore, 1942, Volpe, 1955
		laticeps Barb.														+		+							Inger, 1966
		paramacrodon Ing.							+	+															Он же
		blythi Boul.							+	+															”
		cancrivora Grav.	+			+													+		+				”
		chalconota (Pet.)	+		+														+		+				”
		glandulosa Boul.																							”
		kuhli Dum. & Bib.	+		+											+		+							”
		adenopleura Boul.	+		+				+	+															Liu, 1950,
		pleuraden Boul.	+	+					+	+															Он же
		phrynoides Boul.	+		+																				”
		chaochiaoensis Liu	+		+														+		+	+	+		”
		andersonii Boul.														+	+		+	+					”
		margaretae Liu	+		+																	+	+		”
		nigromaculata Hall.	+			+			+	+	+	+													Liu, 1950, Moriya, 1952
		limnocharis Wiegm.				+	+		+	+															Liu, 1950 Inger, 1954
		guentheri Boul.	+		+											+		+							Liu, 1950
		macrodon Dum.& Bib.	+	+					+	+												+	+		Inger, 1954
		microdisca Boetg.	+	+									+		+										Он же
		parva Taylor	+		+																				”
		everetti Boul.	+		+																				”

Таблица 1 (окончание)

Семейство	Род	Вид	I						II				III			IV			V			VI			Источник сведений
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
RANIDAE	Rana	signata (Günt.)	+		+														+		+				Inger, 1954
		nicobariensis (Stoliszka)	+		+														+		+				Он же
		arvalis Nilss.	+	+	+	+			+	+						+		+	+		+	+	+		Dely, 1953
		temporaria L.	+	+	+	+	+									+		+	+		+	+	+		Schreiber, 1875
		camerani Boul.	+	+					+		+														Boulenger, 1898
		macrocnemis Boul.	+	+	+				+		+														Он же
	Ooedozyga	laevis (Günt.)	+		+	+																			Inger, 1954
	Staruois	natator	+		+																				Он же
		mantzorum (David)														+		+							Liu, 1950
		tuberilinguis Boul.														+		+							Inger, 1966
	Amolops	cavitimpanum (Boul.)	+		+																				Он же
		jerboa (Günt.)														+		+							Inger, 1966
	Platymantis	corrugatus (Dum.)	+		+											+		+	+		+				Inger, 1954
		meyeri (Günt.)							+	+			+		+										Он же
		subterrestris (Tayl.)														+		+							"
		guentheri (Boul.)							+	+			+		+										"
		polillensis (Tayl.)														+		+							"
		hazelae (Tayl.)	+		+				+	+															"

сомного гена "striata". Для Eleutherodactylus ricordii эта наследственная обусловленность отмечена Гойном (Goin, 1947). Она также описана для Rana limnocharis (Moriwaki, 1953), Rana nigromaculata (Moriya, 1952), Discoglossus pictus (Lantz, 1957), Rana sylvatica (Browder et al., 1966), Rana arvalis (Dely, 1964; Curry-Lindahl, 1956; Stugren, 1966). У Rana nigromaculata пигментация на брюхе определяется рецессивным геном (Moriya, 1952).

Аналогичное исследование отсутствия рисунка и спинной полосы отмечается и для Chiasmocleis panamensis (Nelson, 1972), представителя совсем другой группы – сем. Microhylidae. Характерный полиморфизм Rhacophorus leucomystax (даже в потомстве одной кладки встречаются одноцветные, пятнистые и полосчатые особи, с поперечным пятном между глаз или с V– образным позади глаз, либо без этих рисунков) определяется, по–видимому, действием нескольких генов (Church, 1963).

В целом развитие всей окраски (включая общий тон и плотность пигментации) определяют не менее шести генов (Husson, Chaudonneret, 1961). В то же время отдельные детали контролируются более простыми генетическими системами, – как правило, одной парой аллелей. Это относится не только к возможности появления специфического рисунка, но и к особенностям окраски. Наиболее изучены в этом отношении лягушки–сверчки – Acris crepitans. Для этого вида характерна полоса зеленого, красного или серого цвета и показано, что наличие зеленой или красной полосы определяется действием двух доминантных генов (Pyburn, 1961a, 1961b), причем полиморфизм по окраске характерен даже для личинок этого вида (Regan, 1969).

Такого же рода полиморфизм характерен и для квакши – Hyla regilla, в популяциях которой встречаются коричневые, серые и зеленые особи, нередко с красными пятнами, причем зеленая окраска определяется действием двух доминантных генов, а красная – одним рецессивным (Lyerla, Jameson, 1968).

В то же время имеются указания и на то, что степень выраженности у Acris crepitans окраски спинной полосы определяется размерами несущих соответствующие пигменты клеток и генетическая специфика морф может затушевываться (Gray, 1972).

Наследование особенностей окраски одной парой аллелей показано также на представителях австралийских лептодактилид рода Crinia (Main, 1961, 1965a,b; Straugha, Main, 1966).

Все эти данные важны прежде всего потому, что достаточно надежно свидетельствуют о генетических различиях морф и делают морфологический полиморфизм Anura надежным инструментом для популяционно–экологических исследований. Во–вторых (что, возможно, еще более важно), высокая общность проявлений полиморфизма в отряде Anura и общность характера наследования одних и тех же черт у изученных в этом отношении видов делают весьма вероятным такое же или аналогичное наследование тех же черт у видов, еще не изученных. На фоне того, что у представителей различных

семейств (Hylidae, Microhylidae, Ranidae, Rhacophoridae, Leptodactylidae) одна и та же особенность обусловливается действием если не одного, то по крайней мере сходных генов, трудно ожидать, что один и тот же признак у близких видов (например, полоса у Rana arvalis, Rana camerani, Rana amurensis) будет определяться принципиально различными механизмами.

Напротив, накопленные к настоящему времени сведения представляются достаточными для того, чтобы говорить, что параллельный полиморфизм Anura контролируется весьма близкими генетическими механизмами у большинства представителей отряда. В то же время закономерно ожидать, что даже в пределах вида одна и та же фенотипическая особенность может контролироваться разными локусами. Спинная полоса у Plethodon cinereus, например, в одних популяциях обусловливается действием доминантного локуса, в других – рецессивного (Highton, 1975).

Но в любом случае остается весьма вероятной генетическая обусловленность полиморфизма амфибий, и сходность его проявлений в разных группах заставляет думать, что характер генетической закрепленности внешних особенностей отдельных морф также весьма сходен, а распределение морф в пределах вида и популяции является отражением генотипической специфики популяций и внутрипопуляционных групп.

Совершенно в иной степени изучены механизмы поддержания полиморфизма в популяциях. Представления о них могут быть получены прежде всего с помощью анализа распределения морф по ареалу вида. Неравномерность распределения их весьма обычна и для амфибий отмечена многими авторами (Martoff, Humphries, 1959; Church, 1963; Main, 1965; Inger, 1966; Stugren, 1966; Browder et al., 1966; Merrell, 1970; Fischbeck, Underhill, 1971; McKinnell, Dapkus, 1973; Pace, 1974, и др.), но причины специфичности распределения морф нельзя считать достаточно изученными.

Толкования этого распределения могут быть самыми разнообразными. В простейшем случае они сводятся к действию генетико-автоматических процессов (дрейф генов). Исключительно с этих позиций объяснялось распространение формы striata у Rana arvalis (Stugren, 1966). Хотя работа Стугрена и охватывала 78 участков ареала остромордой лягушки, но многие из них были представлены единичными экземплярами. Разумеется, такой материал не позволяет составить даже приблизительно представление о закономерностях распределения морф по ареалу. Как отмечает Мильстэд с соавторами (Milstead et al., 1974), большее распространение получило объяснение распределения морф с позиций учения о криопизме. Так, различная криптическая ценность морф допускается у лесной лягушки – Rana sylvatica (Fishbeck, Underhill, 1971) и у леопардовой – Rana pipiens (Merrell, 1965). В то же время некоторые авторы отмечают равную криптическую ценность отдельных морф (Stugren, 1966).

По-видимому, для многих видов амфибий, особенно ведущих сумеречный образ жизни, криптизм окраски оценить чрезвычайно трудно,

так как общий фон окраски может меняться в значительной степени в зависимости от освещенности и влажности субстрата. По крайней мере, нет надежных экспериментальных доказательств о различной криптической ценности морф бесхвостых земноводных.

Интересную гипотезу о поддержании полиморфизма в популяциях Anura предложил Мильстэд с соавторами (Milstead et al., 1974). Согласно их точке зрения, полиморфизм может поддерживаться и апостатическим отбором – давлением со стороны хищников, поедающих "привычные" морфы. В пользу своего предположения авторы приводят ряд косвенных доказательств, в том числе и интересное наблюдение Венделькена (Wendelken, 1968, цит. по Milstead et. al., 1974), показавшего, что краснополосые особи Acris crepitans при приближении хищника быстрее уходят в воду и в меньшей степени поедаются птицами. Однако упомянутые авторы справедливо указывают, что и в этом случае конкретных экспериментальных данных, подтверждающих их гипотезу, нет и она требует проверки. В то же время факт, приводимый Венделькеном, можно отнести к категории случаев разной выживаемости отдельных генетических вариантов, т.е. различного адаптивного значения морф в широком понимании этого термина. Как справедливо отмечает Меррелл (Merrell, 1972), генетический полиморфизм описан у очень большого числа самых разнообразных видов, но адаптивное значение его понятно пока еще слабо. Составить представление о нем можно прежде всего на основе параллельного полиморфизма в пределах группы видов.

Мэн (Main, 1965) на примере австралийских Leptodactylidae показал, что в зонах с постоянным климатом (влажные леса и горы, пустыни и полупустыни) обитают виды, для которых полиморфизм не характерен, а в зонах с меняющимся климатом (сезонно аридные области) полиморфные виды обычны. Естественно, что это можно объяснить только разной экологической ценностью отдельных морф и мономорфность видов в зонах с постоянным климатом может быть следствием непосредственного отбора в пользу наиболее приспособленных морф.

Анализируя полиморфизм более чем 30 видов рода Phrynobatrachus, Стюарт (Stewart, 1974) показала, что параллельный полиморфизм характерен для видов, обитающих в одной и той же ландшафтной зоне (саванны или влажные леса), но морфы, характерные для видов одной зоны, не встречаются у видов другой зоны.

В принципе представление о соответствии полиморфизма окраски многообразию условий среды довольно распространено (Nevo, 1973; Milstead et al., 1974). Оно находит свое подтверждение в ряде специальных исследований. Для лягушки-сверчка (Acris crepitans) установлено четкое изменение частот и встречаемости краснополосых и серополосых особей в пределах одного водоема: к осени количество краснополосых уменьшается, а серополосых – увеличивается. Весной картина меняется в обратную сторону (Pyburn, 1961). Предполагается, что селективная ценность морф меняется в связи с изменением количества прибрежной (водной) растительности и ее цвета,

что вполне закономерно происходит в течение вегетационного сезона. В тех популяциях, где эти изменения биотопа выражены менее резко, сезонная изменчивость частот морф проявляется также в меньшей степени (Isaacs, 1971).

Дополнительные исследования позволили установить, что даже близко расположенные водоемы с разным цветом субстрата характеризуются разным и специфичным, сохраняющимся на протяжении ряда лет, несмотря на сезонную динамику, соотношением цветов морф (Nevo, 1973).

Для Acris crepitans и A. grillus установлена клинальная географическая изменчивость частот цветных форм, в ряде районов хорошо скоррелированная с климатическими градиентами, и обнаружены различия между морфами по сопротивляемости заболевания в наземный период (Nevo, 1973). Значительная корреляция частоты одной из морф с высотой над уровнем моря описана и для Eleutherodactylus bransfordii (Savage, Emerson, 1970[1]). На примере ряда видов рода Crinia установлено, что одна из морф (максимальное развитие пигментации на спине), встречающаяся у всех полиморфных видов, более других морф приспособлена к размножению при относительно высокой температуре среды (Straughan, Main, 1966).

В то же время для некоторых видов, например для Rana sylvatica, не обнаруживается корреляции частот морф с сезоном года, характером местообитания и т.д. (Fishbeck, Underhill, 1971), в силу чего и привлекается, хотя и предположительно, учение о криптизме.

Для некоторых видов (например, Hyla regilla) описан несколько иной механизм поддержания полиморфизма. Частота зеленых морф максимальна весной, красный и серых – летом и осенью. При этом при растянутости периода размножения в конце его частота зеленых морф повышается (разное время размножения отдельных морф). Но в силу того, что в разные сезоны года направление отбора неодинаково (смертность зеленых морф у молодых повышена), в популяции поддерживается стабильное соотношение морф (Jameson, Pequegnat, 1971).

Анализируя полиморфизм по локусу B (фенотип burnsi и дикий тип), Меррелл и Роделл (Merrell, Rodell, 1968) установили, что потомство из различных скрещиваний (гетерозиготных по локусу B с гетерозиготными или же с диким типом) развивается и растет до метаморфоза с одинаковой скоростью. Это не позволяет доказать преимущество гетерозигот[2], а также приводит авторов к мысли, что

---

[1] В то же время Сэвэдж и Эмерсон, не располагая конкретными данными об адаптивной ценности отдельных морф, полагают, что частота их везде скоррелирована с количеством света в лесной растительности, и отдельные особенности морф рассматриваются опять-таки с позиций учения о криптизме.

[2] Оценить степень преимущества гетерозигот по полиморфному признаку у Anura чрезвычайно трудно, так как большинство особенностей морф контролируется, как отмечалось выше, специфичными доминантными генами.

полиморфизм по этому локусу поддерживается сезонными сдвигами давления отбора (весной в популяции частота фенотипа "burnsi" примерно вдвое выше, чем перед уходом на зимовку). Авторы определили, что частота аллеля B осенью в популяции равна 0,028, а весной – 0,043. Таким образом, во время замовки отбор идет против дикого типа. В то же время Гилл (Gill, 1970) показал, что потомство самок, гетерозиготных по локусу K (фенотип kandiyohi), в период эмбриогенеза выживает лучше потомства самок дикого типа и гетерозиготных по локусу. В независимо от отцовского генотипа. Таким образом, поддерживается полиморфизм по локусу K.

Имеются также частные данные, показывающие селективную ценность отдельных морф. Так, у индийского вида Rana cyanophlicta Schn. 8–12% особей обладают двумя сросшимися позвонками, что обусловливается действием одного доминантного гена. У таких особей при повышении температуры воды до 40° в течение 48 часов выживает до 24–56% икры, в то время как у нормальных особей выживает лишь 0–19% икры (Dasgupta, Grewal, 1968).

Таким образом, приведенные здесь, хотя и немногочисленные, данные позволяют с уверенностью полагать, что основной механизм, поддерживающий полиморфизм в популяциях Anura, – различная приспособленность отдельных морф и соответствующее направление и давление отбора.

Безусловно, накопление подобного рода данных необходимо, так как оно в значительной мере обусловливает развитие популяционной экологии. Но, как уже отмечалось, в развитии этой дисциплины необходимо и всяческое изучение структуры популяции. Мэррелл (Merrell, 1968) совершенно справедливо замечает, что для того чтобы оценить роль дрейфа генов или давление отбора, необходимо изучение структуры популяции. Кроме того, как известно, структура популяции сама может выступать в качестве фактора, определяющего генетический состав. Поэтому, опираясь на данные о распространенности полиморфизма и о наследственной обусловленности особенностей отдельных морф, можно привлечь полиморфизм Anura для решений ряда эколого-эволюционных проблем. Но обсуждению соответствующих вопросов мы считаем необходимым предпослать разбор таксономического статуса изученных нами отечественных видов Anura и описание полиморфизма бурых лягушек фауны СССР.

ГЛАВА 3

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БУРЫХ ЛЯГУШЕК

Состав фауны бурых лягушек СССР до сих пор остается предметом дискуссий между герпетологами. В первую очередь это касается количества видов[1]. Несмотря на то, что на протяжении всей истории отечественной герпетологии описывались новые виды (Rana middendorffii, Rana muta, R. zografi и т.д.), в наиболее крупных сводках общее количество видов бурых лягушек для территории СССР не превышало 6–7.

Так, А.М. Никольский (1905, 1907) выделял 6 видов в этой группе рода Rana: R. agilis Thomas (ныне R. dalmatina Bonap.), R. amurensis Blgr., R. arvalis Nilss., R. camerani Blgr., R. temporaria L. и R. macrocnemis Blgr. В более поздней своей сводке (Никольский, 1918) он объединил R. macrocnemis и R. camerani (на основании работы Lantz et Cyren, 1913) в один вид R. macrocnemis, добавил к списку фауны России R. asiatica Blgr. и R. semiplicata, описанную им ранее (Никольский, 1913). В дальнейшем в результате многих ревизий (Терентьев, 1927 и др.) в фауну СССР вошли 8 видов: Rana dalmatina Bonap., R. arvalis Nilss., R. temporaria L., R. camerani Blgr., R. macrocnemis Blgr., R. semiplicata Nik., R. chensinensis David (= R. asiatica = R. amurensis) и R. rugosa (= R. emeljanovi) (Терентьев, Чернов, 1949). Однако в связи с отсутствием надежных серий и номенклатурной путаницей долгое время не удавалось более или менее четко очертить ареалы этих видов.

В целом не вызывало сомнения распространение остромордой лягушки – Rana arvalis. Для этого вида до сих пор неясным остается лишь распространение в горах вне пределов СССР и таксономический статус окраинных популяций.

Бугорчатая лягушка была описана Никольским как Rana emeljanovi (1913) по экземпляру, добытому в Северо-Восточном Китае. В дальнейшем она фигурировала как R. rugosa emeljanovi и предположительно обитала на юге Приморского края (Терентьев, Чернов, 1949). Но, поскольку для территории СССР не известно ни одной находки этого вида, нет никаких оснований включать его в список

---

[1] В этой работе мы не затрагиваем вопросов синонимики. Она достаточно подробно разобрана (Боркин, 1975а,б), и мы согласны с его мнением.

видов отечественной фауны земноводных, и в дальнейшем мы его не рассматриваем.

До последнего времени дискутируется распространение травяной лягушки – Rana temporaria L. Для этого вида длительное время отмечался разорванный ареал. По мнению многих авторов, травяная лягушка помимо Европы и Урала обитает на юге Средней Азии, в Северном Китае, Монголии и на Дальнем Востоке, включая Сахалин (Никольский, 1918; Терентьев, 1923; Терентьев, Чернов, 1949; Mertens, Wermuth, 1960; Opatrny, 1972). Лишь работы последних лет показали, что дальневосточная форма – самостоятельный вид (Шурыгина, 1967; Коротков, 1972, 1974), четко отличающийся от Rana temporaria строением голосовых мешков, брачными криками (короткие и звонкие трели у дальневосточной лягушки по сравнению с более длительными низкими у травяной) и степенью развития спинно-боковых складок. Помимо этого между названными формами существуют существенные биохимические различия (Боркин, Пахомов, 1975) и различия в характере роста и развития личинок в равных условиях среды (Пястолова, Иванова, 1976).

Относительно Rana temporaria warenzovi можно заметить, что после ее описания (Терентьев, 1923) по спиртовым экземплярам никаких находок этого типа в Копетдаге не сделано, и в дальнейшем эта форма включалась в списки среднеазиатских амфибий автоматически (Лаптев, 1937; Рустамов, 1962). Однако в последнем справочнике ареал R. temporaria ограничен Европой и Уралом (Банников и др., 1971) и этот вопрос можно считать закрытым (Аннакулиева, 1977).

Сравнительно крупные размеры задних конечностей прыткой лягушки (Rana dalmatina) долгое время "гипнотизировали" зоологов, а так как особи с характерными для этого вида пропорциями и окраской отмечались в Малой Азии и на Кавказе, то ареал вида стал включать кроме Европы еще и Малую Азию и Кавказ (Mertens, Wermuth, 1960). Однако основной диагностический признак Rana dalmatina – отсутствие внутренних резонаторов, и ее легко отличить от кавказских лягушек Rana macrocnemis, Rana camerani. Эта ошибка была недавно устранена, и морфологически близкие к R. dalmatina особи выделены в подвид Rana macrocnemis pseudodalmatina (Eiselt, Schmidtler, 1971, 1973).

В пределах СССР ареал этого вида ограничен исключительно Западной Украиной.

Ареал дальневосточной лягушки также был довольно длительное время неясен. Поскольку считалось, что на Дальнем Востоке обитает травяная лягушка, ареал дальневосточной ограничивался югом Приморского края, причем этот вид был сведен в синонимы Rana japonica Gunt. (Терентьев, Чернов, 1949). Дальнейшие исследования показали, что Rana semiplicata Nik. – форма, отличная от Rana japonica, и ареал ее значительно выше и включает в пределах СССР Приморский и Хабаровский края, южные Курильские острова, о. Са-

халин, а также Северный Китай, и ее следует именовать Rana chensinensis David. (Шурыгина, 1967; Коротков, 1972, 1974; Боркин, 1975а).

Границы ареала сибирской лягушки (Rana amurensis Boul.) также служили предметом многих споров; в особенности это касалось островных популяций. В частности, признавалось наличие этого вида на южных Курильских островах – Кунашире и Шикотане (Перелешин, Терентьев, 1963; Терентьев, 1963). Предварительная ревизия (Боркин, 1975) и наши сборы свидетельствуют о том, что вне пределов материка и мелких близлежащих островов Rana cruenta обитает почти повсеместно на Сахалине и близлежащих к нему островах, но не на Курильских. Западная граница ареала ограничена Уралом (Топоркова, 1970, 1972), южная граница в Монголии и Северном Китае точно не установлена.

Распространение кавказских бурых лягушек в целом не вызывало дискуссии, неясна лишь северо-восточная граница ареала (в пределах Копетдага). Напротив, заслуживает уточнения систематическое положение Rana macrocnemis и Rana camerani. Ниже мы вернемся к этому вопросу.

Несмотря на то, что границы ареалов бурых лягушек, обследованных нами, не были предметом нашего специального исследования, мы тем не менее не могли оставить этот вопрос в стороне, поскольку для описания полиморфизма обследованных видов желательно было иметь серии и из окраинных частей ареалов. Поэтому в процессе сбора материала оказалось возможным решение некоторых таксономических проблем, и наше согласие или несогласие с работами последних лет было основано на достаточном материале.

Поскольку ряд предыдущих работ был основан на сериях бурых лягушек СССР разного объема и разной сохранности, мы провели специальные морфологические обследования, наиболее общие результаты которых изложены в коллективной сводке (Банников и др., 1977).

Здесь мы приводим более подробные сведения, характеризующие внешнюю морфологию шести видов рода Rana и их внутривидовую изменчивость.

РАЗМЕРЫ ТЕЛА И ПРОПОРЦИИ

Практически в систематике бурых лягушек Евразии основным критерием вида до сих пор остается морфологический (Fuhn, 1960; Berger, Michalowski, 1963; Шурыгина, 1967; Geiselmann et al., 1971; Mlynarski, 1971; Tomasik, 1971; Eiselt, Schmidtler, 1971, 1973; Коротков, 1972, и др.). В отличие от ряда предыдущих исследований накопленный нами материал позволил обработать серии всех бурых лягушек фауны СССР по единой методике. При обработке материала использовались следующие морфологические признаки.

1. L. – длина тела от кончика морды до анального отверстия.

2. L.c. – длина головы от кончика морды до затылочного отверстия.

3. Lt.c. – ширина головы – максимальная ширина головы.

4. D.r.o. – длина морды от переднего края глазного отверстия до кончика морды.

5. L.o. – длина глаза – длина (максимальная) глазного отверстия.

6. L.tym. – максимальная длина барабанной перепонки.

7. Sp.oc. – расстояние между передними краями глазных отверстий. Этот признак взят взамен признака Sp.c.r. (расстояние между носовыми полосками), использованного ранее (Терентьев, Чернов, 1949), как более точно измеряемый.

8. F. – длина бедра.

9. T. – длина голени.

10. D.p. – длина первого пальца задней конечности.

11. C.int. – длина внутреннего пяточного бугра. В связи с тем, что форма бугра может значительно варьировать, длина его измерялась по основанию.

12. TT – степень соприкасания голеней при наложении их на бедра и перпендикулярно к продольной оси тела. При этом знаком минус обозначалось несоприкосновение голеностопных суставов. Нулем – соприкосновение, знаком плюс – захождение друг за друга.

13. tt/o – при вытягивании задней конечности вдоль тела голеностопный сустав может не доходить до глаза (–), располагаться на уровне глаза (0) или заходить за него (+).

14. tt/r – при таком же расположении задней конечности сустав не доходит до конца морды (–), располагается на его уровне (0) или заходит за него (+).

Выбор этих признаков был обусловлен тем, что они используются почти во всех видовых и подвидовых диагнозах и описаниях многих представителей рода Rana (Schreiber, 1875; Никольский, 1918; Okada, 1931; Терентьев, Чернов, 1949, Liu, 1950; Fromhold, 1959; Fuhn, 1960; Berger, Michalowski, 1963; Mertens, 1964; Eiselt, Schmidtler, 1973, и др.).

На основании серии проведенных промеров рассчитывались следующие пропорции: L./L.c.; L.c./Lt.c.; Lc./L.o.; L.o./L.tym.; L.c./D.r.o.; D.r.o./L.o.; Sp.oc./D.r.o.; D.p./C.int.; L./T.; F./T.; L./F.+T.

Естественно было ожидать, что пропорции в значительной мере определяются размерами тела. Поэтому при проведении морфологического анализа были использованы только половозрелые особи. Размеры тела экземпляров обследованных видов приведены в табл. 2. По ряду причин разные популяции одного вида не всегда характеризовались одинаковыми средними размерами тела. В частности, в северных популяциях Rana arvalis в силу специфики роста преобладают более крупные особи (Шварц, Ищенко, 1971). Однако из приведенных данных нетрудно видеть, что эти различия, хотя и достоверные, как правило, намного меньше, чем различия между средними значениями размеров тела, характеризующими каждый вид в целом (размерный состав серий, использованных для видовых сравнений, отображен на рис. 3). Понятно также, что изменчивость ряда

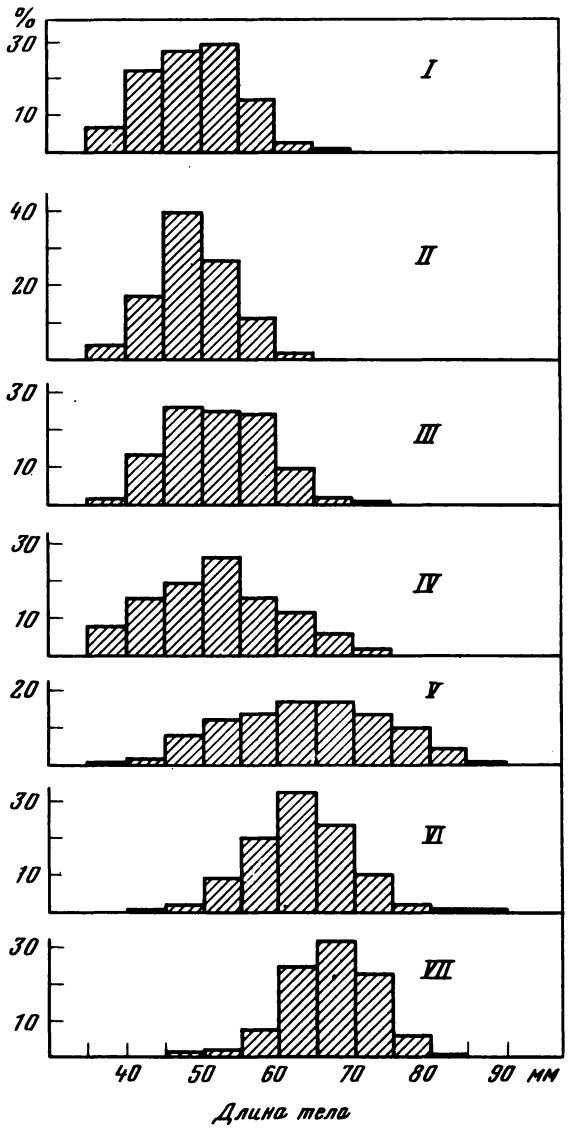


Рис. 3. Распределение размеров тела взрослых особей бурых лягушек (в % от объема выборок)

I – R.arvalis, n = 892, M = 50,8 ± 0,18 мм; *II* – R. dalmatina, n = 214, M = 49,0 ± 0,26 мм; *III* – R. cruenta, n = 311, M = 52,1 ± 0,31 мм; *IV* – R. semiplicata, n = 195, M = 51,8 ± 0,59 мм; *V* – R. temporaria, n = 470, M = 64,9 ± 0,47 мм; *VI* – R. camerani, n = 367, M = 65,0 ± 0,32 мм; *VII* – R. macrocnemis, n = 333, M = 66,5 ± 0,34 мм

Таблица 2

Размеры тела обследованных видов рода Rana, использованных для морфологи

Вид	Место и время сбора
Rana arvalis	Р. Хадыта, июль–август 1959 г.
	Низовья р. Соби, среднее течение р. Хадыты, июль – август 1968 г.
	Свердловск, 1960 г., 1962 г., 25–30 апреля 1974 г.
	Оренбургская обл., с. Болотовка, 1957 г.
	Свердловская обл., с. Всеволод-Благодатское, 1971 г.
	Туруханский р-н, 1974 г.
	Туруханский р-н, 1975 г.
	Мордовская АССР, 1975 г.
	Кокчетавская обл., 1973 г.
	Полноват, 1973 г.
	Миассово, 5–10 августа 1971 г.
	Киев, сентябрь 1968 г.
	Томская обл., 1972 г.
	Томская обл., 25 августа 1970 г.
	Прииртышье, август 1971 г.
Rana macrocnemis	860 м над ур.м., 31 марта – 6 апреля 1971 г.
	1500 м над ур.м., 28 сентября и 1 октября 1971 г.
	1800 м над ур.м., 29 сентября и 1 октября 1971 г.
Кабардино-Балкарская АССР	2400 м над ур.м., 30 сентября 1971 г.
	2500 м над ур.м., 1971 г.
Rana camerani	с. Вожчаберт, 26 марта 1971 г.
	оз. Севан, 1971 г.
Армянская ССР	р. Манташ, 1972 г.
Rana camerani	Южная Грузия, оз. Сагамо, 1973 г.
	Степанаван, 1967 г.
Rana temporaria	Белоруссия, 1974 г.
	Ленинград, 1972 г.
	Полярный Урал, 1958–1960 г.
	Северный Урал, хребет Оббе, 1958 г. Свердловск, 1958 г.
	Литва, окрестности Вильнюса, 1971 г.
	Архангельская обл., 1974 г.
Rana chensinensis	Уссурийский заповедник, 17 октября 1973 г.
	Южно-Сахалинск, 29 августа – 1 сентября 1973 г.
	о. Кунашир, Горячий пляж, 8 сентября 1973 г.
	Хасанский р-н, Гвоздево, 8–11 сентября 1973 г.
	о-в Кунашир, Лагунное, 9 сентября 1973 г.
Rana amurensis	Фрунзе, апрель – май 1972 г.
	Якутия, 1971 г.
	Томская обл., август 1970 г.
	Томская обл., 1972 г.
	Якутск, август 1974 г.
	Окрестности Южно-Сахалинска, 29 августа – 1 сентября 1973 г.
Rana dalmatina	Ужгородский р-н, 22–25 сентября 1972 г.

Примечание. n – количество особей; $M \pm m$ – средняя ошибка; lim – пределы; σ – дисперсия.

ческого анализа (в мм)

♂♂			
n	lim	$M \pm m$	σ
35	40–58	50,66 ± 0,784	4,569
7	41–54	48,43 ± 2,08	5,095
86	38–66	48,67 ± 0,700	6,462
17	42–57	49,07 ± 1,082	4,337
11	42–57	52,45 ± 1,337	4,4354
17	39–64	51,23 ± 1,659	6,651
40	40–61	53,35 ± 0,702	4,388
2	52–56		
3	41–53		
179	39–61	48,62 ± 0,348	4,664
172	38–59	45,88 ± 0,353	4,632
4	47–50		
41	37–59	44,39 ± 0,882	5,576
48	39–50	43,81 ± 0,472	3,24
17	39–60	47,47 ± 1,659	6,634
92	55–75	64,46 ± 0,486	4,634
43	47–75	65,42 ± 0,866	5,611
68	45–79	67,96 ± 0,728	5,956
40	45–75	66,10 ± 1,080	6,743
21	46–71	61,52 ± 1,573	7,033
63	50–75	61,51 ± 0,727	5,722
125	50–80	64,52 ± 0,543	6,087
73	53–68	61,22 ± 0,412	3,501
16	41–65	55,81 ± 2,081	8,060
70	42–70	61,06 ± 0,596	4,039
40	50–73	62,48 ± 0,8836	5,588
61	57–81	69,49 ± 0,687	5,325
46	48–77	60,09 ± 1,152	7,729
58	40–65	54,45 ± 0,716	5,403
9	47–57	50,78 ± 1,101	3,114
10	43–53	47,9 ± 0,949	2,846
21	36–70	52,0 ± 1,704	7,622
74	38–56	48,86 ± 0,448	3,853
11	41–66	52,18 ± 2,831	8,635
13	40–62	55,00 ± 1,958	6,782
20	44–62	51,85 ± 1,205	5,254
77	37–65	51,29 ± 0,688	6,036
18	50–65	58,0 ± 1,228	5,064
105	38–58	45,80 ± 0,300	3,075

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Место и время сбора
Rana arvalis	Р. Хадыта, июль–август 1959 г. Низовья р. Соби, среднее течение р. Хадыты, июль – август 1968 г. Свердловск, 1960 г., 1962 г., 25–30 апреля 1974 г. Оренбургская обл., с. Болотовка, 1957 г. Свердловская обл., с. Всеволод-Благодатское, 1971 г. Туруханский р-н, 1974 г. Туруханский р-н, 1975 г. Мордовская АССР, 1975 г. Кокчетавская обл., 1973 г. Полноват, 1973 г. Миассово, 5–10 августа 1971 г. Киев, сентябрь 1968 г. Томская обл., 1972 г. Томская обл., 25 августа 1970 г. Прииртышье, август 1971 г.
Rana macrocnemis Кабардино-Балкарская АССР	860 м над ур.м., 31 марта – 6 апреля 1971 г. 1500 м над ур.м. 28 сентября и 1 октября 1971 г. 1800 м над ур.м. 29 сентября и 1 октября 1971 г. 2400 м над ур.м., 30 сентября 1971 г. 2500 м над ур.м., 1971 г.
Rana camerani Армянская ССР	с. Вохчаберт, 26 марта 1971 г. оз. Севан, 1971 г. р. Манташ, 1972 г.
Rana camerani	Южная Грузия, оз. Сагамо, 1973 г. Степанаван, 1967 г.
Rana temporaria	Белоруссия, 1974 г. Ленинград, 1972 г. Полярный Урал, 1958–1960 г. Северный Урал, хребет Оббе, 1958 г. Свердловск, 1958 г. Литва, окрестности Вильнюса, 1971 г. Архангельская обл., 1974 г.
Rana chensinensis	Уссурийский заповедник 17 октября 1973 г. Южно-Сахалинск, 29 августа – 1 сентября 1973 г. о. Кунашир, Горячий пляж, 8 сентября 1973 г. Хасанский р-н, Гвоздево, 8–11 сентября 1973 г. о-в Кунашир, Лагунное, 9 сентября 1973 г.
Rana amurensis	Фрунзе, апрель – май 1972 г. Якутия, 1971 г. Томская обл., август 1970 г. Томская обл., 1972 г. Якутск, август 1974 г. Окрестности Южно-Сахалинска, 29 августа – 1 сентября 1973 г.
Rana dalmatina	Ужгородский р-н, 22–25 сентября 1972 г.

♀♀			
n	lim	$M \pm m$	σ
68	36–57	48,32 ± 0,573	4,289
17	43–65	53,53 ± 1,764	7,054
30	39–60	45,86 ± 1,050	5,655
15	42–57	49,28 ± 0,949	3,544
12	41–57	52,83 ± 1,242	4,3028
21	38–60	48,53 ± 1,458	6,533
47	40–64	52,85 ± 0,655	4,447
13	44–57		
5	40–53		
100	39–59	48,02 ± 0,615	6,155
73	38–55	44,52 ± 0,514	4,365
2	46–47		
22	43–57	48,41 ± 0,764	3,501
14	39–48	42,07 ± 0,717	2,586
12	39–59	45,25 ± 1,800	5,972
9	58–66	63,33 ± 0,935	2,646
13	51–83	66,69 ± 2,968	0,283
24	55–79	70,38 ± 1,269	6,085
19	59–78	68,47 ± 1,145	4,858
4	46–71	61,25 ± 6,189	10,72
28	47–73	60,04 ± 1,118	5,809
30	52–86	67,47 ± 1,450	7,811
22	54–68	61,68 ± 1,082	4,961
1	57		
67	39–70	60,8 ± 0,876	3,917
67	47–80	64,10 ± 0,839	6,864
50	54–82	70,32 ± 0,7443	5,263
19	52–85	67,15 ± 2,456	10,703
28	51–77	62,32 ± 1,637	8,507
56	40–74	57,82 ± 1,307	9,70
9	43–70	56,11 ± 2,95	8,343
6	45–70	54,67 ± 4,593	10,27
17	40–69	59,35 ± 1,930	7,721
23	37–62	51,13 ± 1,540	7,226
5	43–72	51,00 ± 6,032	12,063
11	50–63	58,27 ± 1,176	3,718
12	42–61	50,5 ± 1,5565	5,161
35	39–67	52,91 ± 1,308	7,629
12	53–65	57,42 ± 1,132	3,753
109	36–63	52,03 ± 0,502	5,243

Таблица 2 (окончание)

Вид	Место и время сбора
Rana arvalis	Р. Хадыта, июль–август 1959 г. Низовья р. Соби, среднее течение р. Хадыты, июль – август 1968 г. Свердловск, 1960 г., 1962 г., 25–30 апреля 1974 г. Оренбургская обл., с. Болотовка, 1957 г. Свердловская обл., с. Всеволод-Благодатское, 1971 г. Туруханский р-н, 1974 г. Туруханский р-н, 1975 г. Мордовская АССР, 1975 г. Кокчетавская обл., 1973 г. Полноват, 1973 г. Миассово, 5–10 августа 1971 г. Киев, сентябрь 1968 г. Томская обл., 1972 г. Томская обл., 25 августа 1970 г. Прииртышье, август 1971 г.
Rana macrocnemis Кабардино-Балкарская АССР	860 м над ур.м., 31 марта – 6 апреля 1971 г. 1500 м над ур.м., 28 сентября и 1 октября 1971 г. 1800 м над ур.м., 29 сентября и 1 октября 1971 г. 2400 м над ур.м., 30 сентября 1971 г. 2500 м над ур.м., 1971 г.
Rana camerani Армянская ССР	с. Вохчаберт, 26 марта 1971 г. оз. Севан, 1971 г. р. Манташ, 1972 г.
Rana camerani	Южная Грузия, оз. Сагамо, 1973 г. Степанаван, 1967 г.
Rana temporaria	Белоруссия, 1974 г. Ленинград, 1972 г. Полярный Урал, 1958–1960 г. Северный Урал, хребет Оббе, 1958 г. Свердловск, 1958 г. Литва, окрестности Вильнюса, 1971 г. Архангельская обл., 1974 г.
Rana chensinensis	Уссурийский заповедник 17 октября 1973 г. Южно-Сахалинск, 29 августа – 1 сентября 1973 г. о. Кунашир, Горячий пляж, 8 сентября 1973 г. Хасанский р-н, Гвоздево, 8–11 сентября 1973 г. о-в Кунашир, Лагунное, 9 сентября 1973 г.
Rana amurensis	Фрунзе, апрель – май 1972 г. Якутия, 1971 г. Томская обл., август 1970 г. Томская обл., 1972 г. Якутск, август 1974 г. Окрестности Южно-Сахалинска, 29 августа – 1 сентября 1973 г.
Rana dalmatina	Ужгородский р-н, 22–25 сентября 1972 г.

♂♂ + ♀♀			
n	lim	$M \pm m$	σ
110	36–58	49,48 ± 0,478	4,986
24	41–65	52,04 ± 1,430	6,856
116	38–66	47,60 ± 0,592	6,343
32	42–57	49,04 ± 0,686	3,825
23	41–57	52,65 ± 0,910	4,271
38	38–64	49,85 ± 1,092	6,647
87	40–64	53,08 ± 0,227	2,117
15	44–57	49,34 ± 1,102	4,134
8	40–53	46,17 ± 1,924	5,120
279	39–61	48,40 ± 0,316	2,298
245	38–59	45,47 ± 0,142	2,222
6	46–50	47,67 ± 0,673	1,506
63	43–59	45,81 ± 0,674	5,309
62	39–50	43,42 ± 0,406	3,17
29	39–60	46,55 ± 1,201	6,356
101	55–75	64,36 ± 0,450	4,496
56	47–83	65,70 ± 0,922	6,841
92	45–79	68,59 ± 0,634	6,051
59	45–78	66,86 ± 0,822	6,257
25	46–71	61,40 ± 1,522	7,456
91	47–75	61,08 ± 0,611	5,801
155	50–86	64,63 ± 0,380	6,602
95	53–68	61,32 ± 0,398	3,863
17	41–65	55,88 ± 1,952	7,809
9	43–75	58,50 ± 2,117	8,198
142	39–70	61,09 ± 0,493	4,007
107	47–80	63,21 ± 0,633	6,516
111	54–82	69,62 ± 0,510	5,349
74	48–77	60,69 ± 0,956	8,164
8	59–76	67,62 ± 2,34	6,61
9	50–79	67,89 ± 3,347	10,043
114	40–74	55,48 ± 0,868	9,227
9	44–62	53,11 ± 2,433	6,882
18	43–70	53,44 ± 1,624	6,697
16	43–70	50,44 ± 1,852	7,174
38	36–70	55,55 ± 1,372	8,343
97	37–62	48,99 ± 9,509	4,989
16	41–72	51,81 ± 2,434	9,425
24	40–63	56,54 ± 1,184	5,68
32	42–62	51,34 ± 0,93	5,178
112	38–67	51,42 ± 0,638	6,726
30	50–65	57,40 ± 0,687	3,701
214	36–63	48,97 ± 0,255	3,725

морфологических признаков может быть связана с полом (Топоркова, 1970а). Вместе с тем нельзя сравнивать популяции или виды только на основании данных исследования особей одного пола. Поэтому все внутри- и межвидовые сравнения мы основывали на смешанных выборках, достаточно полно характеризующих и самцов и самок. Это способствовало тому, что некоторые количественные различия между особями разного пола в отдельных популяциях в известной мере компенсировались унификацией размеров тела обследованных групп. Поскольку при видовой диагностике бурых лягушек лишь небольшое количество признаков имеет определяющее значение (см., например, Tomasik, 1971), мы останавливаемся здесь лишь на самых распространенных[1]. Данные, характеризующие изменчивость основных пропорций тела, используемых при диагностике бурых лягушек, отображены на рис. 4. Для нас они интересны прежде всего тем, что свидетельствуют о значительной морфологической общности изучаемых видов[2]. В частности это касается отличий таких видов, как Rana temporaria и кавказские виды рода Rana.

Если учесть, что фиксация материала приводит к значительному нивелированию различий в окраске, правильная диагностика экземпляров, подвергшихся более или менее длительному хранению, становится (в случае неточностей в указании места сбора материала и при отсутствии типовых "контрольных" серий) нередко затруднительной, а порой и невозможной. Этим, по-видимому, и объясняется появление описания подвида Rana temporaria warenzovi Ter. из-под Ашхабада (см. Терентьев, 1924). Поскольку никаких промежуточных находок для R. temporaria в Средней и Малой Азии не отмечено, можно вполне согласиться с мнением Айзельта и Шмидтлера (Eiselt, Schmidtler, 1973) о том, что в пределах Копетдага скорее всего обитает коротконогая форма R. camerani (или R. macrocnemis).

Значительное морфологическое сходство R. temporaria с R. chensinensis[3] позволяет думать, что предположение о наличии R. temporaria на территории Монголии (Opatrny, 1973) также ошибочно. Приведенные здесь морфологические данные (см. рис. 4) позволяют

---

[1] Помимо приведенных здесь данных об изменчивости пропорций тела, нами было изучено еще свыше 10 признаков, но поскольку при этом никаких серьезных видовых различий не было выявлено, мы не сочли необходимым приводить здесь эти данные.

[2] Оценка степени морфологического сходства и различия, бесспорно, требует приложения специального математического аппарата, но поскольку мы не ставили перед собой эту задачу в настоящей работе, то сочли возможным остановиться на приведенном уровне обработки материала.

[3] Как будет показано ниже, эти виды в значительной мере сходны также и по своей окраске и диагностика их крайне затруднительна.

ограничить ареал R. temporaria исключительно Европой. Что касается западной границы ареала R. chensinensis, то она до сих пор точно не определена. Весьма вероятно, что описанная для Монголии R. temporaria (Opatmy, 1973) есть именно R. chensinensis.

Поэтому надо полагать, что приведенные здесь морфологические данные не характеризуют диапазон изменчивости Rana chensinensis в целом – они свойственны популяциям лишь небольшой, точно не определенной части ареала этого вида.

Зато представляется возможным составить более или менее окончательное суждение о таксономическом статусе кавказских бурых лягушек. Описанные Буланже (Boulenger, 1885, 1886) R. macrocnemis и R. camerani различались прежде всего пропорциями тела (различной относительной длиной ног и остромордостью) и окраской. Некоторые авторы на основании изучения относительно большого материала рассматривали их как единый вид (Lantz, Cyren, 1913; Bodenheimer, 1944; Ищенко, Пястолова, 1973).

Дельвиг (Delwig, 1928) рассматривал Rana camerani как подвид R. macrocnemis. В то же время популяции, характеризующиеся высокой степенью однородности (как по пропорциям, так и по окраске особей), наводили исследователей на мысль о том, что эти формы являются самостоятельными видами (Терентьев, Чернов, 1949; Mertens, 1952). Более того, для Малой Азии был описан отдельный вид Rana holtzi (Werner, 1898), рассматриваемый затем как синоним Rana camerani (Boulenger, 1898; Werner, 1902). В дальнейшем наличие двух видов бурых лягушек на Кавказе и в Малой Азии принималось рядом авторов (Соболевский, 1929; Даль, 1954; Алекперов, 1961; Папанян, 1961, и др.).

При этом некоторые авторы, в частности Папанян (1961), при определении таксономического статуса изучаемых популяций, естественно, исходили из наиболее общих описаний (Терентьев, Чернов, 1949) и относили популяцию к тому или иному виду на основе совпадения данных автора с данными, приводимыми в описаниях видов. Примерно такой же подход использовал и Бэрэн (Baran, 1969), изучивший более 200 взрослых особей из различных частей Анатолии (Западная Турция). Анализируя встречаемость морф в отдельных популяциях, Бэрэн также утвердился в мнении, что в обследованном районе обитает по меньшей мере два вида. Нам представилось необходимым изучить большие серии из мест, для которых принималось наличие только одного вида.

Учитывая, что кавказские бурые лягушки заселяют самые разнообразные биотопы в самых разнообразных высотных поясах (Алекперов, 1961; Папанян, 1961; Банников и др., 1971, и др.), мы использовали для анализа серии, перечисленные в табл. 3. Следует особо подчеркнуть, что все крупные серии Rana macrocnemis (с высот 860–2400 м) взяты из лесной зоны. Лишь популяция, обитающая на высоте 2500 м, заселяет водоемы, расположенные в зоне альпийских лугов. Напротив, серии Rana camerani собраны в популяциях, заселяющих водоемы открытых пространств (на высоте

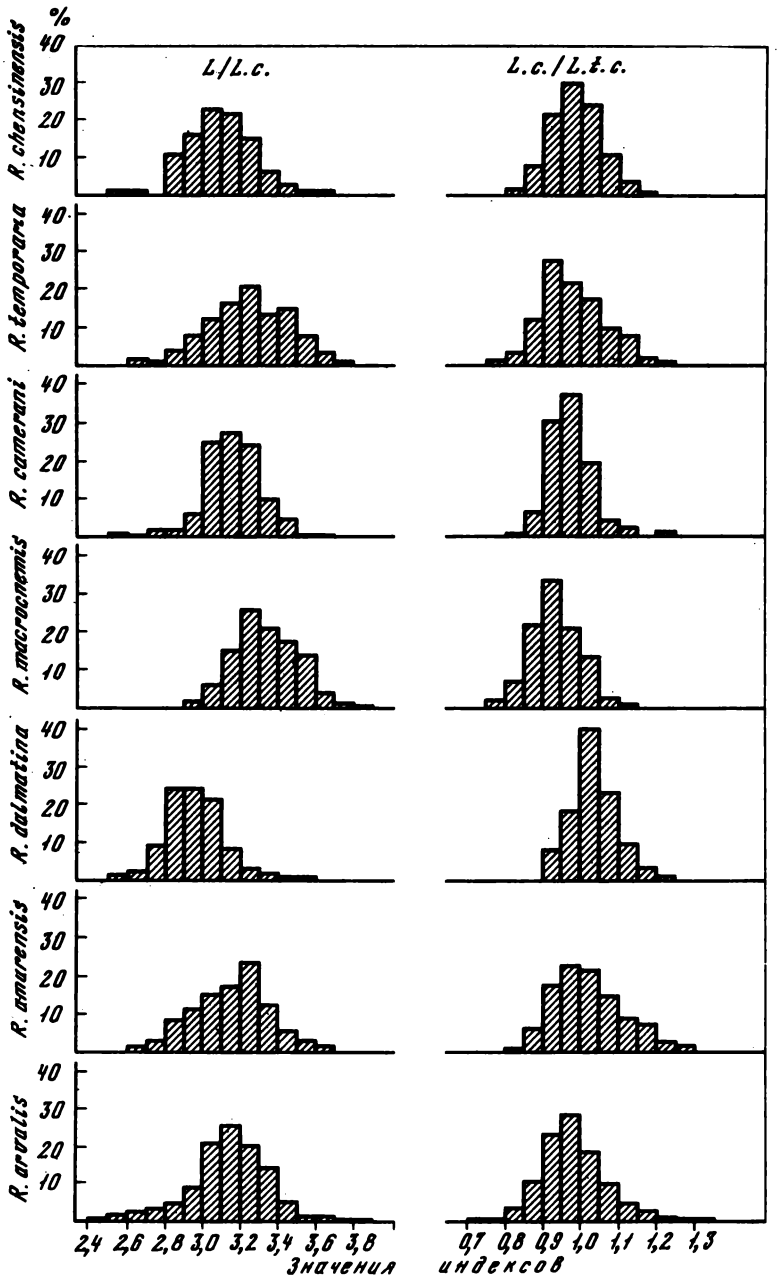


Рис. 4. Распределение пропорций тела бурых лягушек (в % от объема выборок)

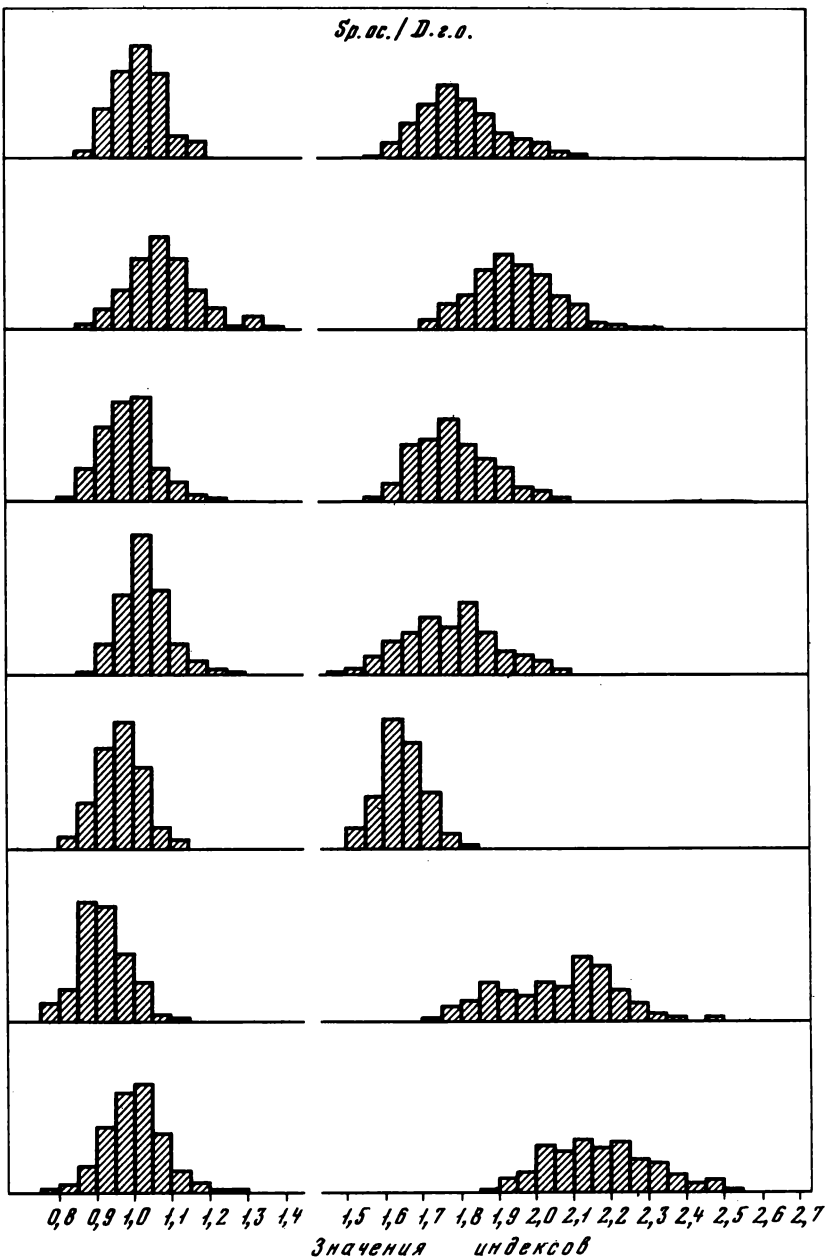


Рис. 4 (продолжение)

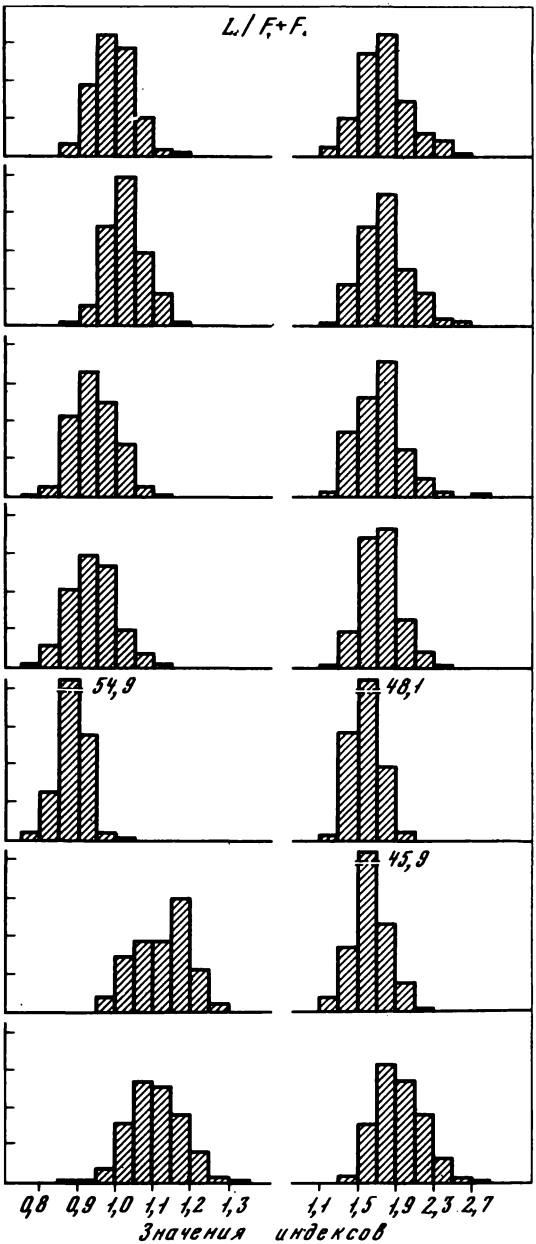


Рис. 4 (продолжение)

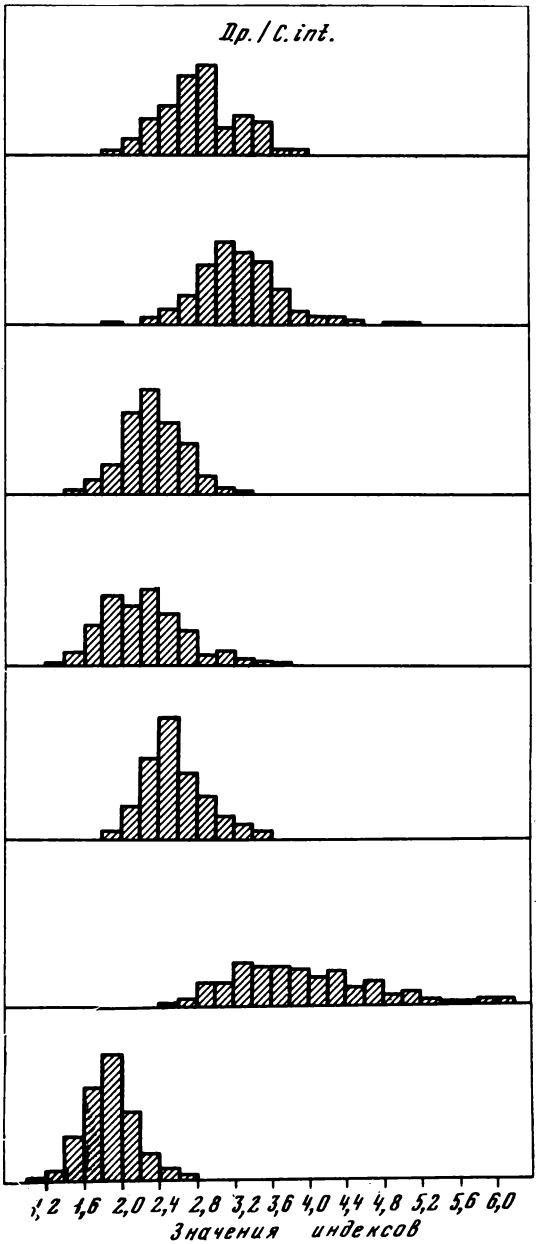


Рис. 4(окончание)

ношению к глазу или концу морды (в %)

tt/O			tt/r		
-	0	+	-	0	+
-	3,96	96,04	39,6	32,7	27,7
-	10,7	89,3	78,6	14,3	7,1
1,1	28,6	70,3	92,3	6,6	1,1
1,7	32,2	66,1	81,3	15,2	3,4
-	-	100,0	46,1	23,1	30,8
-	7,8	92,2	43,0	31,1	25,9
2,0	15,0	83,0	68,0	21,8	10,2
2,5	20,0	77,5	78,3	19,2	2,5
22,5	47,2	30,3	100,0		-
24,1	31,5	44,4	87,1	12,0	0,9
46,0	47,0	7,0	100,0	-	-
25,0	62,5	12,5	100	-	-
15,6	59,0	25,4	100		
32,9	58,5	8,6	100	-	-
27,3	54,5	18,2	100	-	-
-	18,8	81,2	87,5	12,5	-
8,7	41,0	50,3	87,8	11,3	0,9
77,5	22,5	-	100	-	-
50,0	46,9	3,1	100	-	-
100,0	-	-	100	-	-
64,7	32,4	2,9	100	-	-
-	11,7	88,3	77,7	22,3	-
0,5	0,9	98,6	22,7	32,5	44,8
97,5	2,5	-	100,0	-	-
82,9	17,1	-	100,0	-	-
95,2	3,6	1,2	100,0	-	-
19,2	48,1	32,7	98,1	1,9	
90,1	9,9	-	100,0	-	-
39,8	53,8	6,4	100,0	-	-
52,2	47,8	-	100,0	-	-
26,6	53,4	20,0	93,3	6,7	-
87,1	12,9	-	100,0	-	-
93,1	6,9	-	100,0	-	-
92,7	7,3	-	100,0	-	-
97,7	2,3	-	100,0	-	-
40,4	54,0	5,6	100,0	-	-

Таблица 3

Частота смыкания голеностопных суставов и расположения пятки по от

Вид	Местонахождение популяции и высота над ур.м., м	ТТ		
		–	0	+
R.macrocnemis	860	–	–	100,0
	1500	–	–	100,0
	1800	–	1,1	98,9
	2400	–	1,7	98,3
	2500	–	–	100,0
R.camerani	1300	–	1,7	98,3
	2000	–	2,0	98,0
	2800	0,8	2,5	96,7
R.temporaria	Белоруссия	+	2,1	97,9
	Ленинград	–	3,7	96,3
	Полярный Урал	2,6	13,1	84,3
	Северный Урал	–	25,0	75,0
	Свердловск	4,8	3,6	91,6
R.chensinensis	о-в Кунашир	17	6,9	91,4
	о-в Сахалин	–	–	100
	оз. Хасан	–	–	100
	р. Комаровка	–	0,9	99,1
R.amurensis	Якутск	1,8	15,3	82,9
	р. Обь, 1972	–	9,4	90,6
	Томская обл., 1970	–	–	100,0
	о-в Сахалин	–	5,9	94,1
	Фрунзе	–	–	100,0
R.dalmatina	Ужгород	–	–	100,0
Rana arvalis	Прииртышье	20,0	40,0	40,0
	р. Хатыга	64,0	24,0	12,0
	Томск, 1970	10,7	23,8	65,5
	Киев	–	3,7	96,3
	Полноват	24,4	34,4	41,2
	Миассово	6,4	25,3	68,3
	Всеволод-Благодатское	39,1	17,4	43,5
	Удмуртия	46,7	33,3	20,0
	Оренбург	38,7	22,6	38,7
	Обь, 1972	27,8	37,5	34,7
	Туруханск, 1974	51,2	14,6	34,2
	Туруханск, 1975	39,1	37,9	23,0
	Свердловск	14,2	30,0	55,8

1300 м – водоемы в предгорных пустынях, на высоте 2000 м – в горно-степном поясе и на высоте 2800 м – в альпийском поясе на границах с гольцами). Таким образом, для каждого вида обловленные биотопы имели много сходных черт.

Естественно, что прежде всего мы стремились анализировать изменчивость диагностических признаков. Полученные результаты приведены на рис. 5.

Систематика кавказских бурых лягушек основывается, во-первых, на таком признаке, как остромордость (отношение ширины морды к ее длине). На рис. 5 видно, что если сравнить Rana camerani (Севан, 2000 м) с R. macrocnemis (Севан, 2400 м), то, действительно, кривые распределения индекса Sp. oc./D.r.o. перекрываются, но не очень сильно. С другой стороны, изменчивость этого признака у Rana macrocnemis с высоты 1500–1800 м практически полностью укладывается в рамки изменчивости R. camerani с высоты 1300 или 2800 м. Межпопуляционные различия у каждого из видов незначительны и, более того, резче выражены, чем общевидовые.

Другой диагностический признак, которому уделяется большое значение, – относительные размеры конечностей. Обычно используется степень захождения голеностопного сустава за глаз или конец морды при вытягивании задней конечности вперед вдоль оси тела. Насколько нам удалось установить (см. табл. 3), между обследованными видами, как и между популяциями кавказских бурых лягушек, различия не настолько велики, как это обычно принимается в систематике. Более того, этот признак нельзя считать идеальным, так как надежно он определяется только у свежедобытых экземпляров. У фиксированных особей значительно меняется подвижность суставов и, кроме того, ей препятствует различная "полнота" разных особей (особенно для беременных и отметавших икру самок). Поэтому представляется более целесообразным использовать предложенное Бэрэном (Baran, 1969) отношение длины тела к сумме длины голени и бедра, которое количественно отражает общепринятый прием. На рис. 5 видно, что величина этого показателя, по-видимому, сильно связана с высотой над уровнем моря: корреляция четко прослеживается у обоих видов. Такая тенденция заметна, однако, только на больших сериях. В известной мере эти различия в величине этого показателя являются следствием изменения соотношения длины бедра и голени и относительного размера голени (см. рис. 5).

Общая тенденция – укорочение конечностей с продвижением в горы – может быть объяснена относительно меньшей активностью и подвижностью особей в условиях более низких температур. При этом следовало ожидать, что самые короткие конечности у Rana macrocnemis будут отмечены в популяции, обитающей на высоте 2500 м. В действительности наблюдается иная картина. Можно предположить, что относительно длинные конечности у этой группы обусловлены вынужденной повышенной активностью в связи с охо-

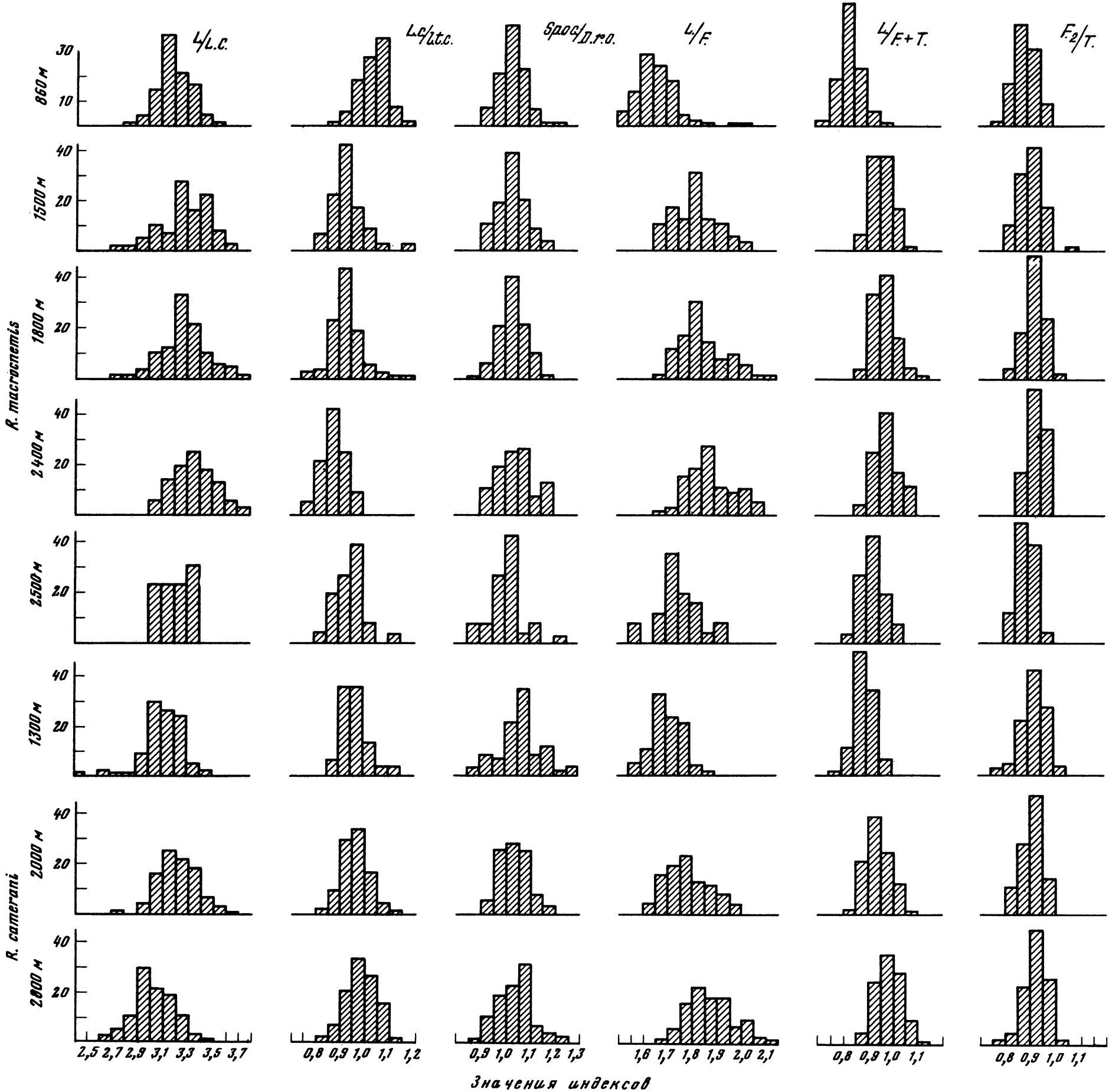


Рис. 5. Распределение пропорций тела в популяциях кавказских бурых лягушек (в % от объема выборок)

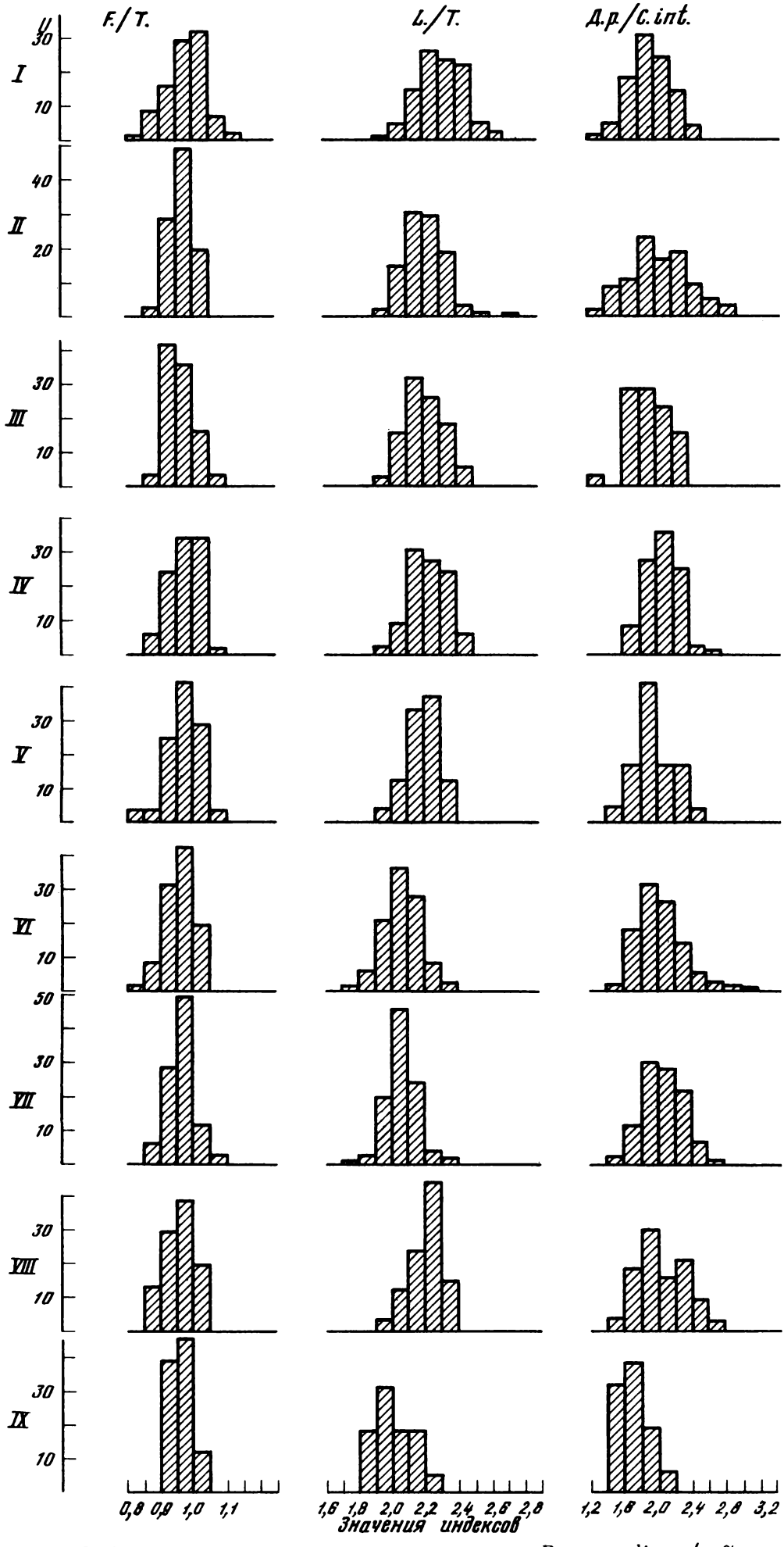


Рис. 6. Распределение пропорций тела в популяциях Rana arvalis (в % от объема выборок)

I – р. Хадыта, $n = 139$; *II* – с. Полноват, $n = 281$; *III* – Туруханск, $n = 238$; *IV* – пойма р. Енисей, $n = 87$; *V* – Всеволод-Благодатское, $n = 2$; *VI* – Свердловск, $n = 160$; *VII* – Миассово; $n = 241$; *VIII* – Оренбургская обл., $n = 11$; *IX* – Удмуртия, $n = 15$

той на прямокрылых[1], как на наиболее подвижный корм, который, судя по нашим наблюдениям, наиболее обычен в зоне альпийских лугов; но эта гипотеза требует специальной проверки. В местах обитания Rana camerani повсеместно доминируют прямокрылые, и высотные различия здесь могут быть вызваны только низкой подвижностью в связи с низкой температурой среды. В то же время эти различия могут быть следствием различий в скорости роста в условиях различной температуры среды.

Таким образом, здесь наблюдается известная аналогия с укорочением ног у широко распространенных видов лягушек с продвижением на север (Терентьев, 1950; Martoff, Humphries, 1959; Топоркова, 1965; Шварц, Ищенко, 1971). Но в данном случае нам важней другое. Из представленного материала ясно видно, что случайное сравнение серий, собранных с разных мест, может привести к представлению о существенных морфологических различиях видов. То же самое прослеживается и при анализе относительной длины головы у R. camerani и относительных размеров внутреннего пяточного бугра (см. рис. 5).

Поскольку самостоятельность этих видов до сих пор утверждалась только на основе морфологического анализа небольших серий, мы на основе наших данных с уверенностью можем утверждать, что в настоящее время нет никаких морфологических оснований для разделения этих форм и их следует рассматривать в качестве одного вида Rana macrocnemis. Это подтверждается также и тем обстоятельством, что эти формы свободно скрещиваются (Ищенко, Пястолова, 1973) и дают совершенно нормальное потомство. Хотя в лабораторных условиях некоторые виды бурых лягушек при искусственном осеменении дают нормальные гибриды (Kuramoto, 1974) и наши результаты скрещиваний не могут явиться решающим доказательством видовой общности кавказских форм, тем не менее легкость скрещивания, наблюдаемого нами, лишний раз подтверждает наше предположение. Ссылки на различия в теплоустойчивости тканей (Банников и др., 1969) уже не могут являться решающим доказательством видовой самостоятельности, так как накоплено достаточное количество данных о широком диапазоне внутривидовой изменчивости теплоустойчивости тканей.

Специального обсуждения заслуживает внутривидовая систематика Rana macrocnemis. На основании имевшихся материалов мы склонны были согласиться с мнением Лантца и Цирена (Lantz, Cyren, 1913) о подвидовом статусе кавказских бурых лягушек (Ищенко, Пястолова, 1973). Однако внимательное ознакомление с данными Бэрэна (1969) и более тщательная обработка наших матери-

---

[1] Хотя мы не проводили специального учета, но во время экскурсий и сбора материала нам постоянно приходилось отмечать большое количество разных видов прямокрылых по сравнению с другими группами насекомых как в альпийской популяции R. macrocnemis, так и в популяциях R. camerani.

алов приводят нас к заключению, что формы, рассматриваемые в качестве подвидов, встречаются в самых разных частях видового ареала, что противоречит зоогеографическому принципу выделения подвидов. Что касается описанного недавно (Eiseli, Schmidtler, 1971) подвида Rana macrocnemis pseudodalmatina, характеризующегося наиболее длинными конечностями, то такие особи встречаются и в Азербайджане (5 особей, собранных Н.Н. Щербаком и И.С. Даревским в Астаринском районе Азербайджанской ССР 1 июня 1974 г., имели индекс $\frac{L}{T}$ = 1,53–1,62 и индекс $\frac{L}{F+T}$ = 0,80–0,85). Кроме того, аналогичные особи встречаются и в предгорьях Северного Кавказа и выделение этого подвида также, по-видимому, нецелесообразно. Правильнее рассматривать Rana macrochemis Boulenger (1885) как единый монотипический вид, состоящий из популяций, характеризующихся определенной морфологической спецификой, определяемой действием комплекса абиотических и биоценотических факторов.

Если таксономический статус Rana temporaria и Rana chensinensis сейчас можно считать окончательно выясненным, то неясным до сих пор оставался статус некоторых популяций ряда видов. Как было отмечено выше, самостоятельность Rana temporaria warenzovi исключается. Самостоятельность Rana arvalis wolterstorffi основывалась на том, что этот подвид имеет более длинные голени по отношению к бедру ($\frac{F}{T}$ = 0,85–0,94 против 0,95–1,07 у номинальной формы) и ареал этого подвида ограничивается Южной Европой. Однако, как видно на рис. 6, этот признак достаточно изменчив и особи с длинными голенями могут быть встречены в значительных количествах на большей части ареала.

Напротив, особи из северных частей ареала (Архангельск и Северный Урал), характеризующиеся короткими голенями, были выделены в самостоятельный подвид Rana arvalis issaitshikovi (Терентьев, 1927). Коротконогие и с крупным пяточным бугром особи с Алтая были описаны в качестве подвида Rana arvalis altaica Kast., но анализ большого материала (см. рис. 6) не позволяет сколько-нибудь надежно очертить морфологически границы этой формы. Правильнее было бы согласиться с мнением Стугрена (Stugren, 1966) о нереальности упомянутых выше подвидов.

Поскольку границы ареала вида Rana chensinensis точно не определены и географическая изменчивость этого вида не описана, говорить о внутривидовой дифференциации этого вида преждевременно. Можно отметить, насколько позволяет наш материал, относительно длинные ноги у особей материковых популяций (рис. 7). Хотя серии и недостаточно обильны, тенденция прослеживается достаточно отчетливо. Для прыткой лягушки (Rana dalmatina Bonap.) подвиды не описаны.

Для последнего из изученных нами видов, Rana amurensis (= R. cruenta), был описан подвид Rana cruenta (= chensinensis) balcha-

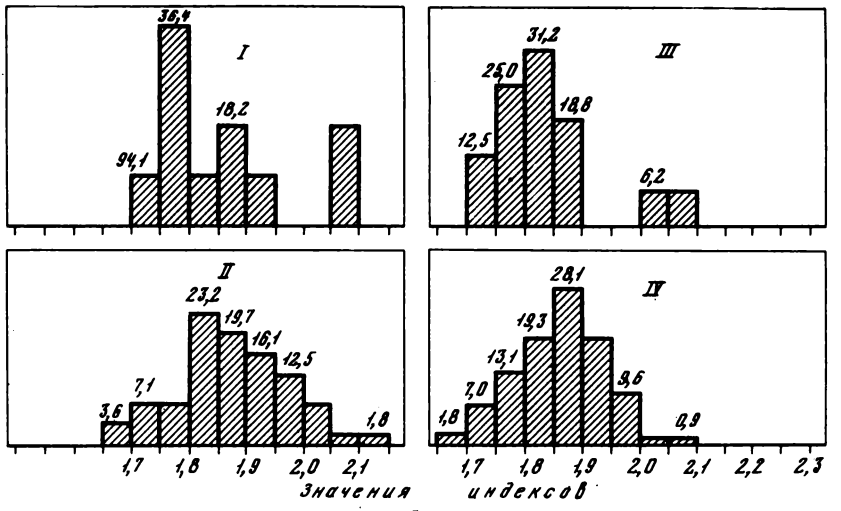


Рис. 7. Распределение индекса $\frac{L.}{T.}$ в популяциях Rana chensinensis (в % от объема выборок)

I – о-в Сахалин; *II* – о-в Кунашир; *III* – Хасанский р-н; *IV* – р.Комаровка

schensis из Семиречья, характеризующийся относительно длинными голенями ($\frac{L.}{T.} > 2$). Хотя мы не располагаем балхашским материалом и наши серии представляют далеко не весь ареал вида, вместе с тем из общего плана, как следует из рис. 8, выпадают особи из Киргизии, характеризующиеся не только более длинными задними конечностями, но и более длинной и узкой головой и крупным внутренним пяточным бугром. Эта группа настолько резко выделяется среди всех остальных, что, по-видимому, заслуживает подвидового статуса. Но поскольку сходные экземпляры обнаружены в Семиречье, следует, по-видимому, ряд популяций юго-западной части ареала Rana amurensis выделить в подвид Rana amurensis balchaschensis Terentjev (1923).

Таким образом, в нашей работе мы рассматриваем полиморфизм монотипических (в пределах СССР) видов: Rana arvalis [1], R. temporaria, R. macrocnemis, R. chensinensis, R. dalmatina, а также R. amurensis с номинальной формой, распространенной по всей отечественной части ареала, за исключением среднеазиатских популяций, заселенных подвидом R. amurensis balchaschensis, границы которого точно не определены.

[1] Лишь на западной границе СССР обитает Rana awalis wolterstorff (Щербань, 1977).

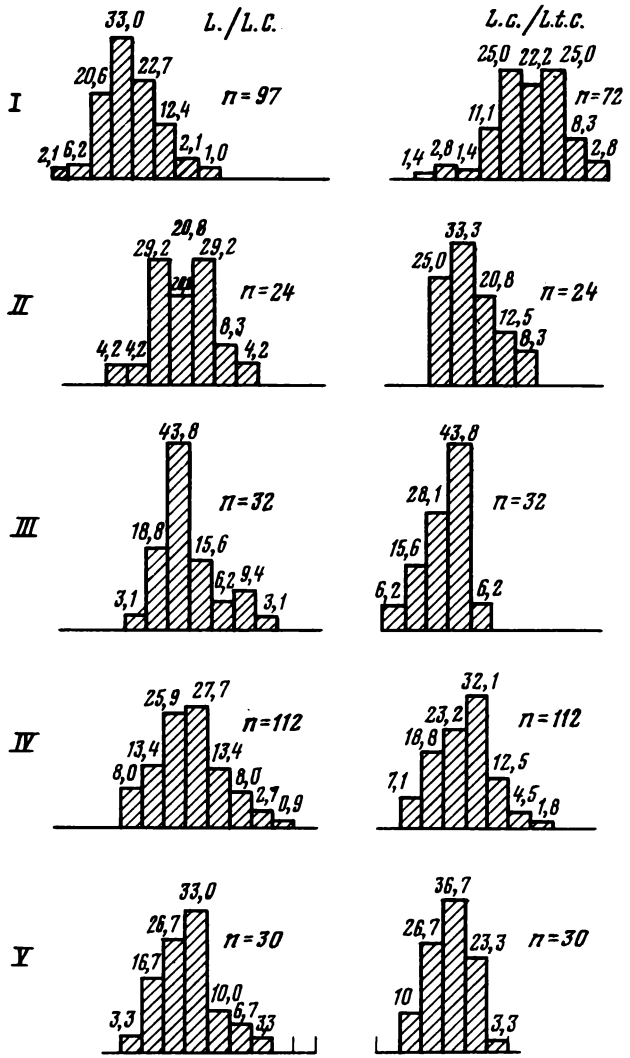
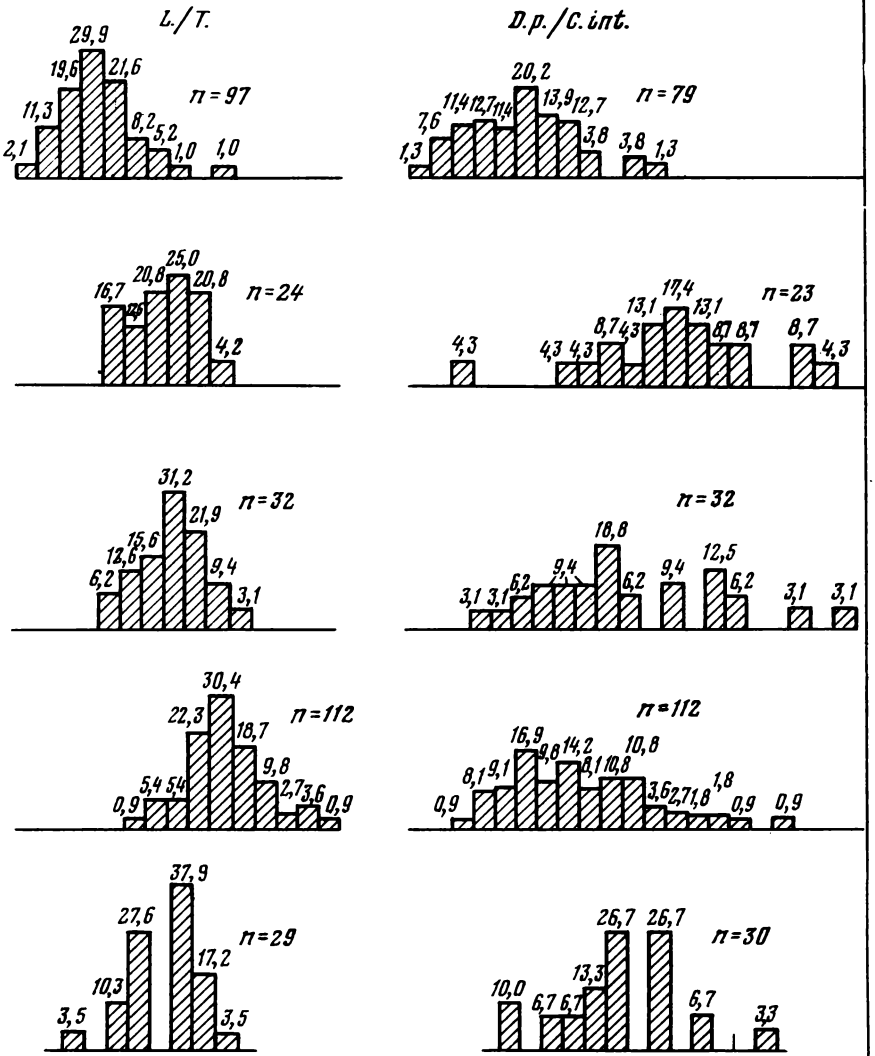


Рис. 8. Распределение пропорций тела в популяциях Rana amurensis (в % от объема выборок)

I – Фрунзе; *II* – верховья р.Оби; *III* – среднее течение р. Оби; *IV* – Якутск; *V* – Южно-Сахалинск


L./T.
D.p./C.int.
n=97
n=79
n=24
n=23
n=32
n=32
n=112
n=112
n=29
n=30
Значения индексов

Приведенные в этом разделе данные наглядно подтверждают высказанное уже достаточно давно мнение (Шварц, 1959, 1963), что межвидовые различия не могут быть оценены без учета внутривидовой дифференциации.

ОКРАСКА И ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА

Если пропорции тела бурых лягушек являлись объектом пристального изучения в силу их таксономической ценности и многократно подвергались количественной оценке, то их окраске уделялось значительно меньше внимания. Исключение составляли случаи, когда в пределах надежно выделяемого вида встречались две или большее количество более или менее четко различимых морф. Как уже отмечалось, различные варианты окраски для таких форм, как Rana arvalis и Rana temporaria, описывались неоднократно (Boulenger, 1898; Schreiber, 1912; Терентьев, 1924; Dely, 1964, и др.). Общность проявления полиморфизма у многих видов Anura позволяет предположить наличие его и у изучаемых нами форм. Несмотря на то, что во многих видовых описаниях содержатся указания на вариации окраски, детальное описание морф для отечественных видов рода Rana отсутствует. Поэтому прежде всего мы считаем необходимым дать достаточно подробное описание отдельных морф, тем более что выявление элементарных признаков, варьирующих прерывисто, представляется сейчас одной из существенных задач при решении ряда микроэволюционных вопросов.

В процессе работы мы уделяли внимание следующим деталям окраски.

1. Вариации количества крупных (2–5 мм и более) темных пятен, расположенных на верхней (спинной) стороне туловища.

2. Появление независимо от количества крупных пятен многочисленных мелких "точек" – крапа (диаметром 0,5–1 мм).

3. Наличие или отсутствие светлой дорсомедиальной полосы.

4. Наличие или отсутствие темной пигментации на общем светлом фоне горла и брюха. При этом мы не делали принципиальных различий между равномерно пигментированным низом тела и пятнистой пигментацией.

5. Структура кожи спины (кожа может быть гладкой или бугорчатой).

В результате изучения серий обследованных видов рода мы выделяем основные морфы, характерные для отечественных видов Rana.

1. Maculata (M). Пятнистая (рис. 9 А, В, 10 А, 11 А).[1] На верхней стороне туловища присутствует ряд крупных (от 2–3 до 6–7мм диаметром) пятен. Количество их, как и характер расположения, варьирует. Обычно их около 10, но может быть и значительно больше. Пятна могут быть разбросаны хаотически или располагаться двумя продольными рядами, а в некоторых случаях (при наличии светлой дорсомедиальной полосы) сливаться в две продольные тем-

[1] Рис. 9–14 см. между стр. 64–65.

ные полосы. Нередко в области затылка имеется пятно в виде перевернутой латинской буквы V (Λ-пятно). Для формы maculata часто характерны два пятна, проходящие от края глаз к срединной линии головы в виде двух прямых или изогнутых под углом полос. Могут присутствовать и дополнительные пятна на голове[1]. Степень проявления пятнистости также варьирует, особенно у разных видов (см. рис. 9–14), и пятна могут быть от очень четких до неясных, размытых. Естественно, что морфа maculata у разных видов несколько различна.

2. Hemimaculata (hm). Полупятнистая (см. рис. 9, *В*, 12, *Б*). Количество пятен заметно уменьшено: обычно их 2–5. Нередко исчезает или меняет форму Λ-пятно. Как правило, изменяются количество или размеры пятен на голове.

3. Burnsi (B). Чистая. Эта морфа названа по аналогии с таковой у Rana pipiens. Для нее характерно полное (или почти полное) отсутствие пятнистости на верхней части тела.

4. Punctata (P). Крапчатая. На верхней части тела вместе с крупными пятнами (или без них) присутствуют в большом количестве мелкие "точки" – крап.

5. Hemipunctata (hp). Полукрапчатая. Крапчатость количественно выражена слабо (см. рис. 10, *Е*) – число "точек" невелико.

Поскольку появление крапчатости (независимо от степени ее выраженности) не сопряжено с обычной пятнистостью (встречаются фенотипы МП, hmP, ВК(-Р), Mhp и hmhp), можно рассматривать появление этого фенотипа как генетически независимое. Если генетические факторы, обусловливающие редукцию пятнистости (появление фенотипа В), достаточно полно изучены у Rana pipiens, то для фенотипа punctata они неизвестны. Можно провести грубую аналогию с фенотипом kandyiohi леопардовой лягушки, когда вместе с обычной пятнистостью (или без нее) присутствует сложный мозаичный мелкий рисунок. Но крапчатость у Rana pipiens обычно или хорошо выражена, или полностью или вовсе отсутствует. У исследованных нами видов выражение ее варьирует сильнее. Истинный фенотип kandiyohi у лягушек умеренной зоны Палеарктики встречается весьма редко (рис. 13, *З*), тогда как морфа punctata более или менее обычна у всех видов. Так или иначе мы оцениваем частоту фенотипа Р независимо от частоты фенотипа М (т.е. морфа МР относится и к фенотипу М, и к фенотипу Р).

6. Striata (S). Полосатая (рис. 10, *В*, 11, *В*). Для этой морфы характерна светлая дорсомедиальная полоса, ограниченная рядами темных пятен, могущих сливаться в темные полосы (фенотипы MS, PS, hmS, hpS) или же без них (фенотип BS). Иногда полоса проходит не через все тело, а лишь от конца туловища до головы (до затылочного Λ-пятна). Правильнее такие особи относить к феноти-

---

[1] Пятнистость верха головы обычно варьирует сопряженно с пятнистостью спины, поэтому при дальнейшем рассмотрении полиморфизма мы ограничиваемся рисунком спинной части тела.

пу hemistriata (hs) (см. рис. 9, *Д*), но они крайне редки (встречено лишь несколько особей из просмотренных нескольких десятков тысяч), и для простоты изложения мы рассматривали их в совокупности с особями фенотипа striata.

Более существенным представляется другое. Степень выраженности спинной полосы весьма различна. У многих особей разных видов рода Rana (R. limnocharis, R. sylvatica, R. arvalis, R. amurensis, R. macrocnemis и др.) спинная полоса выражена очень четко, граница между полосой и основным фоном очень контрастна. В ряде случаев она, напротив, выражена очень нечетко, переход к основному фону плавный (R. temporaria, R. macrocnemis, R. chensinensis). Поэтому, несмотря на выделение фенотипа striata у изученных нами видов, мы не должны забывать о том, что для R. temporaria и R. chensinensis это выделение основано лишь на аналогии с фенотипом striata у других видов. Если генетическая природа четкой полосы более или менее определена, то для слабо выраженной полосы она неизвестна. Известно лишь, что при скрещивании особей Rana limnocharis со слабо выраженной полосой в потомстве появляются особи с очень четкой полосой и этому виду приписывается полиаллельная обусловленность названного признака (Moriwaki, 1953). В то же время фенотип striata (независимо от степени его выраженности) диагностируется достаточно легко[1], и частота его может анализироваться с достаточно полным основанием.

В целом выраженность спинной полосы возрастает в ряду dalmatina – temporaria – chensinensis – macrocnemis – arvalis и amurensis.

7. Rugosa (R). Бугорчатая. Эта морфа характеризуется различной степенью бугристости кожи. Бугорки могут быть сопряжены с пятнами (фенотипы MR, hmR, PR, hpR и т.д.), быть независимыми от них, встречаться у "чистых" особей (фенотип BR). Они могут быть разбросаны хаотически и располагаться рядами, особенно в случае присутствия спинной полосы (фенотип BRS, patrium).

Генетические факторы, определяющие структуру кожи, также не выяснены. Но признак этот варьирует прерывисто (гладкокожие и бугорчатокожие особи диагностируются легко), и поэтому он также удобен для анализа фенотипической структуры популяции. Поскольку он не связан с характером рисунка спины, частота его в дальнейшем анализируется нами отдельно (фенотипы R и O). Естественно, что в сочетании с другими признаками он образует многочисленные комбинации.

8. Nigricollis (NC) и nigriventris (NV). Темногорлые и темнобрюхие. Albicollis (AC) и albiventris (AV). Светлогорлые и светлобрюхие. Здесь следует лишь заметить, что, как правило, переходы от пигментации к ее отсутствию (см. рис. 9–14) редки, и независимо

---

[1] Методическое замечание: наиболее легко фенотип описывается на свежедобытых или влажных экземплярах. Помещение давно консервированного животного в воду часто имеет решающее значение при выяснении присутствия слабо выраженной полосы.

от степени выраженности пигментации (равномерная или пятнистая), мы выделяем два фенотипа: с пигментированным горлом (или брюхом) NC и NV и чистым – AC и AV.

Изучение имеющихся в нашем распоряжении серий по единой методике, основанной на выделении перечисленных выше морф, позволило нам обрисовать общую картину полиморфизма бурых лягушек, обитающих на территории СССР. Поскольку методика выделения морф отшлифовывалась в процессе работы, не у всех серий были проанализированы частоты всех фенотипов (например, сборы Rana arvalis Ю.С. Равкина, проведенные в 1970 г., просмотрены лишь для определения частоты фенотипа striata). Кроме того, в ряде случаев (например, у заполярных экземпляров Rana arvalis) отмечалось появление необычных фенотипов – пятна верха имели светлое пятно в центре и таким образом являлись скорее темными кольцами, чем пятнами. Эти особенности мы отдельно не рассматривали. Перечисленные обстоятельства (а также то, что не все видовые серии охватывают ареалы полностью в особенности для R. amurensis, R. dalmatina, R. chensinensis) не позволяют нам безоговорочно утверждать, что мы в совершенстве характеризовали фенотипическое разнообразие изученных видов. Но мы полагаем, что наши серии достаточно обильны и надежно характеризуют представляемые ими виды, отражая во всяком случае самое основное. По крайней мере такого рода попыток для изученных нами видов пока еще не предпринималось.

В результате анализа мы обнаружили значительную степень полиморфности у всех изученных нами видов. Те или иные фенотипические комбинации отображены в табл. 4. Из представленных данных отчетливо видно, что для бурых лягушек фауны СССР характерен четко выраженный параллельный полиморфизм. Прежде всего он проявляется в редукции спинного рисунка у всех видов. Во-вторых, у большинства видов проявляется с разной частотой и в разной степени развитая крапчатость. В-третьих, у всех видов присутствует или отсутствует светлая спинная полоса (лишь у Rana dalmatina ее всегда нет). У всех видов варьирует структура кожи (встречаются как гладкокожие, так и бугорчатокожие особи). И, наконец, у всех видов встречаются особи как с пигментированным горлом и брюхом, так и с непигментированным.

Проявление подобного рода параллелизма не следует считать неожиданным: многочисленные литературные данные сами по себе наводят на мысль об общности проявления полиморфизма у очень многих видов бесхвостых амфибий.

Приведенные здесь материалы обращают на себя внимание прежде всего тем, что из шести обследованных видов четыре обладают богатым набором фенотипических комбинаций (от 20 у R. chensinensis до 27 – у R. macrocnemis), тогда как остальные два – заметно обедненным (8 – у R. dalmatina и 12 – у R. amurensis).

Естественно, возникает необходимость истолкования причин этого существенного различия.

Таблица 4

Фенотипические варианты обследованных видов рода Rana

Фенотип	arvalis	temporaria	amurensis	chensinensis	dalmatina	macrocnemis
M	+	+	+	+	+	+
hm	+	+		+	+	+
B	+	+		+	+	+
MR	+	+		+	+	+
hmR	+	+		+	+	+
BR(=R)	+	+		+	+	+
MR	+	+		+	+	+
hmP	+			+	+	+
P(=BP)	+	+				+
MS	+	+	+	+		+
hmS	+	+	+	+		+
BS	+	+	+	+		+
PS	+		+	+		+
hPS	+	+	+	+		
MRS	+	+	+	+		+
hmRS	+		+	+		+
BRS	+	+	+	+		+
PR	+	+				+
hpR	+	+		+		+
MRP	+					+
hmRP	+					+
MPS	+	+				+
MRPS	+					+
hmhpS	+	+				
hP		+		+	+	
hmhpR						+
hmhp	+	+		+		+
PRS			+			+
hmPS						+
hmRPS			+			+
hmPR		+				+
MhP		+				
hPRS			+	+		

Обычно полагается, что степень полиморфности вида прямо пропорциональна разнообразию условий его обитания. С этой точки зрения можно было ожидать, что наиболее широко распространенные виды, чьи ареалы охватывают максимум ландшафтно-географических зон, будут характеризоваться наибольшей степенью полиморфности. Из обследованных видов относительно меньший (по площади) ареал имеют прыткая, малоазиатская и дальневосточная лягушки. Если первая из них более или менее мономорфна, то последние две весьма полиморфны. Напротив, сибирская лягушка, имеющая чрезвычайно широкий ареал, характеризуется относительной мономорфностью. Однако размер ареала сам по себе не является показателем ширины экологической ниши. Наибольшей информативной ценностью в

этом отношении обладает набор биотопов, заселенных видом. С этой точки зрения изученные нами виды существенно разнятся.

Rana macrocnemis, являясь видом, в той или иной мере приуроченным к горам (фактически весь ареал этого вида охватывает горные районы – Кавказ, Закавказье и Малую Азию), естественно, сталкивается со всем биотопическим разнообразием, характерным для гор в разных поясах. Она заселяет предгорные полупустыни (Даль, 1954; Папанян, 1961), предгорные широколиственные леса (Соболевский, 1929; Красавцев, 1939; Baran, 1969), встречается в культурных ландшафтах (Жукова, 1967; Велиева, 1975), обитает в поймах горных ручьев и рек, заселяет многочисленные горные озера, доходя до гольцов (Сатунин, 1905; Нестеров, 1911; Чернов, 1926; Алекперов, 1949, 1961; 1954; Банников, 1954; Молов, 1974; Эфендиев, Ищенко, 1974, и др.). Этот вид, безусловно, является эвритопным. Даже во время зимовок, как показали наши наблюдения, он занимает самые разнообразные биотопы – зимует в воде, в лесной подстилке и в ряде случаев – в норах грызунов.

Rana temporaria заселяет также очень широкий набор биотопов: от открытых пространств речных пойм, стариц и озер до темнохвойных лесов (Рузский, 1893; Терентьев, 1924; Румянцев, 1926; Крень, 1939; Цеми, 1939; Банников, 1948; Пащенко, 1955; Fromhold, 1959; Гайжаускене, 1968; Котляревская, 1969; Шалдыбин, 1972).

К числу эвритопных видов, безусловно, относится и остромордая лягушка Rana arvalis. Набор ее биотопов весьма широк – от пойм крупных рек и открытых озер степной и тундровой зон до предгорных лесов, где она заселяет многочисленные мелкие ручьи и временные водоемы. Обычна во всех частях ареала в мелколиственных, широколиственных и смешанных лесах, на болотах, торфяниках и в светлохвойных лесах. В противоположность травяной лягушке в темнохвойных лесах встречается реже (Кащенко, 1902; Чугунов, 1911, 1913; Румянцев, 1925; Цеми, 1939; Хозацкий, 1951; Гагина, 1955; Калецкая, 1958; Гаранин, 1961; Кушнирук, 1963; Berger, Michalowski, 1963; Кречмар, 1965; Искакова, 1967; Gelder, Oomen, 1970, и др.).

В настоящее время можно говорить и об эвритопности Rana chensinensis. Этот вид обитает в хвойных и смешанных (кедрово-широколиственных) лесах, заходя в предгорья и широко распространяясь на равнинах (Шурыгина, 1967; Коротков, 1972, 1974; Белова, 1972; Белова, Костенко, 1972).

Гораздо более стенотопным видом является прыткая лягушка – Rana dalmatina. В предгорьях Карпат она заселяет преимущественно открытые, хорошо прогреваемые пространства (опушки, большие поляны, припойменные участки). В очень влажных поймах, на болотах и под пологом леса встречается гораздо реже (Полушина, Кушнирук, 1963; Хозацкий, 1951; Obst, 1971, и др.).

Длительный учет амфибий, проведенный в разных зонах Западной Сибири, позволил установить, что по сравнению с остромордой

лягушкой сибирская Rana amurensis заселяет почти исключительно открытые низинные пойменные болота, редко заходя в надпойменные террасы (Равкин, Лукьянова, 1972, 1976). Для других частей ареала также отмечается ее приуроченность к поймам или же к крупным водоемам, где она обитает в узкой прибрежной зоне (Банников, 1958; Кривошеев, 1966; Белова, 1973, и др.).

Таким образом, из отечественных видов бурых лягушек четыре (R. arvalis, R. temporaria, R. macrocnemis, R. semiplicata) являются эвритопными, тогда как остальные два – стенотопными. Первая группа высокополиморфна, вторая – относительно мономорфные виды (Ищенко, 1973).

Естественно, что подобного рода корреляции должны устанавливаться на большем количестве видов, но сам по себе факт не вызывает возражений. К тому же имеются данные, свидетельствующие о наибольшем генетическом разнообразии видов амфибий, экологически наиболее пластичных (Inger et al., 1974).

Но, разумеется, набор комбинаций фенотипов еще не свидетельствует об истинном генетическом разнообразии вида. Появление какой-либо редчайшей комбинации практически может не влиять на общий фенотипический облик (и генетический состав) популяции. Правильнее оценить относительное обилие тех или иных комбинаций в общевидовом фонде фенотипов. Соответствующая обработка материала привела нас к следующим результатам.

У Rana dalmatina (см. рис. 12) из 275 особей 111 отнесены к морфе maculata (40,4%), 153 – к морфе hemomaculata (55,6%) и лишь 11 особей имели фенотип B (4%). Крапчатость (P) встречается только у 1 экз. (0,36%), неполная крапчатость (hp) – у 6 (2,2%). В собранной серии не оказалось ни одного экземпляра, принадлежащего к морфе striata. Несмотря на то, что у Rana dalmatina встречаются особи с просветленным участком кожи вдоль срединной линии туловища, полоса эта настолько слабо выражена, что фенотип striata у этого вида мы не выделяли. Все экземпляры имели белое, лишенное темной пигментации брюхо, лишь у некоторых особей на брюхе встречаются (при жизни) небольшие розовые пятна. Слабое развитие темной пигментации на горле отмечено лишь у 7 экз. (2,5%). Степень этой пигментации гораздо ниже, чем у других видов, в силу чего эта особенность отсутствует в видовом диагнозе. 13,1% особей имели в разной степени бугристую кожу спины, остальные – гладкую. Всего из собранной серии на долю фенотипов M, hm, MR и hmR пришлось 96,2% особей. Остальные морфы, встреченные у этого вида (MP, hp, hmP и B), составляют заметное меньшинство.

R. amurensis (см. рис. 12) также заметно мономорфна. Из обследованных 391 особей, собранных в Западной Сибири, Киргизии, Якутии и на Сахалине, 316 (80,9%) имели фенотип M (в разных сочетаниях), 53 экз. отнесено к морфе hemimaculata (13,6%). Полное отсутствие пятнистости (но при крапчатости) встречено лишь в 5,5% случаев. Фенотип punctata отмечен лишь у 4 особей, а hemi-

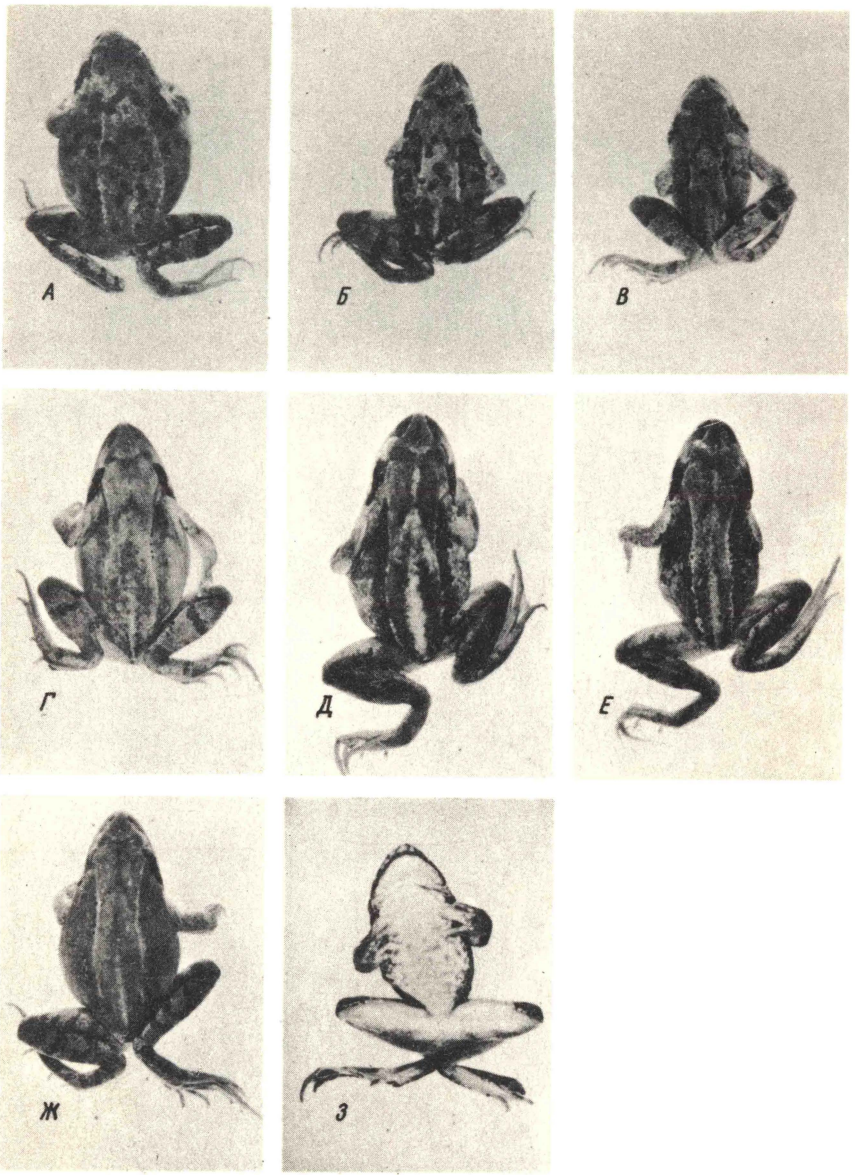
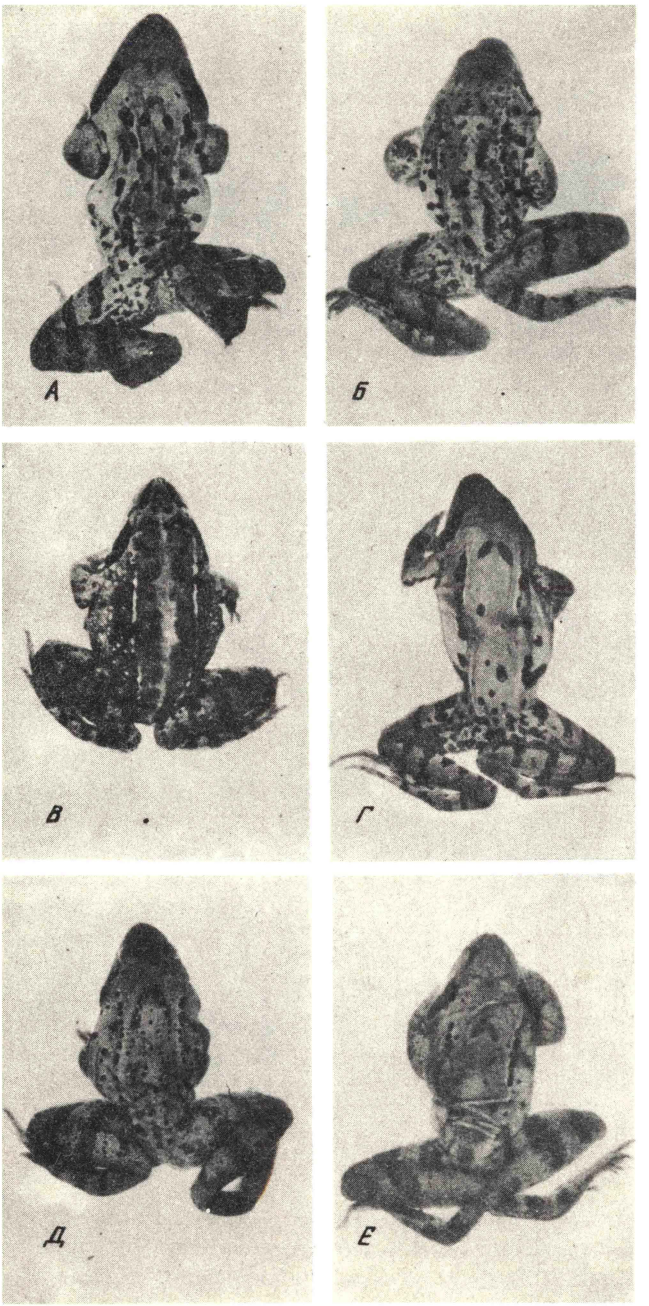


Рис. 9. Фенотипические вариации (морфы) Rana chensinensis.

А – Б – maculata (M); *В* – hemimaculata (hm); *Г* – burnsi (B); *Д* – hemimaculata-striata (hmS); *Е* – punctata-striata (Ps); *Ж* – burnsi (B); *З* – nigriventram (NV)


А
Б
В
Г
Д
Е

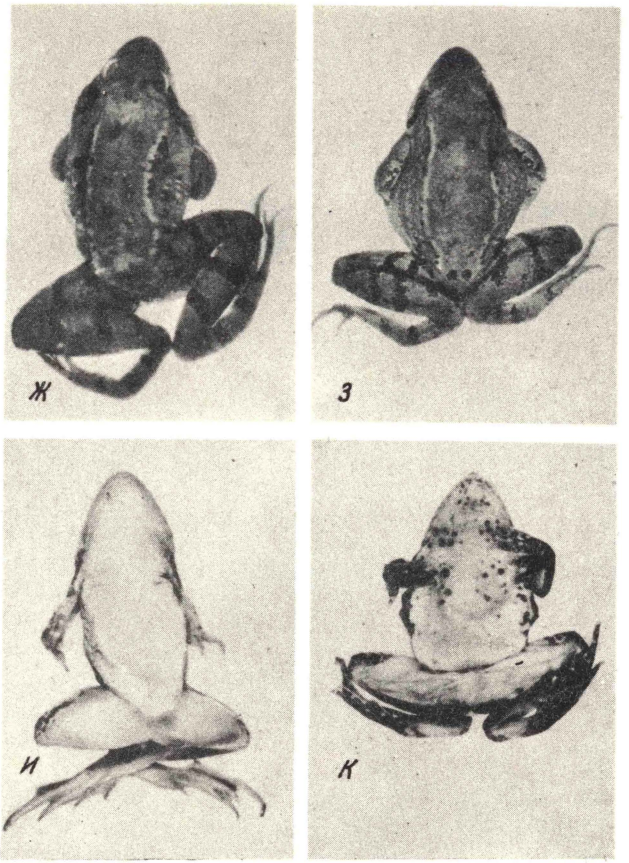


Рис. 10. Характерные морфы Rana macrocnemis
А – M; *Б* – MP; *В* – MS, *Г* – hm; *Д* – P, *Е* – hP; *Ж* – hmR; *З* – BR; *И* – ac/av, *К* – Nc/NV

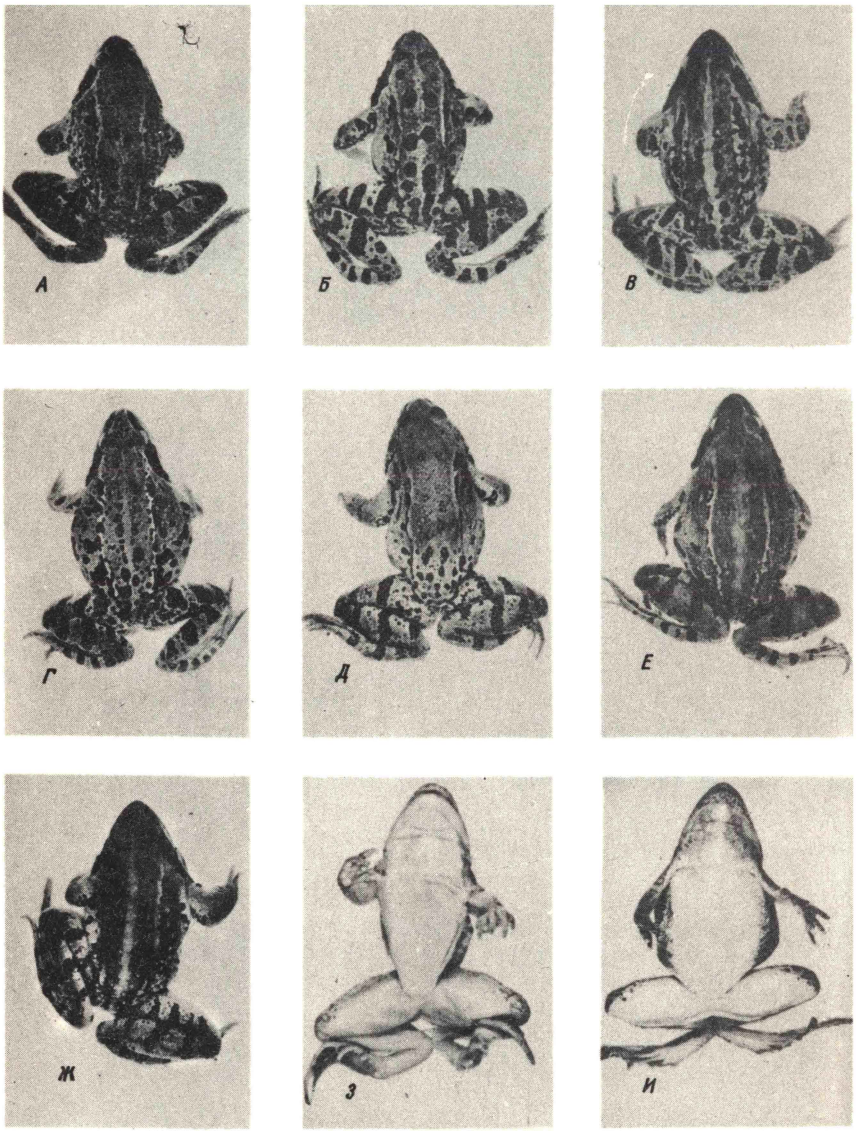


Рис. 11. Морфы Rana camerani
А–Б – M; *В* – MS; *Г* – MP, *Д* – hmP, *Е* – hmR, *Ж* – BS; *З* – ac/av, *И* – NC/av

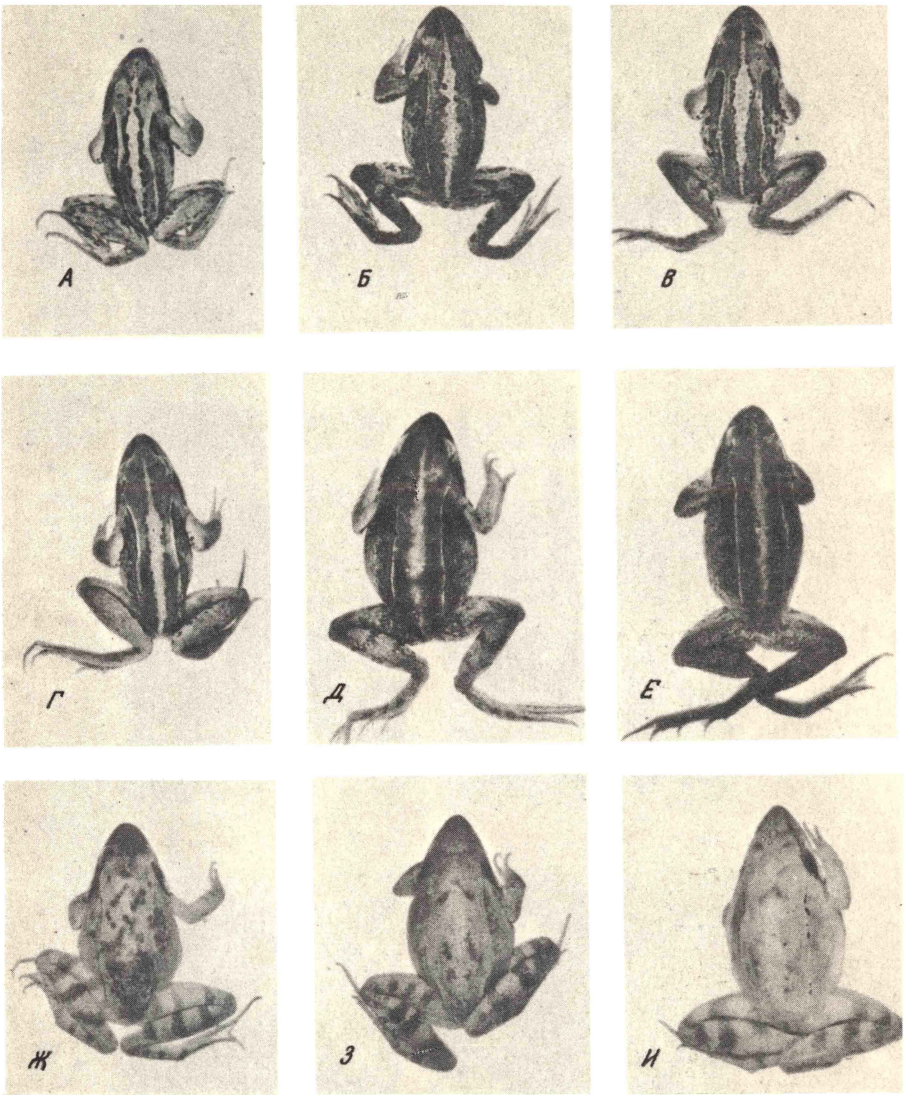


Рис. 12. Морфы Rana amurensis (верхний и средний ряды) и Rana dalmatina (нижний ряд)

А – MS; *Б* – hmS; *В* – PS; *Г* – hpS; *Д* – BS; *Е* – BRS; *Ж* – M; *З* – hm; *И* – B

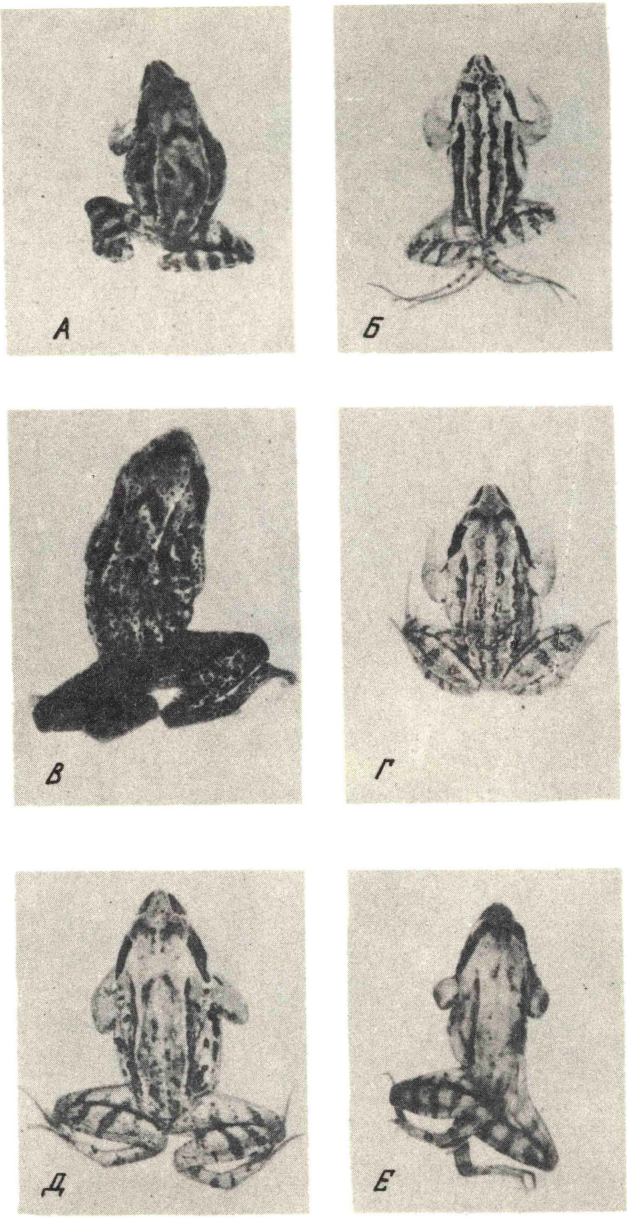
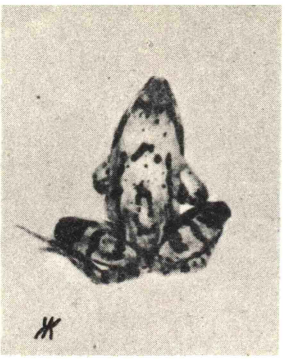
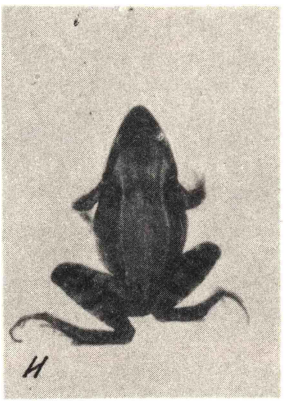


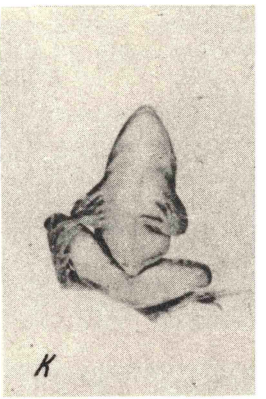
Рис. 13. Морфы Rana arvalis

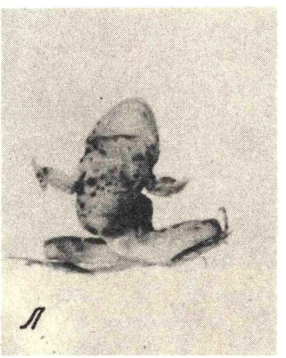
А – M; *Б* – MS; *В* – MP; *Г* – hmS; *Д* – hm; *Е* – B; *Ж* – hmhp; *З* – MP; *И* – B; *К* – AC/AV, *Л* – AC/NV, *М* – NC/NV

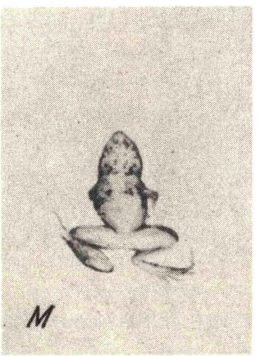

Ж

З


И


К


Л


М

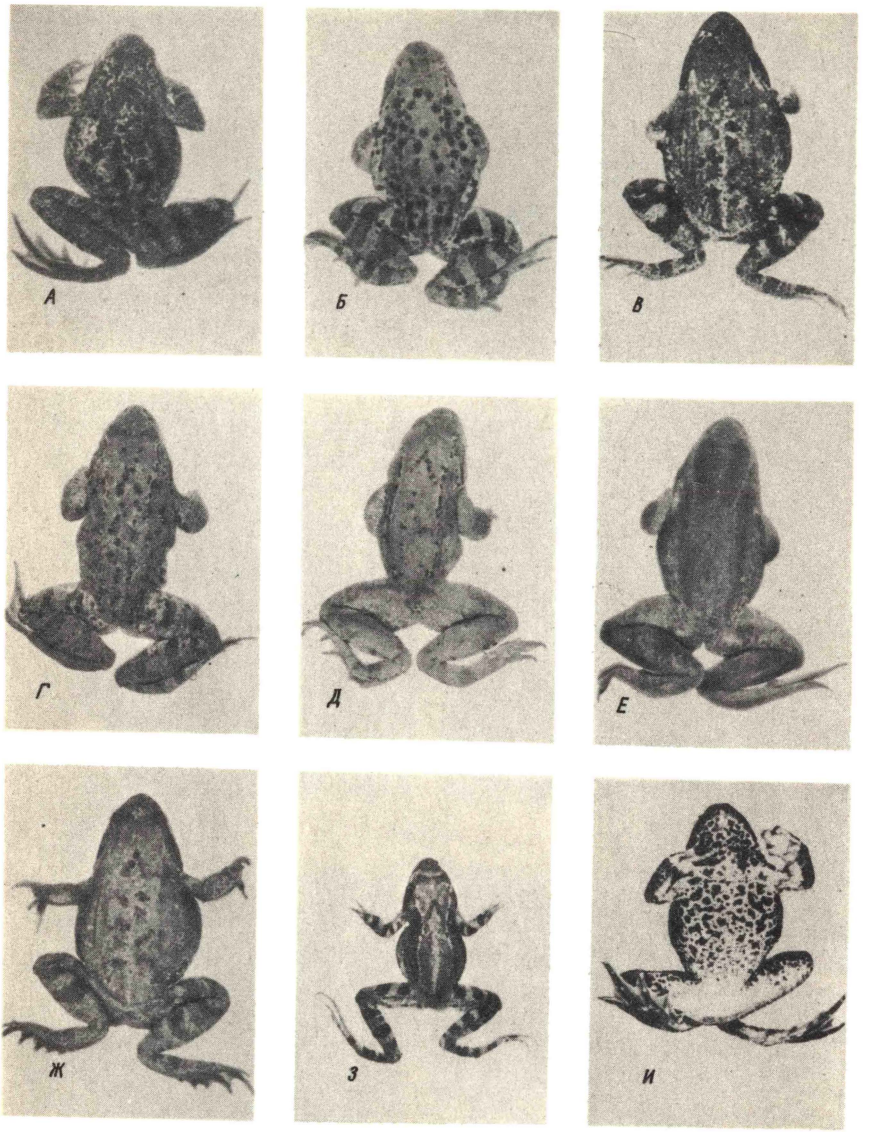


Рис. 14. Морфы Rana temporaria
А–Б – M; *В* – hm; *Г* – P; *Д* – hp; *Е–Ж* – B; *З* – hmRS; *И* – NA/NV

punctata – у 16. На всем ареале все особи имеют светлую спинную полосу, лишь у одного экземпляра из-под Фрунзе она отсутствовала. По-видимому, вид Rana cruenta практически на 100% состоит из морфы striata.

Бугорчатость кожи – очень характерный признак сибирской лягушки: она отмечена у 88,5% особей и, естественно, является скорее правилом, а не исключением, как у Rana dalmatina. В целом вид состоит из трех морф: MS (7,4%), MRS (73,2%) и hmRS (16,20%). На долю фенотипов hpS и hpRS приходится 4%, а на долю фенотипов BS, PS, PRS, hmPRS и BRS – всего 3,2% особей. Что касается темной пигментации на нижней стороне тела, то она отсутствовала у всех имеющихся у нас 34 сахалинских экземпляров; у всех западносибирских и якутских особей она, наоборот, присутствует. Лишь киргизская группа оказалась полиморфной по этому признаку: из 112 особей 42 совсем не имели пигментации на нижней стороне тела, у четырех особей было пигментировано только брюхо и у четырех – только горло, и, наконец, 63 особи имели полностью пигментированный низ тела.

Rana temporaria демонстрирует гораздо больший фенотипический спектр (см. рис. 14). Морфа maculata выражена в разной степени, но в целом для R. temporaria характерны в большинстве случаев четкие пятна, более резко выраженные, чем у этой морфы Rana dalmatina (см. рис. 12). Частота ее довольно велика. Из 493 экз. фенотип maculata имели 209 особей (42,4%), hemimaculata – 192 (38,9%) и burnsi – 92 особи (18,7%). Вариация punctata встречается не очень редко: фенотип P встречен у 5,7% особей и hp – у 7,3% особей.

Фенотип striata у этого вида в общем достаточно редок. Помимо того что по сравнению с этим фенотипом у R. amurensis он плохо выражен (см. рис. 12), как правило, он характеризуется полосой, проходящей не через все тело, а от конца туловища до его середины, реже до затылка, гораздо реже – до конца морды. Еще Буланже (Boulenger, 1898) отмечал, что среди R. temporaria имеются особи, фенотипически сходные с Rana arvalis, и приводил соответствующий рисунок. Такие варианты крайне редки, но даже у них полоса нечетко отграничена от основного фона. Общая частота этой морфы для вида – 2,4%. Фенотип rugosa – один из наиболее обычных и встречен у 161 из 493 особей (32,6%). Пигментация низа тела также обычна для Rana temporaria и, как правило, имеет характерный мраморовидный рисунок, хотя и не всегда четко выраженный (см. рис. 14). В целом по исследованным сериям она отмечена у 95,8% особей (4,2% имеют полностью чистую нижнюю поверхность тела).

Rana chensinensis полиморфна в той же мере, что и Rana temporaria, в силу чего (в дополнение к морфологическому сходству) отождествлялась с Rana temporaria. Морфа maculata выделяется легко (см. рис. 9, *А, Б*), хотя в целом встречается реже, чем у травяной лягушки (26,3%). Более обычна (56%) морфа hemimaculata, а фе-

нотип burnsi найден у 17,7% особей. Морфы punctata и hemipunctata у дальневосточной лягушки встречаются не часто – частота их равна соответственно 1,3 и 3,6%. С той же частотой, что и у Rana temporaria, встречается фенотип rugosa (32,0%). Но в отличие от травяной лягушки у Rana chensinensis гораздо чаще встречается фенотип striata (у 16,9% особей), в основном за счет островных популяций. Пигментация горла присутствует у 44% особей, брюха – у 53,2%, т.е. менее обычна, чем у Rana temporaria. Особи с чистым горлом и брюхом довольно часты и составляют 44,5%.

Rana macrocnemis, для которой отмечено наибольшее количество фенотипических комбинаций, большей частью представлена морфой maculata (73,6% от 2723 экз.). Морфа hemimaculata у этого вида составляет в среднем 24,1%, а burnsi – 2,3%. Неполнокрапчатые особи у этого вида крайне редки: встречено всего 2 экз.; напротив, нормально крапчатые (фенотип P) довольно обычны и составляют 16% особей.

Обычен для вида и фенотип rugosa, отмеченный у 20,2% особей. В среднем у 34,7% особей встречается морфа striata. Из обследованных нами видов Rana macrocnemis – единственный вид, у которого встречаются и типичная морфа stritata, и морфа pseudostriata (pdS) (нечетко выраженная полоса), причем обе встречаются в пределах одной популяции (в особенности в различных пунктах Северного Кавказа, реже в Закавказье). Кроме того, хотя мы и не располагаем обильными сериями младших возрастных групп (не сеголеток!) этого вида, тем не менее нами было неоднократно отмечено, что в северной части его ареала (в частности, в Баксанском ущелье) среди одно-, двухлетних особей фенотип S более обычен, чем pdS, а в старших возрастных группах наблюдается обратная картина.

Во многих популяциях Rana macrocnemis встречаются особи с пигментированным горлом: в среднем по обследованным популяциям частота их достигает 36,4%. Пигментация брюха, напротив, крайне редка и отмечена лишь у 8 из 2412 особей.

И, наконец, последний из обследованных нами видов, Rana arvalis, также обладает высокой степенью и полиморфности, и проявления различного рода фенотипических комбинаций. Из 7255 особей из разных частей ареала в пределах СССР 67,4% отнесены к морфе maculata, 19,4% – к морфе hemimaculata и 13,2% – к морфе burnsi. Бугорчатость кожи весьма обычна и отмечена у 68,8% особей. Крапчатость, хотя и явно выражена (см. рис. 13, *В*), встречается редко и отмечена лишь у 91 экз., но в некоторых популяциях частота этого фенотипа более или менее высокая (в окрестностях Киева достигает 4,4%). Характернейшая для остромордой лягушки морфа striata встречена у 37% особей, причем всегда хорошо выражена. Фенотип pds не отмечен ни разу. Пигментация горла в разной мере выражена у 29,1% особей, но пигментированное брюхо встречается редко и отмечено у 161 экз. (из них 157 – западносибирские) из всех просмотренных остромордых лягушек.

Таблица 5

Встречаемость морф с полным и редуцированным набором пятен в обследованных сериях бурых лягушек фауны СССР (число экземпляров)

Вид	Морфа			Всего
	B	hm	M	
R. arvalis	959	1404	4892	7255
R. amurensis	22	53	316	391
R. temporaria	92	192	209	493
R. chensinensis	92	292	137	521
R. dalmatina	11	153	111	275
R. macrocnemis	63	656	2004	2723
Всего	1239	2750	7669	11658

Общее представление о степени полиморфности изученных нами видов дает табл. 5. Здесь мы проанализировали относительное обилие фенотипов M, hm и B у всех изученных нами видов. Значение критерия согласия χ^2, рассчитанное для этих данных, оказалось равным 1004,5, т.е. с вероятностью более 0,999 можно утверждать, что такая особенность, как редукция количества пятен спины, у этих видов проявляется в разной мере. Такого рода обработку материала можно было бы продолжить, но приведенные выше данные убедительно свидетельствуют о том, что для изученных нами видов характерен не только параллельный полиморфизм, но и разная степень его проявления.

Бесспорно, что общевидовые характеристики должны быть составлены с учетом внутривидовой изменчивости. К рассмотрению различных экологических механизмов, регулирующих видовое и популяционное разнообразие, мы и переходим. Поскольку в пределах каждого вида бóльшую часть составляют несколько фенотипических комбинаций, в дальнейшем рассмотрении мы остановимся только на них.

ГЛАВА 4

СТРУКТУРА ВИДОВ И ФЕНООБЛИК ПОПУЛЯЦИЙ

Считается непреложным, что основная форма существования вида – популяция и отдельные популяции отличаются друг от друга тем, что находятся под различным (по силе и направлению) давлением отбора. Эта причина и является одной из важнейших, обусловливающих специфичность генетического состава популяций и их фенооблика. Естественно поэтому, что изучение генетической специфики популяций (различными средствами – от обычных морфологических до сложных биохимических и цитогенетических) имеет огромное значение при определении относительной роли различных эволюционных факторов, так же как точное определение границ популяций в природе. Последнее важно прежде всего потому, что популяция ныне воспринимается не только как основная единица эволюционного процесса, но и как основной объект хозяйственной деятельности человека, связанной с живой природой. В первую очередь это касается промысловых видов.

Один из наиболее распространенных приемов определения границ популяций – изучение фенооблика популяции, выраженного соотношением частот отдельных морф. При этом возникновение иного соотношения морф на каком-либо участке ареала вида рассматривается как переход от одной популяции к другой, особенно в случае отсутствия каких-либо миграционных барьеров. Разумеется, эти различия должны существовать длительное время и оцениваться на фоне хронографической изменчивости (Шварц, 1963). При всей надежности этого метода трудоемкость его очевидна. Недостаток этого приема заключается еще и в том, что, как правило, полиморфизм изучается по ограниченному числу локусов. Как известно, концепция подвида критиковалась по причине разной географической изменчивости разных признаков (границы подвидов определяются границами распространения тех признаков, которые изучаются; Береговой, 1967). Аналогичная картина может сложиться и при определении границ популяций: границы распространения разных морф могут не совпадать.

С другой стороны, изучение значительно удаленных друг от друга внутривидовых группировок, в особенности у видов с малой миграционной способностью и при наличии явных миграционных барьеров, хотя и оставляет основания для критики, тем не менее оправданно, так как в этих случаях вероятность работы с разными популя-

циями достаточно велика. Поскольку наши серии собраны в пунктах, отдаленных один от другого многими десятками и сотнями километров, мы с полной уверенностью рассматриваем их как выборки из самостоятельных популяций. Так, выборки Rana arvalis, R. temporaria, R. amurensis и R. chensinensis взяты из пунктов, далеко отстоящих друг от друга, в некоторых случаях на тысячи километров (см. рис. 1, 2); и вероятность миграций особей на эти расстояния ничтожна. Поэтому мы рассмотрим здесь изоляцию групп лишь на примере малоазиатской лягушки – Rana macrocnemis.

Популяция, расположенная на высоте 860 м над ур. м., занимает серию водоемов близ оз. Верхнего (среднее течение р. Черека, левого притока р. Терека, Кабардино-Балкарская АССР), а также ряд заливов этого озера. Вне периода размножения взрослые особи держатся на прибрежных лугах, а неполовозрелые – на границе буковых лесов, обрамляющих озеро. Сеголетки при расселении отходят от мест выплода по системе горных ручьев в лес на расстояние до 1 км. Возможные миграции и размножение мигрантов не имеют последствий, поскольку на протяжении нескольких километров отсутствуют постоянные водоемы, а икра, отложенная во временные водоемы, полностью погибает или же полностью гибнут личинки. Миграции взрослых особей ограничены также горными реками, прорезающими лесные массивы и образующими глубокие ущелья. С другой стороны предел расселению устанавливает верхняя граница леса; в альпийском поясе в районе оз. Верхнего подходящие места для размножения амфибий отсутствуют. Как показал учет 1970–1972 гг., в период размножения в популяции присутствует около 8000 половозрелых особей, причем около 65% особей обитает на участке протяженностью около 500 м, 25% – размножаются во временных водоемах (мигранты) и потомства не оставляют, и лишь около 10% особей размножаются примерно в 3 км от основной части территории, занятой популяцией. Дальнейшее их продвижение ограничено обширными сельскохозяйственными угодьями, многочисленными постройками и особенностями рельефа (преимущественно отвесными скалами). Подавляющее большинство особей зимует в оз. Верхнем (Молов, Ищенко, 1973; Ищенко, Щупак, 1975).

Популяция, расположенная на высоте 1500 м, заселяет пойму р. Баксана близ с. Верхний Баксан. Перемещения особей в силу особенностей рельефа возможно только вдоль русла реки и ограничено, как и в первом случае, сельскохозяйственными угодьями и многочисленными постройками. Поэтому особи, обитающие на высоте 1800 м, в 10 км выше с. В.Баксан по течению р. Баксана, мы рассматриваем в качестве самостоятельной популяции, тем более что они занимают относительно небольшую территорию (около 1 км^2), ограниченную как хребтами, так и поселками.

Популяция, обитающая на высоте 2400 м, находится всего в 12 км от с. Верхний Баксан, но обмен особями между этими пунктами, по крайней мере в весенне-летний период, практически исключен, так как между ними проходит р. Адырсу (правый приток

р. Баксана), которая является для R. macrocnemis непреодолимой преградой. Особи, обитающие на высоте 2400 м, занимают серию мелких водоемов в пойме р. Адырсу и вне периода размножения находятся среди пойменных кустарников и на лугах. Расселение вверх по течению р. Адырсу невозможно из-за близости гольцового пояса. Единственная, на наш взгляд, возможность миграции появляется зимой, когда при малом течении реки особи, зимующие в воде, могут по дну перебраться на другой берег. Как нам удалось установить в начале октября 1972 г., в зимовальных водоемах при температуре воды 2–3° малоазиатская лягушка сохраняет высокую подвижность и свободно перемещается по дну. Аналогичные перемещения отмечены и для Rana chensinensis (Коротков, 1974).

Изученные нами закавказские популяции этого вида очерчены еще более резко. Особи, обитающие на высоте 1300 м, собраны нами близ сел Джрвеж и Вохчаберт, в 8 км севернее Еревана. Здесь они заселяют серию водоемов и их прибрежные участки, преимущественно тростниковые болота, окруженные характерными предгорными полупустынями и распаханными землями. Значительная сухость окружающих территорий не позволяет здесь малоазиатской лягушке вне периода размножения удаляться от водоемов более чем на несколько метров. Передвижения от изолята к изоляту возможны только по скудной оросительной сети, которая нередко перекрывается. Вся популяция занимает участок протяженностью не более 1,5 км и шириной 100–150 м.

R. macrocnemis, собранная на побережье оз. Севан (1971–1973 гг.), заселяет пойму р. Дзкгнагета близ с. Цовагюх (северо-западная часть оз. Севан). Выход за пределы поймы ограничен горами (в течение лета 1973 г. во время многочисленных экскурсий, проведенных специально для определения границ расселения особей этой популяции, мы не встретили ни одной особи, заходящей на склоны). Передвижение вниз по пойме невозможно, так как заселенный видом участок расположен в нескольких сотнях метров от побережья озера, представляющего собой преимущественно открытые галечники. Передвижение вверх по пойме возможно, но ограничено резким сужением ущелья и самой поймы и, следовательно, количеством подходящих мест для размножения. Вся территория, заселенная здесь Rana macrocnemis, насчитывает около 2,5 км^2 и на этой площади размножается около 30 000 зрелых особей.

Популяция, расположенная на высоте 2800 м, заселяет пойму р. Манташа на северном склоне г. Арагац, и естественной преградой для составляющих ее особей является крупное водохранилище с плотиной, берега которого почти вплотную примыкают к крутым склонам ущелья. Вверх по течению ущелье резко сужается, и к пойме вплотную подходят гольцы. Из этой популяции в какой-то мере вероятен выход особей вниз по течению реки, но притоку особей сильно препятствует плотина.

Не меньшую степень самостоятельности проявляют и обследованные группы дальневосточных лягушек. В частности, две груп-

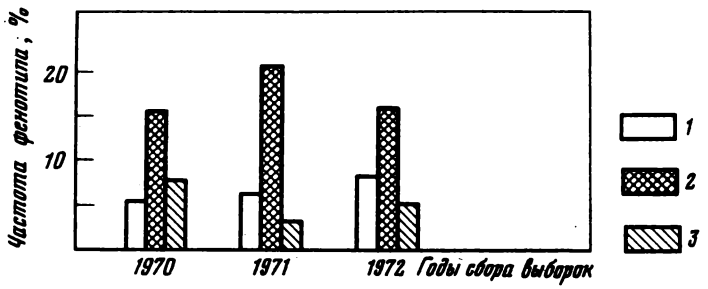


Рис. 15. Встречаемость различных морф в популяции Rana macrocnemis в разные годы (в % от объема выборок)
1 – burnsi (B); *2* – punctata (P), *3* – striata (S)

пировки, обловленные на о-ве Кунашир, разделены участком пихтовых лесов протяженностью около 10 км. Одна из них заселяет открытую пойму ручья, окаймленную пихтарником и ограниченную морским побережьем, другая – берега озера, вокруг которого расположены помимо темнохвойных лесов верховые болота, где дальневосточная лягушка редка. С другой стороны озеро примыкает к океаническому побережью, от которого отделено небольшой перемычкой.

Эти примеры достаточно убедительно свидетельствуют о том, что при прерывистом распределении подходящих биотопов амфибии, в том числе и обследованные нами виды, проявляют тенденцию к образованию изолированных поселений, на базе которых возможно (и осуществляется) длительное самовоспроизводство (первейшее условие для этого – наличие постоянных мест икрометания).

Одна из важнейших характеристик популяции – относительно высокая стабильность общего генофонда популяции на протяжении ряда поколений. Она описана при изучении полиморфизма моллюсков (Goodhart, 1956), насекомых (Ford, 1964; Новоженов, 1972) и других групп животных. Из амфибий в этом плане достойна упоминания безлегочная саламандра (Plethodon cinereus), у которой соотношение цветовых фаз по годам варьирует в довольно узких пределах (Brown, 1965). В некоторых случаях высокая стабильность фенооблика популяции отмечается довольно длительное время измеряемое тысячелетиями (Wolda, 1969).

Наши данные в этом отношении невелики, но и они довольно убедительно говорят о том, что мы имеем дело со стабильными популяциями. Так, сборы особей, проведенные в популяции R. macrocnemis в 1970-1972 гг. в период размножения на высоте 860 м (соответственно 345, 569 и 1346 особей), позволили установить, что морфа burnsi составляла в выборках соответственно 5,2, 6,2 и 8,9%; морфа punctata – 15,7, 20,4 и 16,2%, морфа striata – 7,2, 3,2 и 5,0% (рис. 15). В популяции Rana arvalis, заселяющей бе-

Таблица 6

Число полосатых (S) и бесполосых (+) особей в популяции остромордой лягушки (Rana arvalis) (Челябинская обл., биостанция Миассово) в разные годы

Год обследования	S	+	Всего
1966	434	580	1014
1967	224	286	510
1969	186	229	415
1971	354	539	893
Всего	1198	1634	2832

рега оз. Большое Миассово (Челябинская обл.), сборы проводились в течение ряда лет в период, когда выход молодняка на сушу практически заканчивался (первая половина августа), и животные отлавливались постоянно в одном и том же биотопе (в местах нагула перед зимней спячкой). При этом во все годы работы нагрузка на популяцию была равной (вылавливались все встреченные особи)[1]. При анализе собранного материала оказалось, что частота морфы striata в целом по популяции остается практически неизменной (табл. 6). Значение критерия χ^2 для этих данных равно 4,325, т.е. вероятность того, что в целом в популяции существенно колеблется частота фенотипа striata, составляет менее 0,95.

Таким образом, стабильность фенооблика исследуемых групп наряду с их изоляцией убеждает в том, что изученные нами серии характеризуют самостоятельные популяции, а не их подразделения. Кроме того, практически все изученные нами серии представляют собой разновозрастные группы, т.е. возможные ошибки в оценке фенооблика популяции из-за случайного попадания в выборку какой-либо одной возрастной группы были исключены.

Многочисленные данные, накопленные биологами, свидетельствуют о том, что если какой-либо вид полиморфен, то распределение морф по ареалу, как правило, неравномерно. Иными словами, случаи, когда многочисленные популяции вида имеют одинаковый фенооблик, являются скорее исключением, чем правилом. Безусловно, они представляют существенный теоретический интерес, но обычно легче поддаются анализу более или менее стандартные ситуации, когда отдельные популяции проявляют свою специфику в характерном для них фенооблике. Изученные нами виды не составляют в этом плане

[1] Это обстоятельство важно, так как существуют указания, что интенсивность вылова оказывает влияние на соотношение морф в выборке (Wendelken, 1968; Williams et al., 1968).

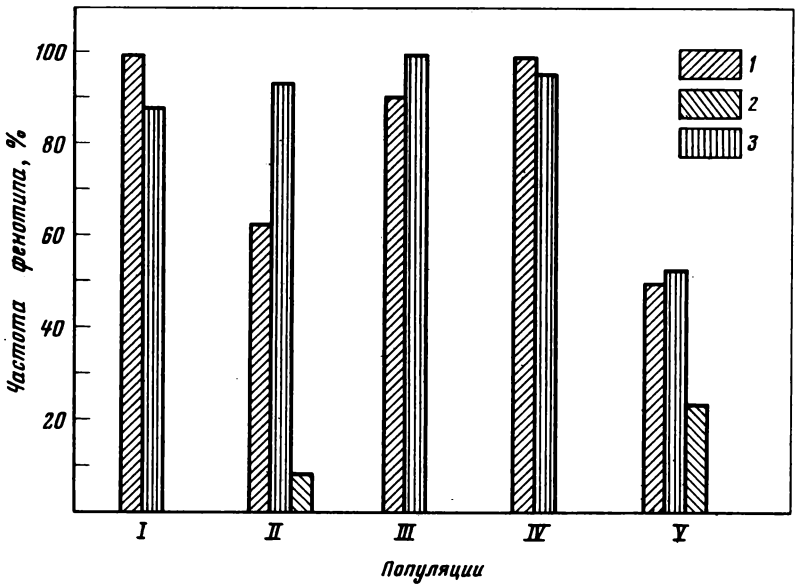


Рис. 16. Фенотипическая характеристика популяций Rana amurensis (встречаемость фенотипа в % от объема выборок)

I – Фрунзе, n = 114; *II* – Якутск, n = 112; *III* – Томская обл., n = 79; 1972 г.; *IV* – Томская обл., n = 31, 1920 г.; *V* – о. Сахалин, n – 34; *1* – maculata (M); *2* – rugosa (R); *3* – punctata (P)

исключения. Ниже мы приводим данные, характеризующие распространение морф в пределах ареалов этих видов.

Относительно R. dalmatina мы ничего не можем сказать, так как располагаем всего лишь одной серией, а исследования полиморфизма этого вида не проводились.

R. amurensis в силу своей малой полиморфности проявляет существенную популяционную однородность (рис. 16). Как видно из диаграммы, весьма удаленные друг от друга популяции (г. Фрунзе, север и юг Томской обл.) очень схожи прежде всего своей высокой фенотипической однородностью: в них полностью отсутствуют фенотипы P и hp и редки уклонения от фенотипа M. Значительно удаленные друг от друга якутские и сахалинские особи также проявляют значительное сходство: и у тех и у других обычна редукция пятен спины и появление крапчатости. Наибольшую степень фенотипической разнородности проявляет сахалинская группа – в ней наиболее обычны уклонения от нормальной морфы (MR). Небольшой объем выборки (34 экз.) здесь является скорее преимуществом, чем недостатком – даже на таком материале удалось уловить существенное фенотипическое разнообразие. В целом же серии Rana cruenta взяты из ограниченного числа точек громадного ареала. Можно лишь констатировать наибольшее фенотипическое разнообразие у островной популяции.

Серии, характеризующие полиморфизм популяций Rana arvalis (табл. 7), охватывают преимущественно восточную часть ареала – Урал, Западную и Среднюю Сибирь, но вместе с тем характеризуют остромордую лягушку из нескольких ландшафтно-географических зон. Согласно Стугрену (Stugren, 1966), в восточной части ареала преобладает морфа striata, которая является исходной для этого вида. Но поскольку, по Стугрену, четкой корреляции между частотой морфы striata и характером зоны, заселенной популяцией, нет, им высказывалось предположение, что соотношение этих морф определяется только действием генетико-стохастических процессов.

Приведенные здесь данные прежде всего свидетельствуют о том, что сравнимые популяции проявляют высокоспецифичный фенооблик. Частоты всех фенотипов варьируют географически, однако, в противовес мнению Стугрена, самые восточные популяции не характеризуются наибольшей частотой морфы striata. Напротив, в популяциях, занимающих поймы Енисея и Ангары, она встречается достаточно редко. Большой объем и разновозрастность выборок исключают возможность ошибки. Ни для одной морфы частота ее не проявляет закономерного географического варьирования. Лишь на небольшой части ареала Rana arvalis (вдоль Уральского хребта) отмечено закономерное уменьшение частоты морфы striata с юга на север в старших возрастных группах (Топоркова, 1965). Тем не менее это не означает, что специфика популяций определяется действием генетико-автоматических процессов. Общеизвестно, что один и тот же генотип в разных популяциях может иметь разную селективную ценность, и действие отбора в этом случае отнюдь не исключается[1].

Лишь по частоте фенотипа rugosa обследованные популяции более или менее сходны, и общую картину нарушает лишь киевская популяция, в которой частота этого фенотипа крайне низка (27,8%). Как уже отмечалось выше, в этой популяции с вполне реальной частотой (4,3%) встречается морфа punctata, в остальных популяциях присутствующая в крайне незначительных количествах (0,1–1,2%)[2].

Так же высокоспецифичны по своему фенооблику популяции травяной лягушки (R. temporaria) и дальневосточной лягушки (R. chensinensis) (рис. 17, 18). И здесь мы можем констатировать лишь заметное отличие популяций друг от друга, не располагая материалом для суждения о закономерностях географической изменчивости. Однако если сравнить популяции R. temporaria, обитающие примерно на равной долготе (белорусские экземпляры – с ленинградскими и свердловские – с особями с Полярного Урала; см. рис. 17), то у северных особей отмечается в обоих случаях несколько меньшее количество особей фенотипа rugosa и большее – striata.

---

[1] К этому вопросу мы вернемся при обсуждении адаптивной ценности отдельных морф.

[2] По устному сообщению В.А. Межжерина, предоставившего нам серию Rana arvalis из-под Киева, собранную на левом берегу Днепра, на противоположном берегу морфа punctata вообще не встречается.

Таблица 7

Фенотипический состав различных популяций остромордой лягушки (Rana arvalis) (частота фенотипов, в % от общего объема выборки)

Место сбора материала	n	Фенотипы					
		B	hm	M	R	S	NC
Туруханский р-н, 1974 г.	344	12,1	48,2	39,7	84,5	15,2	17,2
Юг Туруханского края, 1975 г.	470	2,7	41,9	55,4	76,3	37,7	27,2
Пойма р. Чуны, притока р. Ангары, 1971 г.	647	13,3	10,5	76,2	74,2	6,5	33,9
Юг Томской обл., 1970 г.	4067	-	-	-	-	45,4	-
Низовья р. Иртыша, 1971 г.	1885	19,6	11,3	69,1	80,6	59,2	30,3
Среднее течение р. Оби, 1972	1920	9,4	15,5	75,1	62,7	51,5	8,3
р. Хадыта	156	2,3	30,2	67,5	97,5	38,5	4,6
С. Полноват, 1973 г.	1126	6,6	19,1	74,3	91,0	52,9	71,6
Свердловск	195	14,8	44,5	40,7	89,4	22,1	4,3
С. Миассово, 1971 г.	893	26,6	25,2	48,2	80,0	39,8	32,2
Хребет Зилаир	147	21,1	37,4	41,5	89,8	35,4	34,7
Оз. Бускуль	158	8,3	15,1	76,6	98,0	71,0	0
Ст. Баталы	294	6,8	20,4	72,8	98,6	67,0	4,4
Ст. Бурли	232	3,5	14,2	82,3	99,3	69,8	4,7
Оренбург	33	27,3	45,4	27,3	94,0	81,8	0
Киев	1054	4,4	29,1	66,5	27,8	5,1	36,8

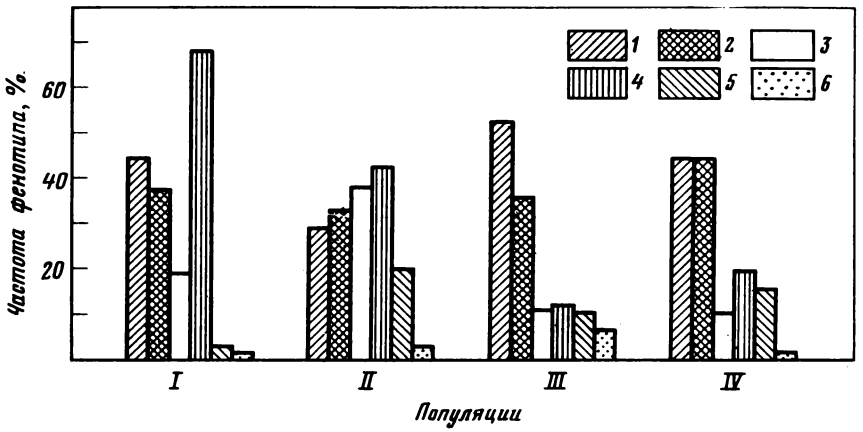


Рис. 17. Фенотипическая характеристика популяций Rana temporaria
I – Свердловск, n = 83; *II* – Полярный Урал; *III* – Ленинград, n = 108; Белоруссия, n = 142
1 – M, *2* – hm, *3* – B; *4* – R; *5* – P; *6* – pdS

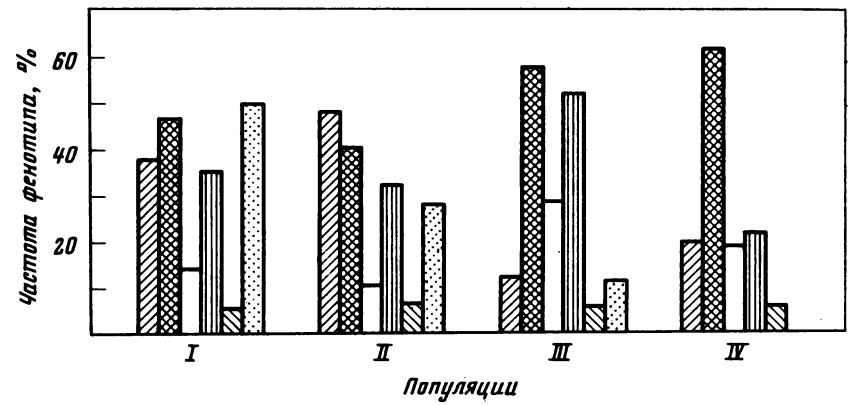


Рис. 18. Фенотипический состав популяций Rana chensinensis
I – о. Кунашир; *II* – о. Сахалин; *III* – Хасанский р-н; *IV* – Комаровка
Остальные обозначения здесь и на следующих рисунках те же, что и на рис. 17

Для R. semiplicata прежде всего заметны отличия островных популяций от материковых, особенно по частотам фенотипов B, hm и M и по количеству морфы striata. Для последней прослеживается некоторое уменьшение ее доли в популяциях с продвижением на север (рис. 18).

Несколько иная картина наблюдается в популяциях R. macrocnemis (рис. 19). Прежде всего популяции Северного Кавказа сущест-

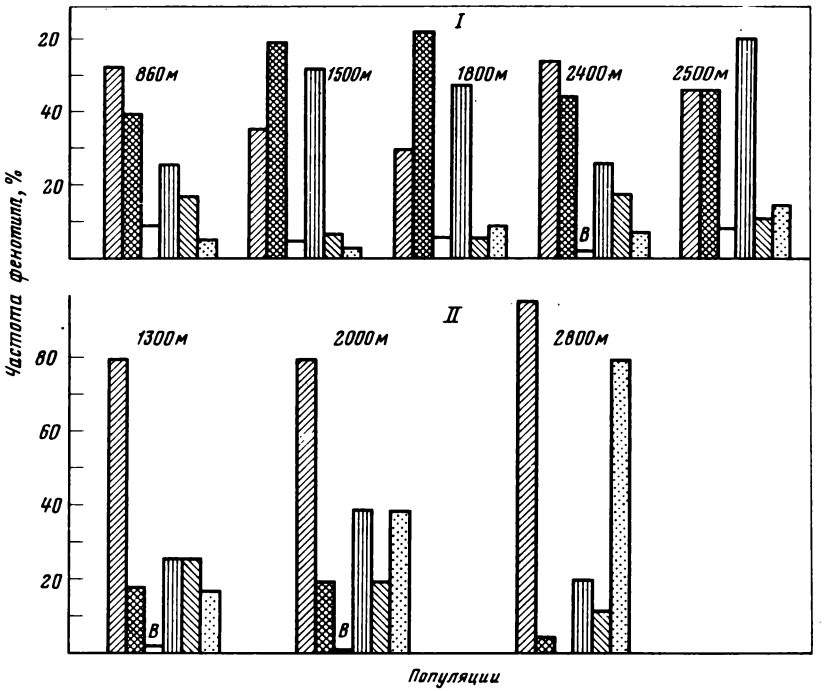


Рис. 19. Фенотипический состав популяций Rana macrocnemis
I – Северный Кавказ; *II* – Закавказье

венно отличаются от популяций Закавказья по частотам фенотипов M, R и S. При этом наиболее близко расположенные популяции Северного Кавказа с высот 1500 и 1800 м, к тому же относительно недавно изолированные, проявляют наибольшее фенотипическое сходство. Другие сравнения дают более существенные различия.

Обращает на себя внимание другое. В популяциях Северного Кавказа морфа striata хотя и малочисленна, но в общем встречается чаще на больших высотах. У закавказских популяций зависимость частоты фенотипа S от высоты над уровнем моря прослеживается явно[1]. Нечеткость проявления этой корреляции среди популяций Северного Кавказа может быть связана с тем, что эти популяции, помимо того, что они обитают на разных высотах, отличаются еще и характером местообитаний (занимают предгорные широколиственные леса, хвойные леса и альпийские луга), в то время как закавказские популяции, обследованные нами, заселяют исключительно открытые пространства. Распределение морф, в особенности морфы striata, у этого вида наводит на мысль, что генетический состав

[1] Сходная закономерность отмечена и у Eleutherodactylus bransfordii (Savage, Emerson, 1970).

популяций у него определяется действием отбора на выживание в определенных климатических и биоценотических условиях.

Данные, приведенные в этом разделе, прежде всего позволяют оценить масштаб межпопуляционных различий. Однако главной задачей для нас остается выяснение путей становления и механизмов поддержания стабильного популяционного генетического состава (фенооблика). Результаты, приведенные здесь, в равной мере можно толковать и с позиций учения о дрейфе генов и как результат действия отбора и изоляции. Но, насколько свидетельствуют многочисленные данные популяционной экологии (Шварц, 1969; Наумов, 1973), популяция обладает не меньшей структурной сложностью, чем вид, и отдельные внутрипопуляционные группы при определенных обстоятельствах могут находиться в условиях относительной изоляции, могут выступать в качестве "основателя" популяции (при резких нарушениях структуры популяции) и часто находятся под различным давлением отбора. Поэтому в той же мере, как изучение структуры вида необходимо для понимания его целостности, так и изучение структуры популяции необходимо для понимания ее специфики и единства – как морфологического, так и функционального.

ГЛАВА 5

ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ

Экологическая дискретность популяции[1] как фактор ее стабилизации в настоящее время установлена на многих видах живых организмов и, более того, учитывается в ряде популяционных моделей (Vuilleumier, 1973). В то же время конкретные зависимости между структурой популяции и ее генетическим составом описаны явно недостаточно (односторонне и на ограниченном числе объектов). Представляется крайне важным установление относительной роли различных внутрипопуляционных групп (или различных типов дробления популяции) в поддержании стабильного генетического состава. Для этого прежде необходимо рассмотреть роль каждого типа дробления популяции в отдельности.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОТДЕЛЬНЫХ ХРОНОГРАФИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ

Генетическая специфика отдельных генераций и возрастных групп во многих случаях остается неопределенной. Как правило, она устанавливается на основании изучения полиморфизма животных, одновременно существующих в популяции, но рекрутированных в нее в разное время, или же сравнением полиморфизма одной генерации на разных стадиях ее существования. Так, Меррелом и Роделлом (Merrell, Rodell, 1968) установлено, что частота гена B в популяции Rana pipiens Schr. (взрослые особи) осенью перед зимовкой равна 0,028, а весной, в период размножения, она достигает 0,043(Δp = =0,015). Авторы объясняют это изменение сезонным сдвигом давления отбора, но этот результат может быть простым следствием различной смертности во время зимовки отдельных возрастных групп, каждая из которых может характеризоваться различным и специфичным генетическим составом. Другие случаи сдвига направления сезонного отбора, описанные для амфибий (Jameson, Pequegnat, 1971), также не сопровождались анализом сезонной динамики возрастной

[1] Здесь и далее под экологической дискретностью мы понимаем естественную дробимость популяции на различные группы: половые, возрастные, биотопические, этологические и т.д.

структуры. Имеются лишь отдельные указания на стабильность генетического состава разных возрастных групп в популяциях.

В то же время варьирование возрастной структуры во времени – явление достаточно обычное, и на его основе и была сформулирована идея возрастного отбора (Anderson, King, 1970). Тем более необходимым становится выяснение вклада отдельных возрастных групп в общий генофонд популяции.

Уже на первом этапе наших исследований мы установили существенную разницу в генетической структуре отдельных возрастных групп в популяции R. arvalis (Шварц, Ищенко, 1968). В дальнейшем нами был накоплен обильный аналогичный материал, результаты обработки которого мы здесь приводим.

Прежде всего следует оговориться, что возрастная структура популяции (точнее, выборок из них) определялась нами на основе изучения размерного состава собранных серий. Как уже отмечалось, подавляющее большинство материала собрано или весной, в период размножения, или в конце лета, незадолго перед уходом животных на зимовку. В первых случаях мы имели дело только с половозрелыми животными, во втором – со всеми возрастными группами, от сеголеток до самых старых включительно. Естественно, что анализ кривых распределения приводит к известным ошибкам, но принципиального значения это не имеет, так как мы можем разделять животных на заведомо крупных и мелких и с большой уверенностью рассматривать их как разновозрастных. Кроме того, ошибки подобного рода, допускаемые одним исследователем, всегда происходят "в одну сторону" и влияние их тем самым заметно нивелируется.

В то же время при анализе осенних выборок необходимо иметь в виду, что вскоре после выхода на сушу сеголетки начинают активно мигрировать (в этом отношении один из рекордсменов среди лягушек – молодняк R. pipiens, мигрирующий от мест выплода на расстояние от 800 м до 5,2 км, Dole, 1971). Поэтому при сборе материала в довольно узкий промежуток времени можно столкнуться лишь с небольшой группой сеголеток, например или только что покинувших водоемы, или давно мигрировавших от них и, естественно, успевших заметно вырасти, что разумеется, отразится на определении размеров тела этой возрастной группы. Поэтому наиболее надежные данные в этом отношении могут быть получены в результате длительного сбора материала в разных биотопах. Безукоризненными нам представляются сборы Ю.С. Равкина, так как посредством ловчих канавок и цилиндров отлавливались практически все мигрирующие в каждом биотопе особи[1].

---

[1] Пользуясь случаем, считаем необходимым заметить, что результаты маршрутного учета амфибий, как и оценка возрастной структуры собранных во время них выборок, широко используемые зоологами, практически всегда дают явно ошибочные рузультаты. Это вызывается тем, что бесхвостые амфибии (из обследованных

Что касается периода размножения, то в это время размерно-возрастная структура популяции может быть надежно определена лишь на основе вылова животных в разных водоемах и в разное время икрометания, так как, во-первых, особи разных возрастов приступают к размножению в разное время, что при корреляции количества икры в кладке с размерами самки (Терентьев, 1960) находит свое отражение в изменении размера кладки (Щупак, Ищенко, 1968). В результате вскрытия 14 самок R. macrocnemis, добытых 22-24 марта 1971 г. по берегам оз. Верхнее (Кабардино-Балкарская АССР), было установлено, что количество готовых к откладке яиц варьировало у них от 2233 до 3200, а у 10 самок, отловленных 2 апреля,- от 1141 до 2212. Во-вторых, было выяснено, что в разных водоемах в пределах этой популяции размножение начинается в разное время, так же как и то, что в разных водоемах размножаются особи разных размеров. Например, в трех нерестилищах размножались лягушки, имеющие длину тела соответственно 58-76, 77-86 и 68-85 мм. Нетрудно видеть, что в популяции разные возрастные группы распределяются в период размножения неравномерно как в пространстве, так и во времени. Кроме того, необходимо учитывать быстрый (в течение суток) уход самок из водоемов после икрометания, в то время как самцы держатся в водоемах до двух-трех недель.

Имея в виду все перечисленные выше причины, мы проводили соответствующую обработку материала. В результате ее мы получили следующие данные.

В популяции R. arvalis, обитающей на территории Ильменского заповедника, в середине августа сеголетки имеют длину тела 18-28 мм, однолетние особи - 30-36 мм, двухлетние - 37-42 мм, трехлетние - 43-48 мм, четырехлетние - 49-53 мм, пятилетние - 54-60 мм и более (более старшие возрастные группы не выделяются, так как численность их гораздо ниже и количество крупных ля-

---

нами видов все, даже R. dalmatina) малоподвижны и многие особи при отлове, находясь на расстоянии всего лишь полуметра от человека, не выпрыгивают, а остаются в убежище (кочка, пень, камень и т.д.) даже в часы наибольшей активности. Так, в Ильменском заповеднике, где амфибии скапливаются перед спячкой на прибрежной полосе шириной 1-2 м (между урезом воды и сухими сосняками), на маршруте длиной 500 м, в течение 30 мин можно встретить и выловить 15-20 особей. На обратном маршруте (проведенном сразу же) за тот же промежуток можно встретить (и выловить) как 3-5, так и 30-40 особей. Поэтому надежные результаты могут быть получены только на основе или длительного ленточного (отлова) (Равкин, Лукьянова, 1972; Охотина, Костенко, 1974), или же в результате полного отлова на намеченной заранее строго определенной (более того, огороженной) территории (Glowaciński Witkowski, 1970).

Таблица 8

Частота морфы striata в разных возрастных группах разных популяций

Возрастная группа	Миассово, 1966 г.	Курганская обл., 1966 г.	р. Хадыта, 1959 г.	Томская обл., 1970 г.		
				Коломино	Карагай	Шегарка
0+	39,1 (402)	50,0 (386)	28,8 (7)	45,4 (335)	-	37,4 (246)
1+	49,2 (132)	61,2 (18)	55,6 (9)	60,0 (1434)	37,2 (140)	28,2 (1104)
2+	44,1 (261)	71,4 (7)	37,5 (8)	59,3 (172)	33,3 (36)	32,6 (322)
3+	44,1 (180)	63,1 (37)	34,6 (26)	68,1 (22)	38,9 (18)	34,3 (32)
4+	42,1 (38)	76,1 (21)	38,2 (23)	73,7 (19)	0 (3)	-
5+	100,0 (1)	-	26,6 (15)	66,7 (9)	-	-
6+						
Всего	42,7 (1014)	52,9 (469)	36,4 (88)	57,6 (2991)	36,0 (197)	30,5 (1704)

Примечание. В скобках - общее количество особей в каждой группе.

гушек недостаточно для анализа). Аналогичные результаты были получены в европейской части СССР (Окский заповедник Рязанской обл.) (Панченко, 1973), и в Голландии (Van Gelder, Oomen, 1970).

Было также установлено, что в популяции Rana macrocnemis на высоте 860 м весной 1972 г. перезимовавшие сеголетки (рождения 1971 г.) имели длину тела 30–35 мм, особи после второй зимовки - 40–45 мм, после третьей - до 58 мм (размножающиеся самцы - не менее 57 мм). Особи следующих возрастных групп имели длину тела 59–67, 68–76 и 77 мм и более (до 86 мм). Аналогичные данные были получены и для других видов.

На основании этого мы смогли оценить частоту одних и тех же морф у разных возрастных групп. Полученные результаты сведены в табл. 8 и отображены на рис. 20–22.

Наиболее обильный материал для анализа дают нам серии R. arvalis. Безусловно, размах хронографической изменчивости интересен сам по себе, но в первую очередь он важен при оценке степени межпопуляционных различий (Шварц, 1963). Как видно из данных, при-

Rana arvalis (в %)

Иртыш, 1971 г.	Р. Чуна, 1971 г.	Р. Обь, 1972 г.	С. Полноват, 1973 г.	Туруханский р-н, 1974 г.	Туруханский р-н, 1975г.
36,3 (874)	5,35 (412)	49,8 (737)	52,6 (93)	16,0 (287)	35,7 (350)
37,4 (573)	8,58 (35)	64,0 (282)	47,3 (36)	11,8 (17)	66,5 (23)
36,0 (128)	5,26 (19)	49,8 (422)	54,5 (114)		
32,8 (86)	2,7 (37)	47,3 (148)	46,6 (75)	5,6 (18)	40,0 (15)
41,2 (34)	7,06 (85)	57,5 (160)	45,5 (22)		46,8 (48)
40,0 (30)	14,0 (50)	42,3 (104)	43,3 (30)	14,3 (21)	23,3 (33)
		34,0 (47)			
36,6 (1725)	6,26 (638)	51,5 (1920)	50,3 (370)	15,2 (343)	37,1 (469)

веденных в табл. 8, средние различия между популяциями R. arvalis по частоте морфы striata в ряде случаев укладываются в рамки различий между отдельными возрастными группами одной популяции. Это лишний раз убеждает в том, что характеристика популяции всегда должна основываться на представителях разных возрастных групп и генераций, в противном случае могут возникнуть серьезные ошибки в оценке степени межпопуляционных различий. Из представленных данных также несомненно вытекает, что генетическая специфика отдельных возрастных групп у этого вида – обычное явление. В большинстве изученных популяций частота морфы striata неодинакова в разных возрастных группах. При этом наиболее резкие различия в пределах одной популяции могут быть отмечены между трех- и четырехлетними особями (нижнее течение Иртыша), сеголетками и наиболее старыми особями (Курганская обл., окрестности с. Коломино Томской обл.), однолетними и пятилетними особями (пойма р. Хадыты) и т.д. В то же время обращает на себя внимание и другое: частота морфы striata у однолетних в большинстве случаев выше, чем у сеголеток. Это может явиться указанием на бо́льшую выжи-

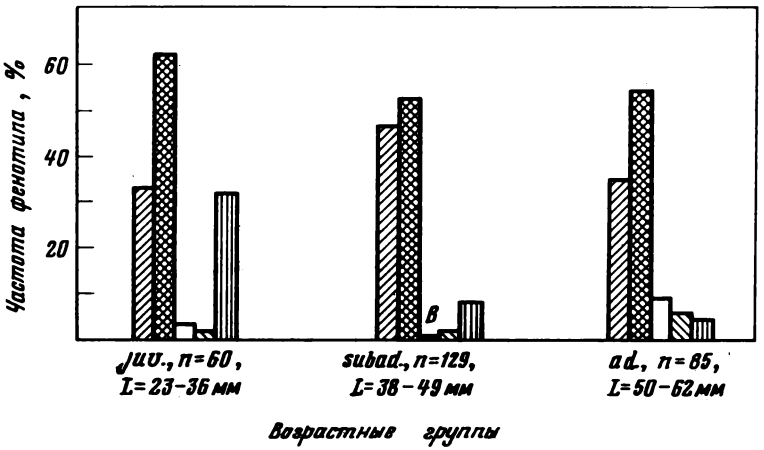


Рис. 20. Фенотипическая характеристика возрастных групп Rana dalmatina

ваемость в этих популяциях особей фенотипа striata, по крайней мере на первом году жизни.

Поскольку каждая популяция характеризуется не только специфической средней частоты морфы striata, но и специфической частотой морфы в разных возрастных группах, можно полагать, что в разных популяциях генетический состав устанавливается разными способами и контролируется разными причинами. Непосредственных экспериментальных данных у нас нет, но можно думать, что решающим фактором регуляции генетического состава популяций является их возрастная структура. По крайней мере в приведенных данных, несомненно, прослеживается специфика возрастного состава изученных выборок[1]. Поскольку для некоторых популяций различия между возрастными группами невелики, можно полагать, что в разных популяциях морфа striata имеет разное селективное значение.

Для другого вида, R. dalmatina, хотя и мало изменчивого, также характерны различия между неполовозрелыми и зрелыми особями, особенно по частоте фенотипа M (см. рис. 20). Поскольку установлено, что характер рисунка спины с возрастом не меняется (Си-

[1] В ряде популяций прослеживается явно низкая доля однолетних особей по сравнению с двухлетними. Это не должно вызывать удивления, так как подавляющее большинство особей собрано вблизи мест размножения, а однолетние особи (неполовозрелые) удалены от этих мест более, чем взрослые. Концентрация этой генерации близ мест размножения начинается с приближением полового созревания (конец второго года жизни, не считая года выхода на сушу). Эта ситуация может считаться нормальной для многих видов рода Rana.

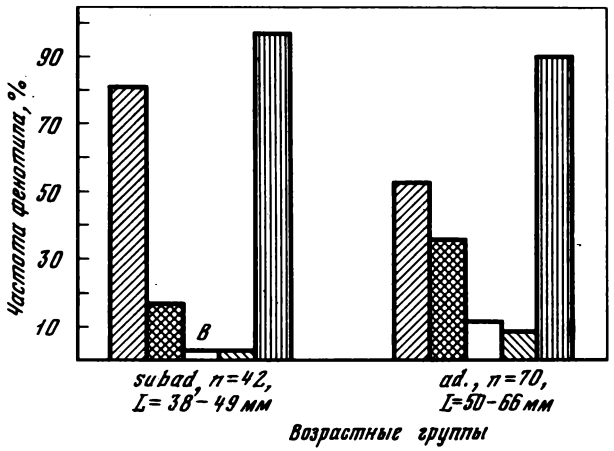


Рис. 21. Фенотипическая характеристика возрастных групп популяции Rana amurensis из окрестностей Якутска (1974 г.)

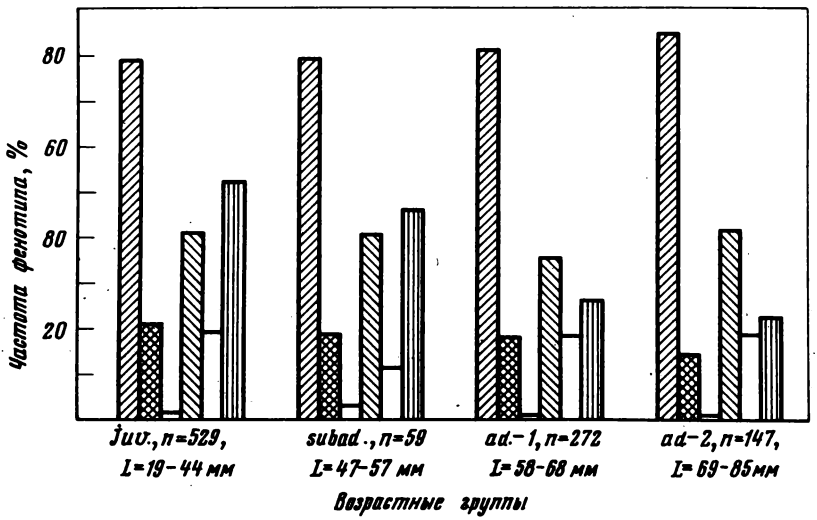


Рис. 22. Фенотипическая характеристика возрастных групп популяции Rana macrocnemis с оз. Севан (1971 г.)

бер, Гуторова, 1971), всяческие различия между группами по частотам фенотипов M, B и P представляют явный интерес.

Слабые различия между возрастными группами наблюдаются у Rana amurensis (см. рис. 21). У сибирской лягушки прослеживается заметное уменьшение особей фенотипа rugosa у особей старших возрастных групп.

Уменьшение доли фенотипа rugosa в старших возрастных группах отмечено и у Rana temporaria. В то же время у этого вида половозрелые особи из-под Минска характеризуются большей частотой фенотипов B и P (вместе с hp). Поскольку крапчатость и пятнистость мы рассматриваем как признаки независимые, можно полагать, что некоторое уменьшение доли морфы hemimaculata у половозрелых животных в какой-то мере компенсируется повышением частоты морфы punctata. "Двойной" фенотип "B" (отсутствие пятнистости и крапчатости) отмечен лишь у трех половозрелых особей этой популяции (2,1%). Кроме того, если увеличение размеров пятен с увеличением размеров тела кажется вполне оправданным, то обратное изменение крайне маловероятно.

Как уже отмечалось выше, в некоторых случаях заселение местообитаний с экстремальными условиями приводит к общему снижению изменчивости в пределах популяции; это находит свое отражение в относительном фенотипическом однообразии высокогорной популяции R. macrocnemis (Манташ, Армянская ССР). В этом случае и различия между возрастными группами также слабо заметны. Из 26 молодых особей (длиной 18–35 мм), 59 неполовозрелых (37–47 мм) и 400 половозрелых (51–76 мм) фенотип M имели соответственно 100, 91,5 и 96,5% ($p < 0,05$), фенотип S – 84,5; 83,0 и 82,5%. По-видимому, адаптивная ценность относительного мономорфизма популяций настолько высока, что он строго соблюдается во всех возрастных группах. Большое фенотипическое сходство проявляют и возрастные группы севанской популяции R. macrocnemis (см. рис. 22). Для этой популяции заметно лишь уменьшение доли фенотипа rugosa в старших возрастных группах.

Четкие различия между отдельными генерациями прослеживаются и в популяциях R. chensinensis (рис. 23). Как в материковой (Уссурийский заповедник), так и в островной (о-в Кунашир) популяциях заметна в младших возрастных группах большая доля фенотипа M, заменяемого частично у старших особей фенотипом P. Также прослеживается повышение с возрастом частоты фенотипа B и уменьшение доли морфы rugosa.

Приведенные материалы лишний раз убеждают, что специфический генетический состав отдельных генераций – явление обычное. Правильнее было бы утверждать, что отсутствие генетической специфичности отдельных возрастных групп – редкое явление и может быть следствием более или менее жесткого отбора, когда представители всех генераций оказываются под равным воздействием одних и тех же условий существования. Для амфибий решающее значение может иметь резкое ограничение набора биотопов (например, в высокогорье) при заселении зоны с пониженными температурами.

Однако установление самого факта генетической специфики отдельных возрастных групп еще недостаточно для установления определяющих ее механизмов. Эта специфика может быть следствием

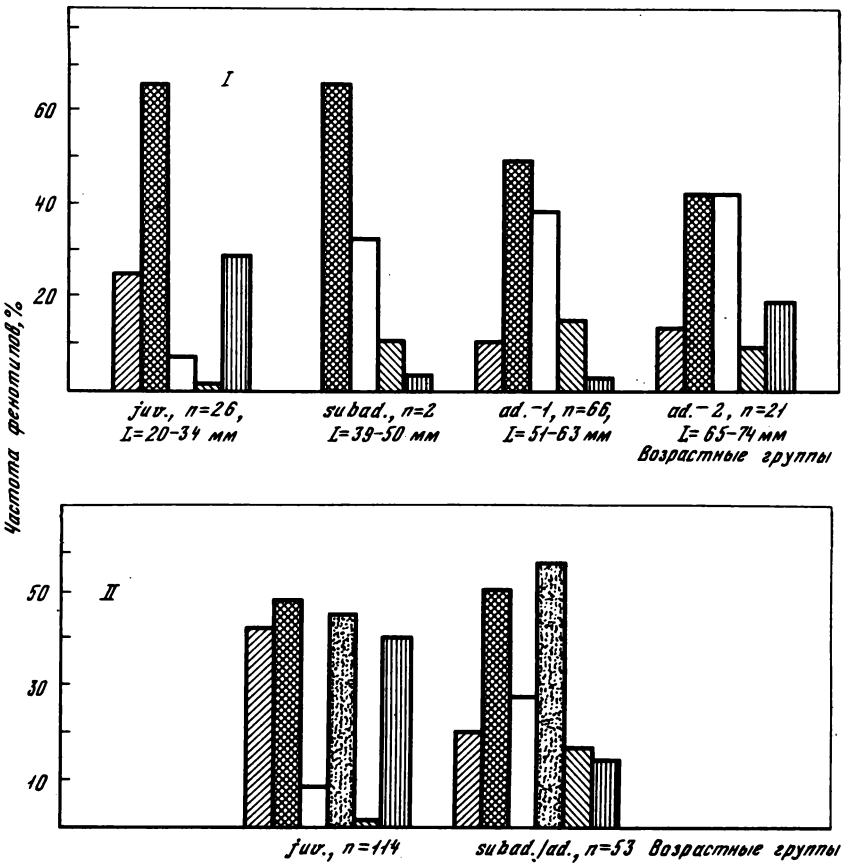


Рис. 23. Фенотипическая характеристика возрастных групп в популяциях Rana chensinensis

I – Уссурийский заповедник; *II* – о. Кунашир

специфики генерации при поступлении ее в популяцию (в разные годы сеголетки, выходящие на сушу, могут иметь разный генетический состав); разной выживаемости одних и тех же генотипов на разных стадиях популяционного цикла; плотности популяции (Gains, Krebs, 1971); результатом постоянного селективного преимущества какой-либо морфы; следствием неизбирательной элиминации (Шварц, 1965).

Разрешению этих вопросов, безусловно, может помочь лишь исследование популяционной динамики. Поскольку большинство изучавшихся нами популяций характеризуется единичными выборками, мы сконцентрируем наше внимание на динамике популяции Rana arvalis. Так как популяция R. arvalis, заселяющая берега оз. Миассово, обследовалась нами на протяжении нескольких лет, мы смогли па-

Таблица 9

Число особей разного возраста в популяции Rana arvalis (Челябинская обл., оз. Б. Миассово) в разные годы

Возрастная группа	1966 г.	1967 г.	1969 г.	1971 г.	1974 г.
1+	132 (21,6)	42 (8,9)	69 (27,6)	17 (6,3)	20 (15,3)
2+	261 (42,6)	134 (28,2)	75 (30,0)	58 (21,7)	36 (27,5)
3+	180 (29,4)	198 (41,8)	68 (27,2)	132 (49,2)	60 (45,8)
4+	38 (6,2)	66 (13,9)	23 (9,2)	54 (20,2)	14 (10,7)
5+	1 (0,2)	34 (7,2)	15 (6,0)	7 (2,6)	1 (0,8)
Всего	612	474	250	268	131

Примечание: В скобках – доля возрастной группы (в %).

раллельно с анализом генетической структуры провести анализ ее возрастного состава. Полученные данные сведены в табл. 9.

Возрастной состав популяций многих видов амфибий может быть оценен как с учетом численности поступающей в популяции генерации (сеголетки), так и без него. Здесь мы умышленно не приводим количество добытых сеголеток, так как оно скорее отражает усилия, затраченные на их добывание, чем относительную (по отношению к старшим возрастам) численность. Особи же других возрастных групп в местах отлова вылавливались полностью[1], и соотношение особей разного возраста практически точно отражает относительное обилие возрастных групп в облавливаемых биотопах. Из-за разного биотопического размещения разных возрастных групп количество однолетних особей постоянно ниже двухлетних, хотя можно допустить, что высокая смертность в течение первого года жизни у амфибий компенсируется их повышенной выживаемостью на втором году.

Из приведенных данных нетрудно видеть, что в различные годы относительное обилие разных возрастных групп различно. Так, доминирующей группой в 1966 и 1969 гг. явились двухлетние особи, в 1967 и 1971 гг. – трехлетние. Существенны также различия в относительном обилии самых старших возрастных групп:

[1] В процессе сбора материала мы подсчитали, что при пересечении территории, подлежащей отлову, не удавалось поймать в среднем лишь одного из 20 экз.

общая доля четырех- и пятилетних особей изменилась в популяции за период 1966–1971 гг. с 6,4 до 22,8%[1].

Значение критерия χ^2, рассчитанное для этих данных, равно 203,5, что позволяет с вероятностью более 0,999 утверждать, что наблюдаемые различия в возрастном составе популяции в отдельные годы не случайны.

Как было показано выше, судя по частоте фенотипа striata, данная популяция R. arvalis ежегодно характеризуется стабильным генетическим составом. В то же время обследование генетической структуры отдельных возрастных групп позволяет утверждать, что одни и те же возрастные группы в разные годы характеризуются разным генетическим составом (табл. 10). Таким образом, мы можем не только констатировать генетические различия разных возрастных групп, но и проследить судьбу отдельных генераций.

В 1966 г. в популяции в большом количестве присутствовали сеголетки (нами добыто 402 экз., но число это могло быть значительно больше), многочисленны были и старшие возрастные группы. Но животные старше трех лет составляли явное меньшинство, а пятилетняя (по нашему определению) особь была встречена лишь однажды. Среди сеголеток особи морфы striata составляли 39,1%, тогда как среди старших возрастных групп их доля колебалась от 42,1 до 49,2% ($p > 0,05$), и генетический состав одно-, четырехлетних животных был примерно равным. В 1967 г. в популяции наблюдалась совсем иная картина. Из-за неблагоприятных климатических условий большинство мест выплода молодняка пересохло и поступление сеголеток в популяцию было ничтожным: при интенсивных поисках в течение 10 дней удалось собрать только 36 экз. (7,06% всей взятой выборки в 510 экз.). Невысоким оказался также и процент однолетних особей, что при большой численности сеголеток в 1966 г. является свидетельством высокой смертности молодняка. Напротив, смертность более взрослых лягушек была меньшей: относительное обилие особей старше трех лет резко возросло. Причины нарушения возрастной структуры популяции в 1967 г. понятны. В результате засухи не только понизился уровень воды в водоемах, что привело к гибели многих личинок R. arvalis, но и резко понизилась влажность почвы в окружающих биотопах, что привело к повышенной смертности молодых лягушек, неспособных мигрировать на далекие расстояние в поисках влажных мест обитания (наиболее далекие миграции совершаются сразу после выхода на сушу, а после первой зимовки молодняк придерживается одних и тех же биотопов и начинает мигрировать лишь с приближением полового созревания – в двухлетнем возрасте). Изменение возрастной струк-

[1] Разумеется, этот сдвиг непостоянен, так как в противном случае, т.е. если бы сохранялись эти темпы изменения, популяция вскоре почти целиком состояла из бы старых особей. Напротив, сборы 1974 г. (131 экз.) показали, что доля четырех-, пятилетних особей в этой популяции составляла 11,4%.

Таблица 10

Частота морфы striata в разных возрастных группах популяции Rana arvalis в разне годы (Ильменский заповедник)

Возрастная группа	1966 г.	1967 г.	1969 г.	1971 г.	1974 г.
0+ (сеголетки)	39,1	27,8	42,7	36,9	41,8
1+	49,2	50,0	42,1	35,3	25,0
2+	44,1	44,8	57,3	43,1	44,5
3+	44,1	39,4	45,5	43,1	31,7
4+	42,1	60,6	47,8	68,5	26,6
5+	100,0	67,6	60,0	57,2	0
Всего	42,7	47,7	44,8	40,2	35,0

туры сопровождалось и изменением генетического состава в пределах разных возрастных групп.

Если допустить, что осеннее соотношение генотипов у взрослых повторяет весеннее (т.е. исключить влияние сезонного отбора), то мы получим, что в 1966 г. производители, характеризующиеся частотой striata 42–44%, дали потомство с частотой striata 40%. В 1967 г. среди производителей доля striata была заметно выше. Естественно было предположить, что и в потомстве эта доля окажется также выше. В действительности же наблюдалась обратная картина. Среди собранных в 1967 г. сеголеток striata составляли всего 27,8%. Здесь мы вправе допустить или повышенную чувствительность striata к заморным явлениям (естественным при пересыхании водоемов), или более низкую скорость их развития. Специальная обработка материала показала (см. главу 6), что для striata характерно в ряде случаев более длительное личиночное развитие (Ищенко, Щупак, 1974).

Эти данные по крайней мере убедительно свидетельствуют о дифференцированной смертности разных генотипов, которая и может в значительной мере определять генетический состав отдельных возрастных групп и всей популяции в целом.

Большой интерес представляет более длительное наблюдение над генерацией. В 1966 г. сеголетки составляли минимум 40% популяции. В 1967 г. доля их была явно низкой, а в 1969 г. на долю этой генерации приходилось 27,2% популяции без учета сеголеток 1969 г. Таким образом, высокая смертность на первом году компенсировалась повышенной выживаемостью в последующие годы и, возможно, явилась следствием смертности в более старших возрастных группах. В то же время сеголетки рождения 1967 г.,

выходившие на сушу в ничтожных количествах, в 1969 г. (двухлетние) составили 30% популяции и даже в четырехлетнем возрасте (в 1971 г.) играли существенную роль в популяции, составляя 20,2% ее. Незначительное поступление молодняка компенсировалось его повышенной выживаемостью на первом году жизни, когда в "нормальных" условиях смертность молодняка очень высока. Сами по себе эти данные могут свидетельствовать о том, что факторы, зависящие от плотности, проявляют свое действие и на уровне генерации, а не только на уровне популяции.

Но более важным представляется другое. Параллельно с повышением доли этих генераций в численности всей популяции заметно повышается и содержание в них особей фенотипа striata. Естественно ожидать, что и потомство в 1969 и 1971 гг. должно характеризоваться повышенной долей striata. В действительности же среди сеголеток 1969 г. striata составляли 42,7%, т.е. практически столько же, сколько и в 1966 г. ($p > 0,05$).

Повышение в популяции доли старших возрастных групп при большей встречаемости в них морфы striata, естественно, означает существенное повышение частоты аллеля S (исходя из того, что ген S полностью доминантен, мы не можем определить, за счет какого генотипа – SS или Ss – осуществляется повышение частоты морфы striata). Точно так же и понижение доли старших возрастных групп при той же, а тем более при пониженной концентрации в них морфы striata должно привести к понижению частоты аллеля S у родителей. В обоих случаях потомство должно характеризоваться различной частотой морфы striata. Сравнивая частоту этой морфы у родительских возрастных групп с частотой ее у молодняка (рис. 24), мы наблюдаем картины совершенно противоположные. В то время как концентрация морфы striata в старших возрастных группах варьирует существенно ($p < 0,05$), у сеголеток эти различия ничтожны. Мы сталкиваемся с парадоксальным явлением: изменение возрастной структуры популяции неизбежно имеет своим следствием изменение ее генетического состава, но эти сдвиги никак не отражаются на генетической структуре поступающей вновь генерации.

Этот факт отнюдь не исключает влияния возрастной структуры популяции на ее генетический состав. Он лишь свидетельствует о том, что популяция приспособительно реагирует на изменение своей возрастной и генетической структуры: в зависимости от концентрации генотипа (в частности, морфы striata) меняется его выживаемость с тем, чтобы очередная генерация получила более или менее нормальный генетический состав[1]. В экстремальных условиях,

---

[1] Имеются интереснейшие экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что приспособительная реакция популяции R. arvalis на возможные нарушения генетического состава осуществляется уже в период личиночного развития (Щупак, 1975). Ниже мы вернемся к этому вопросу.

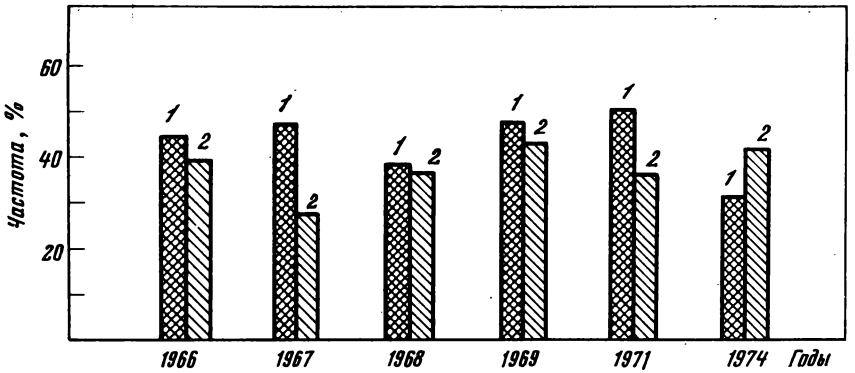


Рис. 24. Частота фенотипа striata у взрослых и молодых особей Rana arvalis в разные годы в популяции Ильменского заповедника
1 – взрослые; *2* – молодые

таких, как засуха, когда соотношение генотипов в генерации определяется различной скоростью их роста, генетический состав генерации может сильно нарушаться (как в 1967 г.), но тогда автоматически меняется выживаемость различных генотипов (у сеголеток 1967 г. особи морфы striata составляли 27,8 ± 7,47, у двухлетних в 1969 г. – 57,3%, у четырехлетних в 1971 г. – 68,5%).

Таким образом, изменение генетической структуры популяции, происходящее вследствие изменения ее возрастной структуры и параллельно с ней, вызывает адекватное изменение выживаемости разных генотипов на разных этапах существования генерации и, по-видимому, соответствующую реакцию генотипов на их плотность. Во всяком случае одна из форм экологической разнородности популяции – ее возрастная структура – выступает как мощный фактор стабилизации ее генетического состава.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ КАК ФАКТОР СТАБИЛИЗАЦИИ ЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА

В той же мере, в какой сложная возрастная структура характерна для популяций животных, жизненный цикл которых охватывает несколько лет, для них обычна и сложная пространственная структура. Свое выражение она находит прежде всего в образовании микропопуляций – временных группировок, грани между которыми стираются в процессе миграций особей в пределах популяции. Для амфибий такого рода хорологическими единицами являются прежде всего изолированные места размножения, роста и развития личинок – как водоемы, так и участки одного водоема. Естественно, что такие участки могут различаться как условиями существования развивающих-

ся в них особей, так и спецификой взрослых размножающихся в них животных.

В сентябре 1966 г. нами была обследована популяция R. arvalis, заселяющая прибрежные болота озер Гаврюши и Коробейка Курганской обл. (лесостепное Зауралье). Обследуемые озера расположены на расстоянии около 10 км одно от другого, и в период размножения взрослые особи изолированы. Однако благодаря серии мелких водоемов и участков мелколиственных полузаболоченных лесов обмен особями между ними совершается постоянно за счет расселения молодняка. Это, естественно, отражается на генетическом составе животных, обитающих в районе обоих озер. Из 216 особей, собранных по берегам оз. Коробейка, 47,7% ± 3,4 относились к морфе striata; из 253 особей, собранных у оз. Гаврюши, striata составили 57,4% ± 3,11. Различия, безусловно, статистически достоверны ($p < 0,05$), но при сравнении с данными, приведенными выше, видно, что они заметно меньше многих возрастных и межпопуляционных различий.

Интереснее, однако, сравнить генетический состав сеголеток и половозрелых животных в этих микропопуляциях. Оказывается, что среди сеголеток, собранных в оз. Коробейка, striata составляли 43,9% (из $n = 180$), а среди сеголеток из оз. Гаврюши – 55,3% (из $n = 206$) при ($p < 0,01$). В то же время доля striata среди половозрелых составляла соответственно 66,7 (из $n = 23$) и 65,8% (из $n = 35$) при $p > 0,1$. Эти различия понятны. Личинки двух разных микропопуляций развиваются в разных условиях, а исследования популяции R. arvalis в Миассово показали, что изменение условий среды ведет к резкому и быстрому изменению генетической структуры. Но перемещения взрослых (или полувзрослых) лягушек приводят к нивелированию этих различий.

С одной стороны, условия развития локальных микропопуляций могут привести к изменению их генетического состава. С другой стороны, совпадение случайных изменений структуры двух или нескольких самостоятельно развивающихся микропопуляций крайне маловероятно. Поэтому возможное при слиянии их в единую популяцию нарушение ее структуры, не соответствующее условиям среды (и следовательно, и направлению естественного отбора), не оказывает на популяцию в целом сильного воздействия. Таким образом, сложная пространственная структура популяции ограничивает действие генетико-стохастических процессов и создает наиболее благоприятные условия для действия естественного отбора.

Однако наличие в популяции двух вариантов (фенотипов) не дает возможности в полной мере оценить влияние пространственной структуры популяции как фактора стабилизации ее генетического состава. Специальные исследования в этом плане были проведены нами на малоазиатской лягушек (Rana macrocnemis), поскольку этот вид наиболее полиморфен. Все эксперименты проведены нами в популяции на высоте 860 м (Голубые озера, Кабардино-Балкарская АССР).

Весной 1970 г. нами были собраны серии взрослых особей с трех водоемов, входящих в территорию, оккупируемую популяцией в период размножения. Озеро Верхнее – крупный водоем (площадь около 70 тыс. $м^2$) с многочисленными заливами, служащими местами икрометания Rana macrocnemis. Водоем у оз. Секретное (эту микропопуляцию мы называем Секретное) – небольшой пруд (площадью около 150 $м^2$), расположенный (с учетом рельефа) на расстоянии около 1 км от оз. Верхнего. Микропопуляция "Бабугент" – два довольно крупных (около 500 $м^2$ и более 1000 $м^2$) пруда ниже оз. Верхнего, расположенных по прямой примерно в 3–3,5 км от него. Обмен особями между микропопуляциями "Секретное" и "Верхнее" осуществляется постоянно в течение одного сезона, между ними обеими и микропопуляцией "Бабугент" – так же регулярно благодаря серии мелких водоемов, хотя и пересыхающих, но, естественно, менее интенсивно. Как отмечалось выше, эту группу поселений мы рассматриваем в качестве единой популяции.

Собранные серии мы обследовали на предмет их фенотипического состава. При этом к фенотипу M мы относили особей разной степени пятнистости и бесполосых (M и MP), к фенотипу P – типичных punctata (P и hp), к фенотипу S – имеющих полосу, независимо от пятнистости, к фенотипу B – не имеющих пятен и бугристости кожи (B), к фенотипу R – имеющих бугристую кожу и без пятен (RB). Полученные данные сведены в табл. 11.

Эти данные свидетельствуют о том, что в год обследования микропопуляции характеризовались в общем равным вкладом в генофонд популяции (имеется в виду вклад родителей в генерацию). Генетический состав микропопуляций "Верхнее" и "Секретное" практически совпадает (различия статистически недостоверны), а "Бабугент" отличается от первой лишь меньшим количеством.

В то же время эти водоемы с точки зрения условий роста и развития личинок принципиально различны. Они различаются как плотностью развития личинок, так и степенью развития растительности, числом хищников и температурой воды. Сбор сеголеток, покидающих водоемы, в течение всего периода их выхода на сушу позволил обнаружить существенные генетические различия между молодняком разных микропопуляций. При этом мы отдельно анализировали генетический состав сеголеток, выходящих на сушу в разных частях оз. Верхнего, поскольку развитие личинок в них идет самостоятельно (личинки не перемещаются от участка к участку). Полученные данные сведены в табл. 12. Анализ таблицы показывает, что различия в генетическом составе сеголеток не только разных микропопуляций, но и разных участков одного и того же озера оказываются гораздо более существенными, чем различия в генетической структуре взрослых особей. Эти результаты практически полностью соответствуют тем, которые были получены при работе с Rana arvalis. При этом бросается в глаза, что даже распространенность наиболее обычной морфы – maculata– в различных микропопуляциях сеголеток варьирует, хотя у взрослых она практически идентична.

Таблица 11

Генетический состав микропопуляций взрослых особей Rana macrocnemis (частота фенотипов в %)

Микропопуляция	*n*	Фенотипы				
		M	P	S	B	R
Оз. Верхнее	210	62,9±3,33	15,7±2,51	7,2±1,78	5,2±1,53	9,0±1,86
" Секретное	76	64,4±5,49	15,8±3,93	3,9±2,22	9,2±3,31	6,7±2,87
С. Бабугент	59	67,8±6,08	13,6±4,46	3,4±2,36	13,6±4,46	1,6±1,64

Таблица 12

Генетический состав сеголеток Rana macrocnemis разных микропопуляций (частота фенотипов в %)

Микропопуляция	*n*	Фенотипы				
		M	P	S	B	R
Оз. Верхнее						
залив № 1	211	53,0±3,44	5,2±1,53	20,9±2,80	7,2±1,77	13,8±2,37
залив № 2	191	69,6±3,33	6,3±1,76	8,9±2,06	5,2±1,61	10,0±2,29
залив № 3	166	59,2±3,81	10,2±2,35	11,4±2,46	6,6±1,93	12,6±2,57
Оз. Секретное	197	55,2±3,54	18,3±2,75	7,1±1,86	14,8±2,53	4,6±1,49
С. Бабугент						
водоем № 1	320	68,1±2,61	2,2±0,82	1,9±0,76	11,9±1,81	15,9±2,04
водоем № 2	320	67,1±2,62	4,4±1,15	4,1±1,11	4,7±1,18	19,7±2,22

По частоте встречаемости этого фенотипа залив № 2 (оз. Верхнее) существенно отличается от заливов № 1 и 3 ($p < 0,05$), а микропопуляция "Секретное" – от микропопуляции "Бабугент" (водоемы № 1 и 2). Даже близко расположенные водоемы Бабугент-1 и Бабугент-2 (разделенные перемычкой шириной 3 м) обнаруживают различия в частоте фенотипа B ($p < 0,01$). Не имея данных для того, чтобы всесторонне судить о конкретных причинах этого различия, мы заметим лишь, что плотность развития личинок в этих водоемах различается более чем в 10 раз и в водоеме Бабугент-2 практически отсутствуют хищники, обычные и обильные в водоеме Бабугент-1.

Сходные результаты были получены нами и при обследовании популяции Rana macrocnemis, заселяющей пойму р. Дэкгнагет близ впадения ее в оз. Севан. В 1973 г. в процессе работы был проведен учет интенсивности икрометания в разных микропопуляциях, хотя генетическая структура родителей при этом не изучалась.

В результате мы получили возможность проанализировать генетический состав сеголеток, покидающих разные водоемы, различающиеся прежде всего плотностью развития личинок и временем размножения в них взрослых. Полученные результаты сведены в табл.13. По характеру условий существования личинок микропопуляции существенно различаются: водоемы № 3 и 4 – самые разреженные и проточные (водоем № 3 соединяется с ручьем, а водоем № 4 – с заливы ручья), водоемы № 6 и 7 – самые плотные и т.д. Ранее отмечалось (Шварц и др., 1972), что для морфы striata как у Rana macrocnemis, так и у Rana arvalis характерно несколько более позднее приступание к размножению, поэтому наиболее целесообразно сравнивать водоемы, в которых размножение проходило одновременно. Таковыми являются водоемы № 3 и 6, и различия в генетическом составе этих микропопуляций наиболее существенны.

В целом, насколько можно видеть из приведенных в табл. 13 данных, микропопуляции проявляют высокую специфичность во вкладе в генофонд популяции, но опять-таки эта специфичность нивелируется при расселении молодняка. Иногда в популяции могут складываться исключительные ситуации, когда в размножении принимают участие мономорфные пары. Такая ситуация была имитирована нами заселением в один из водоемов, расположенных вдалеке от популяции, особей исключительно фенотипа striata. 10 полученных нами неполных кладок мы перенесли в один из водоемов 60 $м^2$ при глубине в центре 0,8–0,9 м. В результате этот водоем дал наибольший процент striata (93%). Эти данные, помимо всего прочего, подтверждают доминантность фенотипа S. В целом же эти данные позволяют думать, что повышение плотности личинок в микропопуляциях приводит к повышенной гибели морфы striata.

Результаты согласуются с данными, полученными при работе с R. arvalis в 1967 г. Весьма интересные данные были получены Е.Л. Щупак при работе с R. arvalis. Оперируя с несколькими природными микропопуляциями, она создала одну искусственную, отли-

Таблица 13

Генетический состав разных микропопуляций сеголеток Rana macrocnemis (оз. Севан, июль 1973 г.) (число особей, в скобках – частота морфы striata)

Краткая характеристика водоема	Генотипы		Всего
	SS, Ss	ss	
№ 1. Замкнут, плотность средняя, икрометание раннее	24 (34,8%)	45	69
№ 2. Замкнут, плотность средняя, икрометание раннее	133 (34,0%)	259	392
№ 3. Разрежен, икрометание позднее, полупроточен	139 (41,6%)	195	334
№ 4. Разрежен, икрометание позднее	31 (36,9%)	53	84
№ 5. Проточен (ручей), икрометание позднее	111 (29,6%)	264	375
№ 6. Замкнут, плотный, икрометание позднее	31 (17,4%)	147	178
№ 7. Плотный, мелкий, замкнут, ранний	7 (25,0%)	21	28
№ 8. Поздний, экспериментальный	294 (93,0%)	22	316

чающуюся от всех остальных тем, что в ней развивалась икра, отложенная самыми поздно размножающимися особями, причем в наиболее разреженных условиях. В дальнейшем определялась частота морфы striata на стадии развития № 30 (начало метаморфоза)[1]. Полученные автором результаты (табл. 14) весьма убедительно показали, что в ряде случаев микропопуляции могут вносить равный вклад в общий генофонд популяции, но резкое изменение популяционной структуры (возникновение микропопуляции, отличающейся от других временем размножения и плотностью) может привести к существенному изменению ее генетического состава.

В то же время специальное обследование естественных и искусственно созданных (из икры, отложенной рано и поздно размножающимися животными) микропопуляций позволило Шупак констатировать генетическую идентичность изученных хорологических единиц: частота фенотипа striata колебалась в них лишь от 36,72 до 38,85% ($p > 0,10$).

[1] По Терентьеву (1950).

Таблица 14

Частота фенотипа striata среди головастиков Rana arvalis на

Основная часть

Дата сбора материала	Болото		Водоем 1	
	$P \pm m$	n	$P \pm m$	n
19 июля	20,0±8,00	25	25,39±5,48	63
20 июля	20,0±8,94	20	24,6±9,66	199
21 июля	22,8±7,09	35	32,8±4,17	117
22 июля	23,5±9,79	18	26,0±4,48	96
23 июля	26,6±8,07	30	-	-
25 июля	14,3±6,51	28	-	-
Среднее за весь период			24,6±1,49 (n = 830)	

Примечание. P – процент, m – ошибка.

Приведенные данные, как и данные табл. 14, получены при работе с разными популяциями, и это позволяет думать, что пространственная структура в разных популяциях может играть различную роль в регулировании генетического состава популяции, но гипотеза требует специальной проверки.

Специфика микропопуляции может проявляться не только в разном распределении животных по стадиям размножения и разном времени размножения. В ряде случаев одновозрастные животные могут размножаться одновременно, но потомство их в силу неравномерности действия абиотических факторов будет проходить свое развитие, по крайней мере на первых этапах, в разных условиях. Достаточно хорошо установлено, что плотность, например, может оказывать влияние не только на размеры развивающихся личинок амфибий (т.е. на скорость роста), но и на скорость их развития (Шварц, Пястолова, 1970а, б). Естественно поэтому, что по мере выхода личинок из водоема оставшиеся в нем будут оканчивать свое развитие в условиях иной плотности по сравнению с быстро развивающимися особями. Вполне понятно, что встает вопрос, различаются ли молодые особи, выходящие на сушу в разное время из одного и того же водоема, по своему генетическому составу.

Первые данные подобного рода были получены нами при работе с Rana macrocnemis в 1970 г. (табл. 15). В обследованной нами популяции выход сеголеток в разных микропопуляциях длился в общей сложности с 15 июня по 15 июля (в каждой конкретной микро-

стадии развития № 30 (по Щупак, 1973) (в %)

популяции		Экспериментальный водоем		
Водоем 2		Дата сбора материала	$P \pm m$	n
$P \pm m$	n			
20,0±5,96	41	1 июля	60,0±15,5	23
23,2±4,56	86	5 июля	57,1±8,36	33
20,3±4,74	72	7 июля	52,6±8,09	37
–	–	8 июля	54,2±10,1	24
–	–	–	–	–
–	–	–	–	–

54,6±4,37 (n = 117)

популяции этот период, разумеется, был более сжат). Для удобства обработки материала мы в некоторых микропопуляциях условно выделили сеголеток, прошедших метаморфоз относительно рано и относительно поздно. Представленные данные показывают, что между сравниваемыми группами сеголеток обнаруживаются четкие различия. Степень этих различий в разных поселениях, как и следовало ожидать, различна. Но обнаруживаются они во всех микропопуляциях. Однако более существенным представляется то, что направленность различий между ранними и поздними сеголетками не совпадает. Поздние сеголетки микропопуляций "Верхнее" и "Бабугент-1" отличаются от ранних значительно большим количеством морфы rugosa ($p < 0,05$), в микропопуляции "Бабугент-2" оно остается неизменным, а близ оз. Секретного незначительно снижается. На оз. Верхнем количество punctata среди поздних сеголеток резко снижается ($p < 0,05$), а на оз. Секретном – заметно повышается и т.д.

Эти данные показывают, что изменения среды, вызывающие относительное изменение количества сеголеток, заканчивающих метаморфоз в разное время в разных микропопуляциях, приведут к различным изменениям генетического состава микропопуляций. Пересыхание водоемов, например, приведет к гибели отставших в развитии особей, и сеголетки будут представлены преимущественно или исключительно группой особей, успевших пройти метаморфоз в более сжатые сроки. Вследствие разной реакции разных микропопуляций

Таблица 15

Генетическая структура микропопуляций сеголеток Rana macrocnemis,

Фенотип	Обследованные микропопуляции, время выхода сеголеток				
	Один из участков оз. Верхнего		Оз. Секретное		Бабугент
	30.VI–6.VII, n = 77	10–15.VII, n = 89	30.VI–2.VII, n = 89	9.VII, n = 57	20–22.VI, n = 117
M	58,4±5,62	59,6±5,20	57,6±5,23	49,1±6,62	70,3±4,22
P	15,6±4,13	5,6±2,44	12,9±3,56	22,8±5,56	4,3±1,88
S	11,7±3,66	11,2±3,34	10,6±3,26	3,5±2,44	5,1±2,03
B	6,5±2,81	6,7±2,65	13,0±3,56	22,8±5,56	10,2±2,80
R	7,8±3,06	16,9±3,97	5,9±2,50	1,8±1,76	10,1±2,78

на одинаковое изменение среды поддерживается стабильность общепопуляционной структуры, так как при неизбежной миграции сеголеток нарушения в структуре их генетического состава погашаются и возможный диапазон колебаний популяционного генофонда снижается. Опять-таки сложная внутрипопуляционная структура является фактором стабилизации генетического состава популяции.

Весьма сходные результаты были получены при работе с Rana arvalis (Щупак, 1975). Автор проследил динамику выхода сеголеток из трех водоемов, из которых один явился контрольным, а два других – опытными, в которых развивалось потомство особей, размножающихся в начале и в конце периода икрометания. Результаты, полученные Е.Л. Щупак, позволили прежде всего установить, что независимо от сроков развития личинок в конечном итоге все микропопуляции вносят равный вклад в генофонд популяции. Основная (контрольная) часть популяции дала потомство, состоящее на 38,6% из striata (из n = 332); потомство рано размножающихся животных содержало 39,2% striata (из n = 822), а поздно размножающихся – 36,7% (из n = 648) (различия статистически недостоверны). Этот результат может быть следствием или равного генетического состава родителей, размножавшихся в разных водоемах, или же, как мы видели выше, результатом реакции микропопуляций на разную концентрацию генотипа при внесении его в водоемы при икрометании (гомеостатические реакции). Но в данных, полученных Е.Л. Щупак (рис. 25), большой интерес представляет другое. Как в контрольной микропопуляции, так и в одной из опытных (потомство рано размножающихся особей), в процессе выхода молодняка на сушу частота морфы striata держалась на более или менее стабильном уровне (различия статистически недостоверны). В третьей же микропопуляции (потомство наиболее поздно размножавшихся особей) количество особей морфы striata понижалось от 48% (из n =

покидающих водоемы в разное время (частота фенотипов, в %)

обследованных групп на сушу, число особей (n)

водоем № 1)		Бабугент (водоем № 2)		
26. VI, n = 48	13. VII, n = 55	20–22. VI n = 107	26. VI, n = 196	13. VII n = 17
72,3±3,68	52,7±6,73	66,5±4,56	67,9±3,33	64,7±11,6
–	3,6±2,51	4,6±2,02	4,1±1,41	5,9±5,71
–	–	3,7±1,82	4,7±1,57	–
10,1±2,48	20,0±5,39	3,7±1,87	4,4±1,46	11,8±7,82
17,6±3,13	23,7±5,74	21,5±3,97	18,9±2,80	17,6±9,23

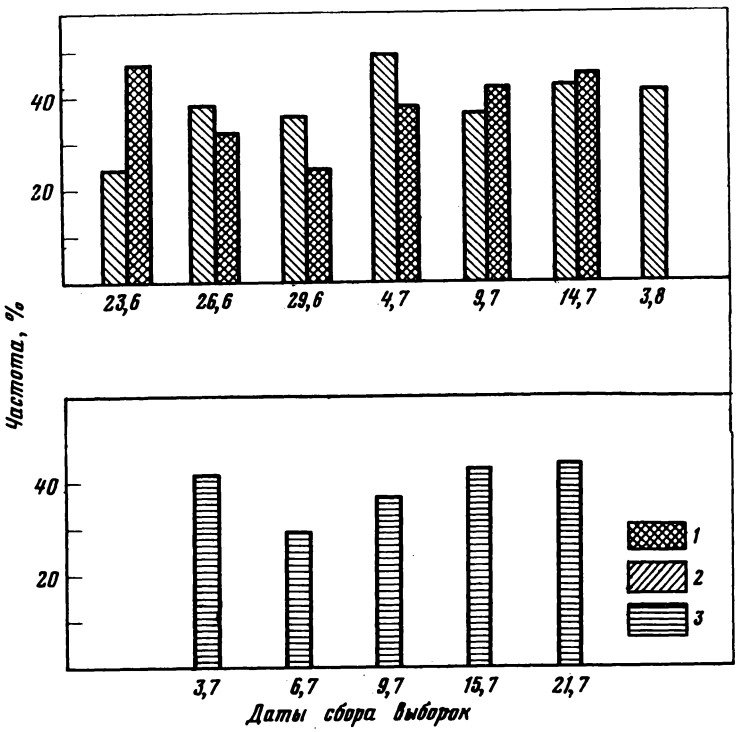


Рис. 25. Динамика метаморфоза особей фенотипа striata (частота фенотипа в % от объема выборки) в популяции Rana arvalis (по данным Е.Л. Щупак, 1975)

1 – ранние кладки; *2* – поздние кладки; *3* – контроль

Таблица 16

Частота фенотипа striata среди головастиков Rana arvalis на стадии развития № 30 (в %) (по Щупак, 1973)

Дата	*n*	P ± m	Дата	*n*	P ± m
18 июня	156	58,97±3,91	29 июня	303	35,31±2,74
20 июня	127	44,88±4,41	4 июля	52	48,07±6,92
23 июня	194	41,23±3,53	9 июля	73	42,46±5,78
26 июня	192	25,00±3,14	14 июля	56	35,71±6,4

= 100) в начале выхода на сушу до 23,8% (из n= 210) в середине периода и затем к концу выхода на сушу поднималось до 45,2% (из n = 104). Опять-таки налицо разная реакция микропопуляций на одинаковое изменение среды. Сходные данные были получены Щупак и при анализе генетического состава личинок в предметаморфозный период (табл. 16).

Полученные результаты не могут считаться абстрактными, так как возникновение микропопуляций с такой спецификой в результате действия абиотических факторов вполне естественно. Однако прежде чем судить о роли этих факторов в регуляции генетического состава популяции, попытаемся установить, какими механизмами может устанавливаться генетический облик отдельной генерации.

ФОРМИРОВАНИЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ ГЕНЕРАЦИИ

Если все приведенные выше материалы убедительно свидетельствуют о том, что пространственная и возрастная структуры популяций сами по себе или в комплексе могут определять генетический облик популяций в силу специфичности отдельных генераций, возрастных групп и внутрипопуляционных хорологических единиц, то механизмы, обеспечивающие генетическую специфичность отдельных генераций, до сих пор окончательно не ясны. В равной мере можно отдать пальму первенства и ненаправленному действию абиотических факторов, и различной выживаемости генотипов при конкуренции, и предшествующему генетическому облику популяции.

Для выяснения этого весной 1972 г. с популяцией Rana macrocnemis был осуществлен специальный эксперимент[1].

В период размножения, с 29 марта по 18 апреля, на семи нерестовых участках проводились отлов, мечение и повторный вылов лягушек. Всего было отловлено и помечено 1346 особей (962 самца и 384 самки). У всех животных определяли длину тела, пол и фенотип. Всего было проанализировано около 22% самок, внося-

[1] Эта работа была проведена нами совместно с Е.Л. Щупак.

щих реальный[1] вклад в генофонд популяции, и примерно 15–16% той же группы самцов. Полученные данные позволили составить представление о динамике размерно-возрастной структуры и генетического состава популяции в период размножения.

Прежде всего нам понадобилось составить представление о пространственной структуре популяции. На основании работ, проведенных в районе исследований в 1970–1971 гг., мы смогли легко очертить границы популяции, исходя из миграционных возможностей животных и наличия мест размножения и зимовок. Это позволило нам составить схему мест икрометаний, которая, как будет показано ниже, значительно помогает понять возможные причины, обусловливающие генетический состав отдельных микропопуляций.

Наиболее удаленные водоемы, № 1 и 2, находятся на границе популяции, близ с. Бабугент, и, насколько можно судить, представляют конечную цель возможных миграций, осуществляемых через сеть мелких водоемов, лесных ручьев и оврагов. В период размножения эти водоемы совершенно изолированы один от другого и представляют самостоятельные единицы. Нерестилище № 3 – водоем у оз. Секретного. Остальные нерестилища – заливы оз. Верхнего, за исключением водоема № 7, расположенного за дамбой, перегораживающей озеро. Нерестилище № 5 со стабилизацией уровня воды в озере изолируется и функционирует как мелкий замкнутый водоем.

В периоды размножения 1970–1972 гг. было установлено, что в водоеме № 1 ежегодно размножается 200–230 самок, в водоеме № 2 – 60–100, в водоеме № 3 – 200–230, на участке № 5 – около 450, № 7 – около 300, в нерестилищах № 4 и 6 и некоторых других частях озера – 600–700 самок. Водоемы № 1 и 2 постоянно полностью замкнуты, а водоемы № 3 и 7 постоянно слабопроточны. По температурному режиму участки № 1, 2, 5 и 7 практически не отличаются один от другого. Они не затенены, хорошо прогреваются, во время икрометаний температура воды в них 12–15°. Напротив, участки № 3, 4 и 6 – наиболее холодные из-за затененности и постоянного подхода грунтовых вод (участки № 3 и 4) и из-за перемещения воды в озере (участок № 6). Весной температура воды в них обычно 5–7°. Не менее резкие различия между участками сохраняются и в течение всего периода развития личинок. В то же время из-за разного времени вскрытия водоемов размножение на участках № 3, 4 и 6 начинается на 7–10 дней позже, чем в остальных водоемах. В водоеме № 3 размножаются преимущественно особи, зимующие в нем, так же как и на участке № 4. Но бóльшая часть особей, зимующих в оз. Верхнем в районе нерестилища № 4, мигрирует после пробуждения от спячки в нерестилище № 5. В нерестилищах № 6 и 7 размножаются почти

---

[1] В результате учета икры было установлено, что потомство примерно 25% всех самок обязательно гибнет из-за развития в неподходящих условиях.

исключительно особи, зимующие в близлежащих участках оз. Верхнего. Места развития личинок существенно отличаются и по плотности. Так, в период появления задних конечностей среднее количество личинок на 1 л воды в водоеме № 2 составляет 1,84, в водоеме № 1 – 0,18, а в водоеме № 7 – 5. Таким образом, при прочих равных условиях, в микропопуляциях по-разному проявляется действие абиотических и биотических факторов.

Кроме того, за счет разных сроков икрометания на разных участках растянутость его достигает 20–25 дней, но и в пределах одного участка оно тоже растянуто: в местах раннего размножения – на 10–15 дней, на участках № 3 и 4 – на 7–10 дней.

Поскольку весной 1972 г. был собран наибольший материал, характеризующий популяцию Rana macrocnemis, он позволил провести сравнительный феноанализ самцов и самок. Как у самцов, так и у самок встречаются все уклонения от "дикого" типа (фенотипы S, P, R, B, NC – пигментированное горло), но в целом для самцов уклонения более характерны. Например, морфа maculata более характерна для самцов, чем для самок (табл. 17). Величина χ^2 для этих данных равна 7,21, что при двух степенях свободы позволяет отбросить нуль-гипотезу ($0{,}01 < p < 0{,}05$). Точно так же отмечается и разница в количестве фенотипа rugosa: из 962 самцов он встречен у 135, а из 384 самок – у 208 особей ($\chi^2 = 230$; $p < 0{,}001$). Также с вероятностью более 99% обнаруживается связь с полом частот фенотипов P и "пигментированное горло" ($\chi^2 = 48{,}82$ и 32,06 соответственно при одной степени свободы) и по частоте фенотипа S ($\chi^2 = 4{,}47$, $0{,}02 < p < 0{,}05$). Поэтому в дальнейшем, анализируя фенотипическую структуру внутрипопуляционных групп, мы самцов и самок рассматриваем отдельно.

Прежде всего мы предприняли попытку оценить возрастную структуру размножающихся животных. На основании изучения размерного состава мы пришли к заключению, что у самцов выделяются по крайней мере четыре возрастные группы. Первая группа включает самцов с длиной тела менее 59 мм и самок длиной 56 мм и меньше; вторая – животных длиной соответственно 59–67 и 57–67 мм; животные третьей группы имеют длину 68–76 мм (самцы) и 68–79 мм (самки); четвертая – соответственно более 76 и 79 мм. В результате мы смогли определить соотношение возрастных групп Rana macrocnemis, размножающихся в разных микропопуляциях (табл. 18). Для данных табл. 18 (мы не приводим данные по водоему № 3, так как в нем добыто всего 60 экз. обоих полов) величина χ^2 равна 113,36, что с вероятностью более 99% свидетельствует о различном возрастном составе животных, размножающихся на разных участках территории, занятой популяцией малоазиатской лягушки. Таким образом, было установлено, что образование хорологических единиц в популяции в период размножения усиливается специфичностью их возрастной структуры.

Однако, как отмечалось выше, особи разных возрастов могут размножаться в разное время и возрастная специфика микропопу-

Таблица 17

Распределение особей Rana macrocnemis с полным или редуцированным набором пятен на спине (число экземпляров)

Фенотип	♂♂	♀♀	Всего
B	73	39	112
hm	(7,6)	(10,2)	
	356	163	519
	(37,0)	(42,4)	
M	533	182	715
	(55,4)	(47,4)	
Всего	962	384	1346

Примечание. В скобках – частота в %.

ляций может быть следствием того, что размножение в них происходит в различные сроки. Поэтому правильнее сравнивать животных, размножающихся в разных частях популяции в фенологически одинаковые сроки. С помощью мечения мы смогли на всех обследованных участках выделить особей, размножающихся в первую очередь (в первые 2–3 дня икрометания), и особей, приходящих с зимовок на нерестилища на неделю позже "пионеров". В частности, на участке № 4 (см. табл. 18) сравнивались сборы, проведенные 29 марта – 1 апреля и 8 апреля, на участке № 1 – сборы от 29 марта – 2 апреля и 11 апреля и т.д. Полученные данные (табл. 19) свидетельствуют о том, что в разное время икрометания возрастной состав размножающихся животных неодинаков ($\chi^2 = 36,78, p < 0,001$) и наиболее молодые (мелкие) особи приступают к размножению в последнюю очередь. Для самок это положение подтверждается и тем, что количество готовых к откладке яиц в яичниках у животных, добытых в начале икрометания и в конце периода, в среднем отличается почти на тысячу. Сходная картина наблюдалась нами и в популяции R. arvalis (Щупак, Ищенко, 1968).

Микропопуляции, таким образом, характеризуются не только специфичным возрастным составом, но и тем, что в одно и то же время в них размножаются особи разных возрастов. Как следует из табл. 19, наиболее крупные самки (как и самцы) размножаются в первую очередь. В силу этого при формировании брачных пар наибольшее преимущество должны получать генотипы самцов, размножающихся в первую очередь, так как, благодаря большей плодовитости рано размножающихся самок, они будут представлены в популяции бо́льшим количеством. Это справедливо при условии, что в разное время икрометания размножаются генетически специфичные группы.

Таблица 18

Возрастная структура отдельных микропопуляций (нерестилищ) Rana macrocnemis (число экземпляров)

Нерестилище,№	Размерно-возрастные группы				Всего
	I	II	III	IV	
1	29	207	87	9	332
и 2	(8,70)	(62,4)	(26,2)	(2,71)	(100,0)
5	8	84	91	8	191
	(4,2)	(44,0)	(47,6)	(4,2)	(100,0)
4	8	63	98	12	181
	(4,4)	(34,8)	(54,1)	(6,6)	(100)
6	12	74	130	10	226
	(5,3)	(32,7)	(57,5)	(4,4)	(100)
7	13	102	213	28	356
	(3,6)	(28,6)	(59,8)	(7,9)	(100)
Всего	70	530	619	67	1286

Примечание. В скобках – частота в %.

Таблица 19

Количество особей (самцы) разных возрастных групп популяции Rana macrocnemis, размножающихся в разное время

Экологическая группа	Размерно-возрастные группы				Всего
	I	II	III	IV	
Рано размножающиеся	14	188	199	34	435
Поздно размножающиеся	49	250	220	8	527
Всего	63	438	419	42	962

Установить последнее можно прежде всего, оценив связь между возрастом и частотой фенотипов. Анализ этой связи у самцов (табл. 20) приводит к заключению, что отдельные возрастные группы (независимо от места и времени размножения) различаются по частоте полосатых, бугристых и с пигментированным горлом особей. Величина χ^2, рассчитываемая для каждого фенотипа отдельно (лишь в некоторых случаях приходилось объединять животных фенотипов B и hm и трех-, четырехлетних возрастных групп по условиям использования критерия χ^2), почти во всех случаях превышала 95-процентный уровень значимости: для фенотипа "пигментиро-

ванное горло" (NC) χ^2 = 11,14 (при d.f. = 3, $p < 0,05$); для фенотипов B и hm χ^2 = 3,20 ($p > 0,10$); для фенотипа P χ^2 = = 3,76 ($p > 0,10$); для фенотипа S χ^2 = 365,0 ($p > 0,001$); для фенотипа R χ^2 = 45,75 ($p < 0,001$). Для самок все значения χ^2 чрезвычайно малы, и, таким образом, отдельные возрастные группы самок (в данном случае) характеризуются примерно равным вкладом в генофонд популяции.

Сами по себе микропопуляции уже в силу специфичности своей возрастной структуры обязательно будут иметь специфичный генетический состав (фенооблик) (табл. 21). Сравнительно небольшое количество самок и меньшая по сравнению с самцами распространенность у них отдельных вариантов не позволяют проанализировать у них связь между пространственной и генетической структурой популяции, но для фенотипов R и B-hm значения χ^2 малы (0,564 и 7,22), и таким образом устанавливается, что в принципе в разных частях популяции все самки характеризуются примерно равным вкладом в общепопуляционный генофонд, хотя не исключено, что рассмотрение большего материала привело бы к иному результату. У самцов существенные различия обнаруживаются при анализе частот фенотипов R и B-hm. В первом случае величина χ^2 равна 162,5, во втором – 27,02 ($p < 0,001$). Таким образом подтверждается генетическая специфика отдельных микропопуляций.

К этому мы можем добавить результаты наблюдений над популяцией Rana macrocnemis из окрестностей Еревана: в одном из двух нерестилищ, расположенных недалеко друг от друга, среди взрослых самцов морфа rugosa была встречена у 31,2% особей, в то время как в другом ни у одного не отмечен этот фенотип (в обоих случаях было просмотрено по 34 самца).

Наконец, представляется важным следующий вопрос: если в отдельных микропопуляциях в разное время и даже в одно и то же время размножаются животные разных возрастов, то насколько, при прочих равных условиях, различаются по генетическому составу животные одного возраста, размножающиеся в разное время?

Соответствующая обработка наших данных показала, что в нерестилище № 1 между сроками икрометания и частотой фенотипа S есть заметная связь (χ^2 = 32,8, $p < 0,001$); в нерестилище № 7 эти сроки связаны с частотой фенотипов B и hm. (χ^2 = = 18,205, при d.f. = 2, $p < 0,001$). Следует подчеркнуть, что при этом анализе мы сравнивали животных одной возрастной группы, к тому же частота фенотипов B-hm не связана с возрастом. В отдельных микропопуляциях картина может несколько изменяться, но общая тенденция сохраняется везде: особи фенотипа S размножаются позже. Частота морфы striata в отдельных микропопуляциях обследованной популяции Rana macrocnemis от начала к концу икрометания изменяется от 2,45–2,6 до 4,68–5,77%, а на участке № 1 – даже от 4,46 до 11,38%. В то же время частота фенотипов B и hm на участке № 7 падает с 54,5 до 38,8% ($p < 0,05$). В целом по популяции в начале икрометания особи фенотипа B составляют

Таблица 20

Число особей (*n*) разных фенотипов в разных возрастных группах

Размерно-возрастная группа	*n*	Фенотипы	
		S	R
I	63	6 (9,53)	15 (23,8)
II	439	26 (5,92)	92 (20,9)
III	418	23 (5,5)	27 (6,45)
IV	42	1 (2,38)	1 (2,38)
Всего	962	56 (5,82)	135 (14,0)

Примечание. В скобках – в % от объема группы.

10,9%, а в конце – 6,6% всех размножающихся особей. Ясно, что эти различия нельзя объяснить только сдвигами возрастной структуры популяции в период икрометания, тем более что эксперименты, проведенные на Rana arvalis, также наводили на мысль о различном времени размножения разных генотипов (Щупак, 1973).

Эти результаты позволяют составить представление о тех факторах, которые контролируют генетический состав популяции (точнее, генерации, поступающей в популяцию). Совершенно ясно видно, что экологическая структура популяции, в особенности ее возрастной и половой состав, играют определяющую роль, так же как существенной представляется роль пространственной структуры популяции и экологической специфики разных генотипов. Но в любой период своего существования популяция подвержена различному действию абиотических факторов, которые могут по-разному усиливать или ослаблять роль экологической структуры популяции.

В рассматриваемом случае могут складываться несколько характерных (и обычных для многих видов амфибий) ситуаций.

Наибольшая волна икрометания отмечается сразу после таяния снега и льда (вскрытие водоемов), и в это время откладывают икру наиболее крупные особи. Нередко при этом уровень воды в водоемах, особенно проточных (как, например, оз. Верхнее), падает на 10–15 см. Поскольку икра откладывается в наиболее мелких участках озера, понижение уровня воды приводит к массовой гибели потомства, в результате чего в некоторых микропопуляциях (участки № 5 и частично № 6) гибель достигает 100% и вклад отдель-

самцов Rana macrocnemis

Фенотипы			
P	NC (пигментированное горло)	B	hm
8	6	4	21
(12,8)	(3,53)	(6,35)	(23,4)
94	76	30	171
(21,4)	(17,3)	(1,83)	(38,9)
84	101	34	145
(20,0)	(24,1)	(8,13)	(34,6)
5	12	5	19
(11,9)	(28,6)	(11,0)	(45,3)
131	125	73	356
(19,85)	(20,3)	(7,58)	(37,0)

ных генераций, и даже целиком микропопуляций, в генофонд популяции на этих участках оказывается ничтожным или даже сводится к нулю. Потомство же особей, приступающих к размножению позже, благодаря быстрой стабилизации уровня воды, оказывается в более предпочтительном положении и развивается нормально. В дальнейшем его выживаемость контролируется иными факторами.

Обратная картина складывается, когда при стабильном уровне воды наблюдаются резкие весенние заморозки. В это время икра особей, размножающихся рано, уже развита, а икра, отложенная поздноразмножающимися особями, гибнет из-за промерзания мелких участков водоема (что наблюдалось нами весной 1971 г.) и популяция опять-таки недополучает (количественно или качественно) набор генотипов. Понятно, что совместное действие обоих упомянутых факторов вызовет наиболее резкий сдвиг генетического состава генерации или же она может вообще не поступить в популяцию. В этом случае экологическая разнородность популяции вступает в противоречие с условиями существования. Если дискретность популяции создается и поддерживается для обеспечения генетического разнообразия популяции, то действие абиотических факторов, хотя и ненаправленно, но резко нивелирует результат экологической разнородности и ограничивает (снижает) генетическое разнообразие популяции. Абиотические факторы не оказывают влияния на генетический состав генерации лишь в том случае, если экологическая разнородность популяции не усиливается специфичностью внутрипопуляционных единиц, что бывает редко.

Таблица 21

Генетический состав отдельных микропопуляций (нерестилищ) Rana macrocnemis в период размножения

Нерестилище, №	n	Фенотипы					
		S	R	P	Nc (пигментированное горло)	B	hm
1	205	14 / 1	26 / 18	45 / 2	26 / 7	12 / 1	58 / 13
2	127	5 / 6	23 / 41	9 / 5	7 / 15	6 / 9	13 / 24
3	60	4 / 0	4 / 7	7 / 0	9 / 4	1 / 1	10 / 5
4	181	5 / 3	10 / 57	17 / 4	18 / 53	5 / 11	34 / 46
5	191	10 / 1	38 / 21	22 / 0	29 / 12	11 / 2	69 / 13
6	226	5 / 0	16 / 45	22 / 11	33 / 20	12 / 9	57 / 45
7	356	13 / 0	28 / 19	69 / 5	73 / 24	26 / 6	115 / 17
Всего	1346 (962) 384	56 / 11	135 / 208	191 / 27	195 / 135	83 / 37	356 / 163

Примечание. В числителе – самцы, в знаменателе – самки.

Отсюда бесспорно вытекает исключительная редкость полной реализации популяцией своего генетического разнообразия при образовании новой генерации. Благоприятные ситуации, когда потомство во всех микропопуляциях выживает полностью (или хотя бы нормально), крайне редки, и в этом случае сложная экологическая структура популяции выступает в роли хранителя генетического разнообразия, полностью отдающего свои богатства. При этом может создаться чрезвычайно высокая численность или плотность и дальнейшая судьба генетического состава генерации будет определяться действием факторов, зависящих от плотности. Мы уже высказывали предположение, что эти факторы могут проявлять свое действие на уровне генотипа. Результаты экспериментов, проведенных в популяции Rana macrocnemis на оз. Севан, позволяют думать, что плотность развивающихся личинок может влиять на генетический состав сеголеток, покидающих водоемы. Аналогичные результаты получены недавно на Rana temporaria (Пикулик, 1976).

Но все-таки такие ситуации, по-видимому, очень редки. Гораздо чаще популяция так или иначе теряет часть своей генерации в самый начальный момент своего существования (на стадии икры), и нередко лишь часть генерации (потомство одной возрастной группы или одной микропопуляции) является единственным поставщиком генов в популяционный фонд. Но отсюда следует, что генетический состав генерации – результат случайных процессов, прежде всего в силу ненаправленности процессов, которые условно можно назвать эколого-стохастическими. Ведь в этом случае все различия, возникающие в пределах одной генерации, принимают случайный характер и, следовательно, становятся легкообратимыми. Таким образом, если генетический состав популяции определяется генетическим составом отдельных генераций (возрастных групп), то специфика последних является случайным и необходимым результатом взаимодействия экологической структуры популяции и абиотических факторов. Но генетический состав популяции в целом уже не случаен, поскольку, как следует из анализа возрастной и генетической структуры популяции Rana arvalis, в дальнейшем судьба генерации определяется общепопуляционными нуждами и в действие вступают различного рода гомеостатические механизмы. Наличие их в популяциях уже на первых стадиях существования генерации (личиночный период) описано для Rana arvalis (Щупак, 1975).

Специфичность генераций в разных популяциях может определяться принципиально разными причинами. При работе с Rana macreanemis нами было установлено, что в разных популяциях взрослые особи (половозрелые) зимуют в разных условиях. Так, в популяциях в пойме р. Дзкгнагет (побережье оз. Севан) и в популяциях на высоте 1500 и 2400 м (Баксанское ущелье) лягушки зимуют на суше. Напротив, в популяциях на высоте 860 и 1800 м животные зимуют исключительно в воде. При этом в конце сентября 1971 г. было установлено, что в зимовальных водоемах на высоте 1800 м одиночные самки практически не встречались, в большинстве отмечены были пары и "холостые" самцы. Точно так же весной 1972 г. в популяции на высоте 860 м нами наблюдался выход с зимовальных водоемов уже сформированных пар.

В популяциях, где особи зимовали на суше, как осенью, при залегании в спячку, так и весной, при пробуждении, ни одной сформированной пары на суше отмечено не было. Таким образом, при зимовке в воде роль самцов, приходивших в места икрометания даже на 2–3 дня позже первых особей, с точки зрения их вклада в генетический состав популяции оказывается ничтожной (сформированные пары распадаются крайне редко). Отсюда следует, что разные экологические условия в разных популяциях по-разному дают возможность для осуществления панмиксии. В некоторых случаях она становится (в период размножения) практически невозможной, в то время как в других популяциях может оставаться поле для ее осуществления. Но если учесть, что описанная специфика условий обитания в популяциях не случайна, а постоянна, то нетрудно видеть,

что свобода скрещивания в разных популяциях проявляется постоянно по-разному.

Таким образом, мы опять приходим к выводу, что генетический облик генерации, единицы, отвечающей за генетический облик популяции, формируется под действием ряда случайных причин.

СПЕЦИФИКА БИОТОПИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК

Мы уже неоднократно подчеркивали, что наиболее полиморфные виды – виды эвритопные. Особи этих видов сталкиваются с наибольшим набором условий существования. Естественно, встает вопрос, различаются ли генетически особи, обитающие в разных биотопах. Закономерно ожидать, что одни и те же факторы среды будут действовать по-разному на особей, заселяющих разные биотопы. Материалы учета Rana arvalis в ряде пунктов Западной Сибири позволяют дать некоторые конкретные сведения по этому вопросу.

В частности, на основании учета установлено, что население Rana arvalis в разных биотопах имеет разный возрастной состав (табл. 22; см. также Равкин, Лукьянова, 1976). Это понятно: различные биотопы различаются между собой прежде всего количеством мест, подходящих для размножения, что находит свое отражение в относительном обилии сеголеток. Трудно сказать, насколько стабильна возрастная структура населения отдельных биотопов, но бесспорно, что данные, приведенные в табл. 22, в значительной мере отражают относительную роль отдельных биотопов в пополнении численности популяции. Поскольку учет проводился в июле–августе, т.е. в период, когда животные активно питаются перед уходом на зимовку, естественно допустить, что в период обследования популяций в них присутствовали особи, которые до окончания активного сезона уже не будут мигрировать и будут размножаться в данном биотопе, т.е. половозрелые особи. С другой стороны, особи неполовозрелые, имеющие возможность мигрировать, в разных биотопах встречаются с разной частотой.

Например, в пойменных рямах, где размножение происходит относительно редко (относительное обилие половозрелых животных невелико), в большем количестве встречаются однолетние особи – наиболее мигрирующая возрастная группа. Существенное уменьшение доли каждой из последующих возрастных групп является результатом или постепенного уменьшения численности генерации с возрастом, или откочевывания особей в иные биотопы.

Пойменный лес характеризуется низкой численностью старших возрастных групп, и помимо сеголеток, в нем встречаются в большом количестве однолетние особи. Учет материала был построен таким образом, что вылавливались все обитающие в районе ловчих канавок особи, поэтому относительное обилие выделенных возрастных групп (см. табл. 22) практически точно соответствует тому, которое имелось в природе во время обследования популяций. Низкая встречаемость старших возрастных групп в пойменных биото-

Таблица 22

Возрастной состав населения Rana arvalis разных биотопов (в %) (сборы Ю.С. Равкина, 1971 г.)

Возрастная группа	Прииртышье					Приангарье, правый берег р. Чуны	
	Левобережная пойма		Правобережные надпойменные террасы			Переходное болото	Лес
	Рям	Пойменный лес	Заболоченный лес	Залесенное низинное болото	Открытое низинное болото		
0+	20,0	60,4	82,5	55,5	7,14	76,4	61,3
1+	61,3	36,7	9,7	12,7	31,15	5,29	5,45
2+	9,51	1,61	2,69	9,53	36,8	5,76	1,91
3+	6,23	1,04	2,69	11,1	10,72	3,85	5,73
4+	1,64	0,15	1,46	9,53	9,17	7,21	17,45
5+	1,31	-	0,97	1,59	4,08	1,44	7,36
n	305	670	412	63	196	208	367

пах (рямы и пойменный лес), на наш взгляд, просто отражает относительно небольшую численность Rana arvalis в этих биотопах. По-видимому, лягушки встречаются в них в небольшом числе постоянно. В биотопах надпойменных террас, напротив, относительное обилие половозрелых особей заметно выше. По-видимому, в них в основном и осуществляется размножение, за исключением открытых низинных болот, где доля сеголеток крайне низка. В разных ландшафтно-географических зонах картина может быть различной. Например, в южной тайге и подтаежных лесах Приобья наибольшая численность Rana arvalis отмечается в пойменных сорах и болотах, в то время как на надпойменных террасах она низка (Равкин, Лукьянова, 1972).

Для нас прежде всего важно то, что население отдельных биотопов может характеризоваться разной возрастной структурой. Однако этого, в общем, достаточно для того, чтобы заключить, что отдельные биотопические группы будут характеризоваться специфическим генетическим составом. Действительно, частота морфы striata в рослых рямах поймы Иртыша составляет 30,4% (из n = = 306), а в заболоченных надпойменных лесах на ее долю приходится 39,6% (из $n = 4$) обитающих в них особей ($p < 0,05$). Частота морфы maculata (фенотип M) соответственно составляет 63,5 и 74,7%. В то же время лишь население рямов характеризуется низкой (относительно) частотой морфы striata: во всех остальных биотопах, в том числе и надпойменных, она колеблется от 36,8 до 39,6%.

Нам представляется целесообразным проводить сравнения в ином плане. Учет амфибий в южной тайге (Равкин, Лукьянова, 1976)

позволил установить, что размножение Rana arvalis осуществляется преимущественно в биотопах, так или иначе связанных с поймами (соры, болота). Однако Rana arvalis обычна и в биотопах, хотя и пойменных, но тех, где размножения, как правило, не происходит (луга, покосы, выпасы, пойменные осинники и т.д.). В этих последних биотопах, как правило, присутствуют особи, мигрирующие из основных мест обитания. Анализ сборов Ю.С. Равкина и И.В. Лукьяновой позволил установить, что в районе с. Шегарка Томской обл. у особей, добытых на низинном надпойменном болоте, частота морфы striata составляла 29,2% (n = 288), на низинном болоте надпойменных террас – 23,3% (n = 403), на залесенном пойменном болоте – 28,2% (n = 34) и на низинном пойменном – 31,6% (n = 381). В то же время среди особей, собранных на полях, покосах, выпасах, перелесках и в других относительно сухих биотопах, где размножения не происходит (или происходит в значительно меньшей степени) и в большей мере присутствуют мигрирующие особи, частота морфы striata составляла 41,7% (n = 290).

Анализ материалов, собранных Равкиным и Лукьяновой в 1972 г. в пойме Оби (окрестности с. Ларино Александровского р-на Томской обл.), позволил установить, что во влажных биотопах (темнохвойные, хвойно-лиственные и мелколиственные леса) среди неполовозрелых (без сеголеток) особей striata составляли 40,4%, а среди половозрелых – 43,6% (n = 93), а в этих же возрастных группах у особей, добытых в более сухих биотопах, опять-таки не служащих местами размножения (луга, выпасы, осинники), striata составляли соответственно 53,2 и 49,2% (n = 342).

Среди половозрелых особей, собранных в районе с. Полноват Тюменской обл. (подзона северной тайги) в августе 1973 г. на различного типа болотах striata составляли 45,6% (n = 127), а среди особей, собранных там же на суходолах – 54,5% (n = 145). Во всех случаях прослеживается общая тенденция: частота морфы striata в более сухих биотопах заметно выше. Трудно однозначно установить причины, обусловливающие неравное распределение морф по биотопам. Оно может быть следствием различной миграционной способности, различной устойчивости к пониженной влажности или даже различной критической ценности отдельных морф.

Имеющиеся у нас данные мы можем представить в несколько ином виде. В районе пос. Шегарка Томской обл. в 1970 г. в более сухих биотопах были добыты животные четырех возрастных групп – от сеголеток до трехлетних. Если представить, что на данной территории существуют две популяции, одна из которых содержит генотипы SS и Ss, а другая – только генотипы ss, и считать, что смертность в каждой генерации одинакова, то следует ожидать постепенного убывания доли более старых животных (при постоянстве интенсивности размножения) в каждой из этих популяций. Для особей, не имеющих доминантного аллеля, такая картина как раз и наблюдается (табл. 23), но в "популяции", состоящей из морфы striata, картина иная – доля двухлетних особей заметно

Таблица 23

Возрастно-генетическая структура сухих биотопов (поля, покосы, поселки) популяции Rana arvalis (пос. Шегарка Томской обл., 1970 г.) (число экз.)

Возрастная группа	Генотипы		Всего
	SS, Ss	ss	
0+	68	81	149
1+	17	55	72
2+	33	25	58
3+	3	8	11
Всего	121	169	290

выше доли сеголеток. Это может быть следствием или повышенной выживаемости генерации, или высокой ее численности в год ее поступления в "популяцию" striata, или же повышенной миграционной способностью особей морфы striata, поскольку весь этот материал собран в удалении от мест размножения.

Так или иначе, в популяциях обычны ситуации, когда даже вне периода размножения экологическая структура популяции оказывается тесно связанной с ее генетическим составом. Нетрудно видеть, что в ряде случаев судьба отдельных биотопических группировок может быть существенно различной (выживаемость striata на зимовках, например, в водоемах и на суше, может резко различаться) и действие одних и тех же внешних факторов может вызывать разные изменения генетического состава внутрипопуляционных групп. Меру воздействия внешних факторов можно надежно определить исходя из определения селективной ценности отдельных морф. К обсуждению этого вопроса мы и переходим.

ГЛАВА 6

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОТДЕЛЬНЫХ МОРФ И РОЛЬ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ

Познание селективной ценности различных генотипов, безусловно, является ключом к пониманию факторов, определяющих специфику генетического состава популяции, и прежде всего роль генетико-стохастических процессов. В самой общей форме она принимается большинством биологов и проявляется достаточно часто. Наиболее легко поддаются расшифровке случаи, когда отдельные морфы имеют явную криптическую ценность (например, промышленный меланизм у бабочек). Адаптивность полиморфизма вытекает и из того факта, что наибольшая степень полиморфизма характерна для популяций или видов, занимающих более разнообразный набор биотопов (DaCunha, Dobzhansky, 1954; DaCunha et al., 1959; Inger et al., 1974, и др.). Не менее ясно эта ценность усматривается в тех случаях, когда близкие виды (или группы видов), обитая в разных условиях существования, проявляют различную степень полиморфности. Примером тому могут служить лептолактилиды Австралии рода Crinia (Main, 1965) и африканские представители рода Phrynobatrachus из сем. Ranidae (Stewart, 1974). Наконец, многочисленные случаи проявления "сезонного полиморфизма" являются прекрасной иллюстрацией различной селективной ценности отдельных морф. (Timofeeff-Ressowsky, 1940; Гершензон, 1946; Test, 1955; Pyburn, 1961b; Merrell, Rodell, 1968).

Обычно "сезонный полиморфизм" объясняется различной выживаемостью разных генотипов или же повышенной жизнеспособностью гетерозигот (Зурабян, Тимофеев-Ресовский, 1967). Как правило, подобного рода наблюдения проведены на животных с быстрой сменой поколений (насекомые, грызуны), но к настоящему времени сезонные изменения направления отбора описаны и для амфибий. В частности для Acris crepitans установлено закономерное изменение доли краснополосых особей в популяции – увеличение ее летом и уменьшение к осени. При этом установлено, что селективная ценность морф в каждый момент определяется количеством прибрежной растительности и ее цветом (Pyburn, 1961b). В тех случаях, когда популяция заселяет серию водоемов с разным цветом субстрата, эти микропопуляции четко различаются по распределению цветовых вариантов (Nevo, 1973). Меррелл и Роделл (Merrell, Rodell, 1968), анализируя частоту гена burnsi в пяти популяциях Rana pipiens,

установили изучением осенью и весной фенотипов живых и погибших на зимовке животных, что во всех обследованных популяциях частота гена заметно повышается весной (Δp = 0,015). Более того, Гилл (Gill, 1970) показал, что особи Rana pipiens, гетерозиготные по гену kandiyohi (потомство самок генотипа K/+ независимо от генотипа самца), выживают в период эмбриогенеза лучше, чем особи "дикого типа". В то же самое время эти генотипы гибнут в большей степени в период выхода на сушу. Легко увидеть, что изменение условий роста и развития личинок на разных этапах этого роста приведет к различному по эффекту изменению генетического состава генерации.

Случаи сезонного сдвига давления отбора описаны и для квакши Hyla regilla (Jameson, Peguegnat, 1971). Однако вскрыть конкретные причины, обусловливающие этот сдвиг, удается далеко не всегда, так как для этого необходимо конкретное знание биологических особенностей отдельных генотипов. Наблюдения Венделькена (Wendelken, 1968) над разной скоростью реакции разных морф Acris crepitans на хищника хорошо иллюстрируют поведенческие различия между отдельными генотипами (у этого же вида различные морфы различаются наследственно по своей сопротивляемости заболеваниям, в особенности в наземный период жизни) (Nevo, 1973). Различная реакция на влажность предполагается у разных цветовых морф (полосатые и бесполосые) Plethodon cinereus (Test, 1955). Число примеров можно было бы продолжить, хотя оно относительно невелико. Нам важнее остановить свое внимание на особенностях морф изученных нами видов.

Высказываемое некоторыми исследователями предположение о разной криптической ценности отдельных морф у некоторых видов Anura, естественно, наводит на мысль, что в одних и тех же условиях при допущении разной криптической ценности морфы могут характеризоваться различной подвижностью и активностью: более криптические морфы могут более свободно перемещаться в окружающем пространстве. Эти различия могут найти свое отражение в разной интенсивности обмена, тем более что, как было показано выше, различные морфы могут характеризоваться разной миграционной способностью. Поэтому была предпринята попытка изучить газообмен разных морф у сеголеток Rana arvalis (поскольку эта возрастная группа проявляет наибольшую тенденцию к миграциям). Используя оптико-акустический газоанализатор ОА-5507, Л.Н. Добринский установил (на особях, добытых в окрестностях г. Свердловска), что особи морфы striata обладают повышенным обменом: выделение CO_2 в единицу времени на 1 г веса тела у них по сравнению с особями морфы maculata выше в полтора-два раза. Эти результаты нашли свое неожиданное подтверждение при анализе обмена полосатой и бесполосой морф двух видов наземных моллюсков – Bradybaena fruticum и Bradybaena schrenkii (Хохуткин, Добринский, 1973).

Далее, на тех же особях Rana arvalis было установлено, что морфа striata отличается от морфы maculata более высоким исход-

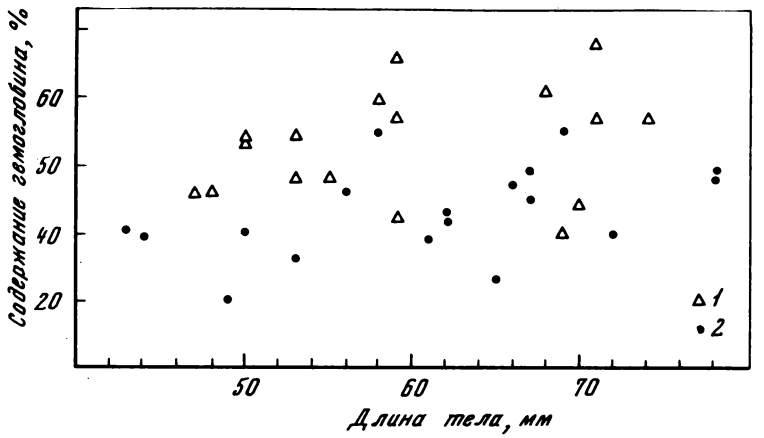


Рис. 26. Содержание гемоглобина у двух морф Rana macrocnemis
1 – полосчатые; *2* – бесполосые

ным уровнем окислительно-восстановительных процессов и чувствительностью их к тироксину (Рункова, 1975). Если эти различия действительно определяются геном striata и (или) связанными с ним генетическими системами, то становится понятной бо́льшая способность к миграциям особей фенотипа striata. Точно так же становится понятной и повышенная концентрация морфы striata в горных популяциях Rana macrocnemis (если допустить, что одни и те же морфы у близких видов характеризуются сходными физиологическими особенностями).

Исходя из того, что у многих животных продвижение в горы связано с повышением концентрации гемоглобина в крови, а также учитывая явное повышение концентрации морфы striata в горах, летом 1973 г. мы изучили содержание гемоглобина крови у серии Rana macrocnemis на высоте 2000 м (оз. Се́ван). Полученные результаты отображены на рис. 26. Эти данные убедительно свидетельствуют о том, что морфа striata более выгодна в условиях существования в горах: среднее содержание гемоглобина крови у особей этой морфы – 53,0%, в то время как у бесполосых особей – 43,4%. Таким образом, для двух морф еще раз установлены существенные физиологические различия. Здесь уместно напомнить, что для полосатых и бесполосых особей Rana ridibunda характерны различия в относительных размерах печени (Шварц, 1959). Некоторые различия по этому показателю в пользу морфы striata отмечены нами и для сеголеток Rana arvalis (Шварц, Ищенко, 1968).

Помимо этого, нами было определено количество зрелой икры в яичниках у самок Rana arvalis, собранных в августе 1971 г. в Ильменском заповеднике. Было установлено, что по плодовитости трех-, четырехлетние особи как striata, так и бесполосые практически не отличаются (среднее количество яиц равно соответственно 930 и 939 для трехлетних и 1140 и 1161 для четырехлетних). Но самые

крупные особи (пятилетние и старше) существенно разнятся по этой важнейшей физиологической характеристике. Для особей этой возрастной группы, имеющих доминантный ген S, средняя плодовитость составляет 1161 ± 83 яиц (как у четырехлетних), а для особей, гомозиготных по рецессивному аллелю s., – 1461 ± 46 яиц. Отсюда понятна важнейшая роль возрастной структуры популяции в формировании ее генетического состава. Существенным представляется и другое: внешне, казалось бы, нейтральный признак оказывается "сцепленным" с важнейшими физиологическими особенностями. Эти особенности в значительной мере снижают возможность действия генетико-стохастических процессов.

Учитывая эти особенности, мы предприняли специальную обработку имеющихся у нас материалов. В процессе работы с Rana arvalis в Челябинской обл. мы неоднократно имели возможность убедиться, что особи различных фенотипов проходят метаморфоз в различные сроки. Первое наблюдение было проведено в 1968 г., когда в результате сильного пересыхания водоемов, служащих местами развития личинок Rana arvalis, на сушу успели выйти сеголетки, прошедшие свое развитие в наиболее сжатые сроки. Доля морфы striata среди них оказалась необычайно низкой и составила лишь 27,8% по сравнению с 40% в обычные годы, когда пересыхания не происходит. Экспериментально это было подтверждено Е.Л. Щупак (1973, 1975). Наиболее интересный результат, полученный ею, заключается в том, что личинки, вышедшие из икры, отложенной в самую последнюю очередь, прошли свое развитие в наиболее сжатые сроки (на 20 дней быстрее). При этом доля морфы striata в опытном и контрольном водоемах оказалась существенно различной – 24,6 и 54,6%. Эти наблюдения проведены в иных водоемах, расположенных на много десятков километров от постоянно обследуемой нами популяции.

Что касается основной популяции, то в ней сроки выхода молодняка на сушу, естественно, от года к году варьируют, но к концу июля в основной части популяции метаморфоз полностью завершался, почему мы и собирали серии всегда в первой декаде августа. При этом размеры тела сеголеток, обитающих на суше, варьируют слабо: в середине августа 1968 г. и в последней декаде августа 1969 г. они составляли соответственно 21,58 ($n = 277$) и 21,82 мм ($n = 210$), а в начале августа 1971 г. – 22,86 мм ($n = 626$). Но скорость роста молодняка на суше в разные годы может быть различной: средняя длина тела сеголеток в конце сентября 1969 г. и в середине сентября 1970 г. равнялась соответственно 22,73 ($n = 83$) и 26,12 мм ($n = 57$) в одном и том же биотопе.

Естественно, что нас заинтересовал вопрос: с одинаковой ли скоростью растут на суше разные генотипы? С этой целью мы изучили распределение размеров тела сеголеток, собранных в 1969 ($n = 758$) и в 1971 гг. ($n = 1097$), и для характеристики размерного состава этой возрастной группы оценили степень асиммет-

Таблица 24

Размеры тела и степень асимметрии (A) их распределения у сеголеток Rana arvalis в популяции "Миассово" (1969)

Показатель	Время сбора		
	первая декада августа	третья декада августа	середина сентября
	striata		
$M \pm m$	20,10 ± 0,16	21,8 ±0,17	22,40 ±0,44
$A \pm m_A$	+0,308± 0,175	+0,026± 0,235	-0,084± 0,414
n	200	110	35
	maculata		
$M \pm m$	20,20 ±0,17	21,90 ±0,16	23,00 ±0,34
$A \pm m_A$	+1,125± 0,150	+0,624± 0,240	-0,205± 0,350
n	265	110	48
	Вся генерация		
$M \pm m$	20,16 ±0,12	21,82 ±0,12	22,73 ±0,27
$A \pm m_A$	+0,834± 0,114	+0,235± 0,169	-0,283± 0,269
n	465	210	83

рии кривых распределения длины тела как для всей группы в целом, так и для отдельных морф. Полученные при этом результаты приведены в табл. 24. Сразу после завершения выхода сеголеток на сушу распределение их размеров резко асимметрично. Ранее было показано (Щупак, 1969), что в течение всего периода выхода на сушу сеголетки имеют равную длину тела. Поэтому наблюдаемая положительная асимметрия отражает присутствие в обследованной выборке сеголеток, прошедших метаморфоз в наиболее короткие сроки (уже частично выросших на суше). По мере роста молодняка на суше это преимущество[1] теряется: в конце августа асимметрия выражена заметно меньше и в популяции сеголеток примерно с равной частотой встречаются особи, отклоняющиеся от средних по размерам ($p < 0,01$). К середине сентября для кривой распределения размеров тела сеголеток характерна слабая отрицательная асимметрия (но не достоверная). Естественно, что такой сдвиг кривой распределения можно легко объяснить неравномерным ростом особей разных размеров.

[1] Более крупные особи имеют сравнительно бóльшие относительные размеры печени, что, безусловно, является преимуществом перед уходом на зимовку.

Это предположение находит свое подтверждение при анализе относительных размеров печени: распределение этого показателя в середине августа характеризуется положительной асимметрией (A = = + 0,422 ± 0,098), а в середине сентября – отрицательный (A = = –0,453 ± 0,273) при $p < 0,01$. Поскольку относительные размеры печени сеголеток в первый период жизни на суше положительно скоррелированы с размерами тела (Шупак, 1971), то изменение характера распределения индекса печени свидетельствует о том, что перед уходом на зимовку роль особей, быстро прошедших метаморфоз, снижается. Сравнение морфы striata с морфой бесполосой приводит к заключению, что разные генотипы растут с равной скоростью – средние размеры их практически одинаковы в течение роста перед зимовкой. Но резкие различия в характере распределения длины тела у обеих морф позволяют утверждать, что по завершении выхода на сушу среди рано прошедших метаморфоз сеголеток бесполосая морфа составляет большинство, т.е. особи этой морфы проходят личиночное развитие быстрее.

Эти различия могут иметь очень существенное значение, как отмечалось выше, при резком изменении условий роста и развития личинок, особенно при пересыхании водоемов (что и вызвало повышенное содержание бесполосой морфы в генерации, поступившей в 1967 г.). Различия с большей вероятностью могут быть и следствием разного времени размножения разных генотипов, но в популяции икрометание может происходить в сжатые сроки, и тогда особи разных генотипов будут проходить метаморфоз одновременно. Особенно отчетливо это проявилось в 1971 г. Распределение размеров тела сеголеток обеих морф, добытых 5–7 августа ($n = 626$), было симметричным (A = –0,057 и 0,145 при $p > 0,10$). В этом случае и дальнейший рост протекал равномерно. Если длина тела полосатых и бесполосых вариантов равнялась в начале августа соответственно 22,86 и 22,94 мм, то 27–28 августа она была равной 23,65 и 23,50 мм и характер распределения размеров тела не изменялся (коэффициенты асимметрии равнялись 0,120 и 0,071 при $p > 0,10$). Эти данные свидетельствуют о том, что в разных условиях существования разные генотипы растут с разной скоростью, и поэтому в зависимости от ситуации, складывающейся в популяции, абиотические факторы могут оказать разное воздействие на генетический состав популяции.

Многочисленные данные, в том числе и приведенные здесь, убедительно свидетельствуют о том, что, по-видимому, нейтральный полиморфизм – явление более или менее редкое. В большей своей части он поддерживается благодаря высокой физиологической и экологической специфике отдельных генотипов и, более того, является, возможно, побочным (но обязательным) продуктом сложной физиологической дифференциации популяции, направленной на повышение ее адаптационных свойств. Не исключено, что дифференциация популяции начинается с качественных реорганизаций генома, вторично маркированных внешним полиморфизмом, необходимым, по-видимому, при формировании брачных пар.

Материалы, приведенные в этой и предыдущей главах, позволяют говорить об очень тесной связи экологической структуры популяции (в самом широком смысле слова) с ее генетическим составом. Необходимость изучения подобного рода связей подчеркивалась уже неоднократно (Шварц, 1965, 1969; Шварц, Ищенко, 1968; Vuilleumier, 1973, и др.). Знание этих зависимостей позволяет не только конкретизировать роль отдельных эволюционных факторов, но и наметить пути направленного воздействия на генетический состав естественных группировок животных. Обсуждению этого вопроса мы посвящаем заключительный раздел настоящей работы.

ГЛАВА 7

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ И ВОЗМОЖНОСТИ НАПРАВЛЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА НЕГО

Поскольку уже в самом начале наших исследований мы пришли к заключению, что изменение возрастной структуры популяции неизбежно приведет к изменению ее генетического состава в целом, то можно легко допустить, что подобного рода изменение может быть достигнуто искусственным вмешательством в судьбу популяции (или ее части). Необходимость подобного рода попыток не нуждается в рекламе. Разумеется, управление экологической структурой популяции – задача гораздо более легкая, чем управление индивидуальным отбором, но далеко не простая, и трудности работ этого направления вполне очевидны.

В 1970 г. в популяции Rana macrocnemis на оз. Верхнем был поставлен первый эксперимент в этом направлении. Мы не будем вновь останавливаться на описании популяции – это достаточно подробно сделано в главе 5. Заметим лишь, что нерестилище № 4 – самый холодный участок озера, так как непосредственно в него впадает горный ручей, питающий оз. Верхнее. Вследствие этого метаморфоз Rana macrocnemis там проходит в последнюю очередь. Этот участок явился для нас контрольным. Участки № 5 и 6 мы в 1970 г. использовали как опытные (соответственно опытный № 1 и опытный № 2). Еще при работе с Rana arvalis за несколько лет до работы с Rana macrocnemis мы убедились, что генетический состав сеголеток, покидающих водоем в разное время, различен, и решили усилить уже имеющиеся различия в фенологии размножения и соответственно развития головастиков на выбранных нами участках. В течение 9–10 апреля на обоих экспериментальных участках были удалены все кладки икры (результат икрометания примерно 150 самок). В водоемах смогли продолжить развитие лишь личинки, успевшие пройти эмбриональные стадии (т.е. потомство самок, приступивших к размножению в самую первую очередь). Таким образом, оказалась искусственно сформированной микропопуляция из потомства размножающихся особей (или из особей с высокой скоростью эмбрионального развития). В дальнейшем на всех трех участках в течение всего периода метаморфизма мы проводили ежедневные сборы сеголеток, выходящих из водоемов. Результаты обработки собранного материала сведены в табл. 25.

Таблица 25

Генетическая структура сеголеток контрольной и опытных микро

Участок	n	Фенотипы, частота, %	
		M	P
Контроль	211	53,0 ± 3,44	5,2 ± 1,53
Опытный № 1	448	72,3 ± 2,11	5,8 ± 1,10
Опытный № 2	98	61,2 ± 4,92	9,2 ± 2,92

Как было подробно описано выше, микропопуляции существенно различаются по своему генетическому составу. Поэтому нас в первую очередь должны интересовать данные с опытных участков, резко отличающиеся от данных с контрольных участков. Но и при этом мы можем оценить полученные результаты положительно. В пределах популяции среди выходящих на сушу сеголеток особи striata составляют 1,9–11,4% (см. табл. 12). На опытном участке № 1 они составили 1,8%, т.е. примерно столько же, сколько в водоемах близ с. Бабугент, где размножение начинается несколько раньше, чем в оз. Верхнем, и притом при более высоких температурах среды. В водоеме Секретное, более холодном и более поздно вскрывающемся, частота (естественная) морфы striata составляла 7,1%, а на экспериментальном участке № 2 она достигала 14,3%. Этот участок, в отличие от первого, более холодный и позже становится пригодным для размножения. В нем размножаются особи, зимующие поблизости. Что касается участка № 1, то, как мы установили уже в 1972 г., размножаются в нем преимущественно особи, вышедшие с зимовки с контрольного участка. На контрольном участке, наиболее холодном, таким образом, помимо всего прочего, размножаются особи, пробудившиеся от спячки в последнюю очередь. Следовательно, они в большей степени способны переносить зимнюю спячку, более способны выдерживать ее удлинение. Результаты, полученные в 1970 г., нашли свое толкование в данных экспериментов, проведенных в 1972 г. (см. главу 5).

Результаты проведенного опыта подтверждают возможность искусственного направленного изменения генетического состава популяции. При этом становится очевидным, что, коль скоро отдельные микропопуляции реагируют на изменение среды различно, направленного изменения генетического состава популяции оказывается возможным достичь лишь резким и необратимым нарушением ее пространственной структуры, а именно нивелированием вклада всех, за исключением какой-либо одной, микропопуляций в численность генерации. Адекватный эксперимент был проведен в популяции Rana arvalis Е.Л. Щупак, когда из одного водоема в самом конце ик-

популяций Rana macrocnemis

Фенотипы, частота, %		
S	B	R
20,9 ± 2,80	7,1 ± 1,77	13,8 ± 2,37
3,8 ± 0,90	6,7 ± 1,18	11,4 ± 1,50
14,3 ± 3,54	6,1 ± 2,42	9,2 ± 2,92

рометания была удалена вся икра Rana arvalis и взамен ее было помещено несколько самых свежих (последних) кладок. И здесь была искусственно создана микропопуляция из потомства лягушек, приступающих к размножению позже.

Помимо прочих результатов, этот эксперимент привел к очень сильным отличиям в частоте морфы striata между опытным и контрольным водоемами: она равнялась соответственно 54,6 и 24,6% при $p<0,01$ (Шупак, 1973). Складывается впечатление, что резкое разовое воздействие на популяцию может привести к существенному изменению ее генетического состава. Однако эксперименты, проведенные с Rana macrocnemis в 1972 г., наводят на мысль, что в природе, независимо от вмешательства человека, пространственная и возрастная структуры популяции, равно как и половая, постоянно и порой очень сильно нарушаются. Действительно, резкие изменения уровня воды в местах размножения или заморозки могут нацело уничтожить продукцию нескольких микропопуляций или возрастных групп. Точно так же условия зимовки взрослых особей могут предоставить самкам свободный выбор самцов в местах размножения (или, что то же самое, предоставить самцам возможность конкурирования) или же лишить их этого выбора.

Таким образом разнообразное воздействие абиотических факторов постоянно "осуществляет" в природе "эксперименты" по резкому (и в конечном итоге направленному) изменению экологической структуры популяции и, следовательно, ее генетического состава. В то же время, несмотря на эти изменения, популяции поддерживают в целом характерный для них нормальный коадаптированный генофонд. Отсюда следует, что разовое воздействие на популяцию не даст нужного эффекта или оно будет временным, поскольку многие пространственные и генерационные различия носят случайный характер и легко обратимы. В принципе для того, чтобы добиться направленного изменения генетического состава популяции, необходимо изменить характер формирования брачных пар, т.е. изменить существующую в популяции степень панмиксии, а это возможно только в результате длительного воздействия, по крайней мере на про-

Таблица 26

Число особей фенотипа striata, проходящих метаморфоз в популя

Выход из разных водоемов			
Год обследования	Тип водоема	Число особей, вышедших из водоема	Частота фенотипа, %
1968	Залив озера	884	37,3 ± 1,63
1972	Замкнутый разреженный	759	39,9 ± 1,77
1972	Замкнутый плотный	540	36,5 ± 2,06
1973	Залив озера	785	38,7 ± 1,73
1973	Замкнутый плотный	398	36,9 ± 2,42

тяжении одного популяционного цикла, на всю популяцию в целом. При этом необходимо учитывать и возможное влияние абиотических факторов, так же как и селективную ценность отдельных генотипов.

Понятно, что прежде чем осуществить подобного рода попытку, необходимо оценить возможную эффективность предполагаемого воздействия, иначе о вмешательстве в генетическую структуру популяции, не говоря уже о его направленности, не может быть и речи. Предварительная оценка такого воздействия может быть получена на основе математической модели, учитывающей взаимодействие экологической структуры популяции и генетического состава внутрипопуляционных групп, основанной, разумеется, на оценке параметров из природных популяций. Именно такого рода попытка была предпринята В.С. Безелем при определении необходимой меры воздействия на генетический состав популяции через изменение ее экологической структуры (Безель и др., 1975).

Число математических моделей, ставящих своей целью определение эффективности естественного отбора, ныне достаточно велико, но большинство из них основано на представлении о том, что эволюционные изменения популяции есть следствие различного вклада отдельных генотипов в генофонд последующих поколений. При этом предполагается, что эффективность отбора зависит от многих факторов, таких, как генетическая структура популяции, характер и степень генетической детерминированности отдельных признаков (Moran, 1968; O'Donald, 1969; Miller, Gill, McGillard, 1971), исходная частота различных аллелей (Левинс, 1968; O'Donald, 1969, способ размножения (Pincus 1970), динамика численности (Hairston et al., 1970), система формирования брачных пар (Croize-Pourcelet, 1968; Cook, 1971), характер взаимоотношений с близким видом (Levin, 1971) и т.д.

Понятно, что все эти модели, как и множество им аналогичных, построены на классических представлениях об индивидуальном отбо-

ции Rana arvalis (по Щупак, 1975)

Выход из одного водоема		
Дата выхода	Число особей, вышедших из водоема	Частота фенотипа, %
19 июля	54	46,93 ± 8,18
23 июля	118	43,90 ± 5,47
2 августа	53	20,45 ± 6,08
11 августа	63	34,04 ± 6,92
17 августа	84	44,82 ± 6,55

ре. Вместе с тем результаты многочисленных экологических экспериментов наводят на мысль о возможности осуществления в природе "косвенного отбора", заключающегося в направленном и предсказуемом изменении генетического состава популяции при изменении ее экологической структуры. Эти представления возникли с появлением первых данных о механизмах генетической изоляции в пределах популяции (Adamczyk, Petrusewisz, 1966; Anderson, 1966) и теоретических обобщений многочисленных экологических данных (Шварц, 1969; Шварц и др., 1972, и др.). Необходимость такого подхода к популяционным проблемам стала высказываться все чаще (Anderson, King, 1970; Vuilleumier, 1973). В частности, Андерсон и Кинг на основе этих представлений создали модель, описывающую влияние возрастного состава популяций на ее генетическую структуру. Однако авторы не смогли определить эффективность воздействия сдвига структуры популяции на ее генетический состав, поскольку в модели не были использованы данные, характеризующие реальную популяцию.

Поэтому мы решили использовать модель Андерсона и Кинга для описания эффекта воздействия возрастной структуры популяции Rana arvalis на ее генетический состав. Все параметры были определены нами на основе материалов, собранных в популяции "Миассово". Анализу подвергнуты были частоты трех генотипов, образуемых комбинациями двух аллелей (S и s) одного аутосомного локуса. Частота гена определялась в пределах каждой из шести выделенных возрастных групп (от сеголеток до пятилетних особей). Поскольку гетерозиготы внешне неотличимы от гомозигот по доминантному аллелю (аллель S полностью доминантен), частоты аллелей во всех возрастных группах получены на основании расчетов по формуле Харди – Вайнберга. Далее, мы допустили, что на эмбриональной и личиночной стадиях коэффициенты выживаемости отдельных генотипов не зависят от плотности как самих генотипов,

Таблица 27

Основные параметры популяции Rana arvalis

Генотип	Среднее число особей в разных возрастных			
	0+	1+ -2+	3+	4+
SS	14	-	8,4	4,5
Ss	102	-	52,6	19,5
ss	184	-	83,0	21,0
Частота гена, Ps	0,207	-	0,241	0,317

так и суммарной. Хотя специальных экспериментов в этом плане мы не проводили, материалы, опубликованные Е.Л. Щупак (1975), позволяют думать, что плотность и условия развития не влияют на конечный итог работы отдельных водоемов: генетический состав сеголеток оказывается идентичным (табл. 26). В то же время, согласно мнению Щупак (1975), в каждый конкретный отрезок времени один и тот же генотип по-разному реагирует на плотность, но коль скоро условия развития и роста личинок резко меняются, меняется и реакция генотипа на плотность. В нашей модели мы не учитывали этого фактора.

В результате обработки наших данных (четырехлетних наблюдений над популяцией Rana arvalis) были определены коэффициенты выживаемости (A_{ij}), характеризующие долю животных, переходящих из одной возрастной группы в другую. В табл. 27 приведены данные, характеризующие половозрелых животных, принимающих участие в размножении. Кроме того, мы определили плодовитость самок каждой возрастной группы (подсчетом яиц в яичниках) и, исходя из того, что в период размножения количество самцов вдвое превышает количество самок, определили среднее количество оплодотворенных яиц на одну особь каждого фенотипа. Этот показатель мы рассматривали как коэффициент плодовитости (B_{ij}). Жизнеспособность и плодовитость разных полов принималась равной. Также допускалась высокая степень панмиксии в течение каждого периода размножения. На основе данных о плодовитости генотипов в разных возрастных группах было рассчитано количество сеголеток каждого генотипа с учетом коэффициента общей выживаемости на личиночных стадиях (R_i). Сеголетки, появившиеся в популяции в интервал (период) размножения T, характеризуются специфичным по сравнению с родительским генетическим составом и к периоду размножения T+1 переходят в следующую возрастную группу (однолетние особи) с соответствующим коэффициентом выживаемости (A_{ij}). Ана-

группах	Число оплодотворенных икринок на одну особь (B_{ij}) в разных возрастных группах			R_i
5+	3+	4+	5+	
4,5	310	387	387	0,00248
9,5	310	387	387	0,00358
5,0	313	380	487	0,00512
0,487	-	-	-	-

логичные сдвиги происходят во всех возрастных группах, повторяясь в каждом последующем интервале времени.

Такого рода модель, учитывающая размер популяции, ее возрастной состав и возрастно-специфическую плодовитость, реализована нами в виде системы уравнений в конечных разностях. В рамках этой модели мы рассмотрели изменение генетического состава популяции при равномерном, не зависящем от генотипа снижении продолжительности жизни животных от 5 до 3 лет. Подобное воздействие достигается нами как десятикратное уменьшение коэффициентов выживаемости для трехлетних и более старших животных. В результате мы оценили изменение частоты аллеля S как конечный итог воздействия на популяцию в течение 20 интервалов размножения. В нашем случае (рис. 27) изменение частоты аллеля S за год весьма заметно $-\Delta p_S = 0{,}07$. Исходя из того, что "возраст" одного поколения у Rana arvalis равен 3 годам, $\Delta p_S = 0{,}21$ (изменение частоты гена за поколение).

Полученная оценка эффективности изменения возрастной структуры близка к реальным значениям. Известно, что наивысшей эффек-

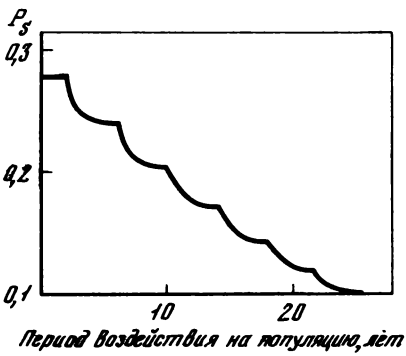


Рис. 27. Изменение частоты (P) аллеля S.

тивности естественный отбор достигает в тех случаях, когда направление изменчивости совпадает с направлением изменения окружающей среды. Классическим примером тому служит распространение меланистов березовой пяденицы на урбанизированных территориях (в этом случае $\Delta p_s = 0{,}017$ за одно поколение). Таким образом, мы вынуждены признать, что изменение возрастной структуры популяции по своей эффективности по меньшей мере соответствует классической форме отбора, которая в природе без вмешательства человека, по-видимому, никогда не наблюдается.

Более существенным представляется другое. Управление экологической структурой популяций – задача, вполне реальная. Известно, что отдельные экологические группы в пределах популяции поразному реагируют на воздействие со стороны человека (яды, инсектициды и т.д.). Эффективность такого воздействия показана со всей очевидностью. Следовательно, направленное и предсказуемое изменение генетического состава популяции реально. Но оно должно базироваться на достаточном знании популяционной структуры и осуществляться путем длительного и направленного воздействия на эту структуру.

К настоящему времени предложено несколько моделей, учитывающих воздействие структуры популяции на ее эволюционные преобразования (Anderson, King, 1970; Anderson, 1971; Streifer, 1974; Коновалов, 1975). Наша попытка – одна из первых, основанных на природных данных. Бесспорно, что развитие такого рода исследований не только позволит довести до конца разработки теории, но и поможет разработать конкретные практические рекомендации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразное проявление внутривидовой изменчивости, прослеженное нами на изученных признаках, позволяет составить общую картину полиморфизма изученных видов. При этом средние частоты фенотипов, как и их дисперсии, определялись нами с учетом внутри- и межпопуляционных межгрупповых дисперсий. Полученные данные сведены в табл. 28.

Прежде всего следует отметить, что в большинстве случаев различия между видами статистически недостоверны. Отсюда следует, что в целом в пределах изученной группы мы редко имеем дело с видоспецифичным полиморфизмом, т. е. видообразование у обследованной группы Anura не затрагивает изученных нами систем морфологического полиморфизма. Поскольку выше уже отмечался параллелизм полиморфизма для многих видов Anura, его можно понять лишь как возникший задолго до дифференциации видов (Вавилов, 1922).

С другой стороны, даже беглое сравнение этих данных с многочисленными приведенными выше позволяет убедиться в том, что во многих случаях внутрипопуляционная изменчивость (не говоря уже о межпопуляционной) перекрывает межвидовую или по крайней мере размах первой соизмерим со средними видовыми различиями. Сходная картина отмечалась и при анализе внутривидовой изменчивости тканевой несовместимости (Сюзюмова, 1973). Это лишний раз убеждает в том, что без анализа внутривидовой изменчивости нельзя подходить к оценке морфологических различий между видами. С другой стороны, в ряде случаев отдельные морфологические особенности в пределах вида (как в пределах ареала, так и в пределах одной популяции) варьируют очень слабо. Примером тому служит частота фенотипа striata у R. amurensis. В других случаях эта изменчивость выражена сильно (частота фенотипа striata у R. arvalis).

Если учесть, что в ряде случаев проявление полиморфизма никак не связывается с географическим распространением какой-либо морфы, а в других случаях, наоборот, проявление полиморфизма выражено так, что разные морфы приурочены к разным частям ареала (примером тому могут служить подвиды Salamandra salamandra и Lacerta agilis), то можно думать, что эти различия в распростране-

Таблица 28

Фенотипическая характеристика бурых лягушек фауны СССР (частота фено

Вид	$\frac{}{n}$	Фенотипы		
		B	hm	m
R. dalmatina	265	4,0±1,18	55,6±3,00	40,4±2,96
R. temporaria	476	19,2±11,8	38,4±6,88	42,4±9,76
R. chensinensis	543	17,6±4,41	56,6±7,99	25,13±10,14
R. amurensis	370	4,0±7,88	13,8±14,19	82,2±19,09
R. macrocnemis	1583	8,3±1,92	41,2±7,39	50,5±6,44
R. camerani	1635	1,2±3,00	14,7±8,19	84,1±9,63
R. arvalis	9608	12,2±7,44	21,2±10,79	66,6±11,75

ции морф вызываются тем, что селективная ценность одной и той же морфы у разных видов и в разных популяциях вида оказывается различной. Слабое варьирование признака у вида – свидетельство его важности.

Из этих данных следует также, что морфологический полиморфизм выгоден не столько для анализа видообразования, сколько для изучения динамики генетического состава популяции и факторов, ее обусловливающих.

На протяжении всего предыдущего изложения мы стремились по возможности на обильном материале показать, что в такой же мере, в какой популяционная организация вида является необходимым и достаточным условием его существования, экологическая организация популяции – условие ее нормальной жизнедеятельности. Генетическая разнородность необходима для существования популяции во флюктуирующих условиях среды и при изменении численности. Поэтому изучение механизмов, обеспечивающих это разнообразие популяции, не только оправдано, но и обязательно, и неизбежность рассмотрения популяции как эколого-генетического единства вытекает из многочисленных эмпирических данных экологов и результатов моделирования популяционных процессов (Шварц, 1969, 1973; Наумов, 1973; Vuilleumier, 1973; Streifer, 1974, и др.).

Многочисленные исследования показали, что экологическая дискретность популяции – явление обычное и находит свое выражение в самых разнообразных способах дробления популяции (возрастные, половые, биотопические и другие группы). Мы же попытались конкретизировать наиболее общее положение о генетической специфичности различных внутрипопуляционных единиц. Наши материалы позволяют прийти к заключению, что сбалансированный популяционный генофонд является продуктом взаимодействия генетического разнообразия популяции, ее экологической структуры, различной адаптивной ценности разных генотипов, действия абиотических факторов и той или иной степени панмиксии.

типов в %)

Фенотипы				
S	P	R	NC	NV
0	2,55±0,95	13,1±2,03	0	0
2,73±2,62	13,2±6,89	32,8±20,04	46,7±20,60	92,9±11,98
17,0±22,8	6,2±2,65	27,4±7,39	46,1±21,1	58,8±16,19
99,8±0,60	4,6±7,44	90,0±12,83	50,4±19,8	53,8±21,41
5,45±2,30	15,3±3,45	28,4±8,73	31,9±17,38	1,7±2,01
49,9±21,00	18,0±4,97	32,0±9,39	37,3±11,54	1,56±3,69
41,7±20,60	1,0±1,39	73,7±19,37	29,6±19,81	-

При этом первостепенную роль в поддержании стабильного генетического состава популяции мы отводим ее экологической структуре. Это вызывается тем, что возникновение любых внутрипопуляционных структур сопровождается обязательной генетической дивергенцией, создающей условия для действия внутрипопуляционного группового отбора. Однако этот отбор в большинстве случаев не осуществляется, так как в каждый конкретный период внутрипопуляционные структуры характеризуются различным генетическим составом (в разные годы распределение генотипов на территории, занимаемой популяцией, может быть совершенно различным, так же как и в разные периоды существования популяции одни и те же возрастные группы могут характеризоваться различным соотношением генотипов). Случайность и обратимость генетической специфики внутрипопуляционных групп - фактор, обусловливающий поддержание генетического разнообразия популяции.

Вместе с тем специфика внутрипопуляционных единиц создает предпосылку для быстрой эволюции популяции в случае резкого нарушения ее экологической структуры под действием абиотических факторов. Но эта возможность реализуется лишь в том случае, когда систематически возникающие внутрипопуляционные структуры постоянно характеризуются одним и тем же генетическим составом (более или менее строгая приуроченность разных генотипов к разным биотопам, постоянно различная, но специфичная выживаемость разных генотипов с возрастом и т.д.) и когда действие абиотических факторов строго направленно. В действительности же в популяции такие ситуации складываются редко, и поэтому даже если в каждый конкретный отрезок времени любая внутрипопуляционная единица генетически специфична, то в дальнейшем та же самая специфичность может быть проявлена у другой внутрипопуляционной группы, в силу чего популяция и функционирует как эколого-генетическое единство.

В случае нарушения этого единства генетическое разнообразие может поддерживаться различными гомеостатическими механизмами.

Действие их особенно отчетливо прослеживается при резком нарушении структуры популяции – при искусственном создании внутрипопуляционных групп, отличающихся по какому-либо признаку (Шупак, 1975). Популяция приспособительно реагирует на нарушение своей экологической структуры, и необратимость нарушения может быть следствием лишь слома гомеостатических механизмов.

Весьма существенным представляется то, что сложная экологическая структура популяции, усиленная экологической спецификой отдельных генотипов, является мощным фактором, ограничивающим панмиксию. Последняя, как свидетельствуют результаты наших наблюдений и экспериментов, может единовременно осуществляться в пределах одной микропопуляции, но и то в случае если слагающие микропопуляцию генотипы одинаково реагируют на окружающие условия существования. Несомненно, что степень панмиксии обратно пропорциональна сложности структуры популяции, и у многих видов она возможна лишь при нарушении экологической структуры популяции (при равномерном распределении генотипов в популяции в пространстве и во времени). Учитывая обычность экологической дискретности популяции, следует признать, что высокая степень панмиксии характерна только для "низкоорганизованных" популяций, а следовательно, и для нестабилизированных. Для сложно организованной популяции большую роль играет не равновероятное скрещивание двух любых генотипов, а равновероятное возникновение микропопуляций, характеризующихся в каждый конкретный период размножения различным генетическим составом. Панмиксия в таких популяциях есть результат более или менее длительного существования популяции. Иными словами, панмиксия – следствие стабильности популяции, а не условие ее возникновения. Стабильность же обеспечивается сложностью экологической структуры.

Разнообразная экологическая специфика отдельных генотипов (поскольку условия существования особей, слагающих популяцию, в пространстве и во времени неоднородны) в жизни популяции также играет важнейшую роль, так как ограничивает панмиксию и поддерживает специфику внутрипопуляционных групп. При сильном нарушении экологической структуры популяции (как и при сохранении небольшого числа внутрипопуляционных групп, так и при той ситуации, когда все микропопуляции полностью реализуют свой вклад в генофонд популяции) могут возникнуть условия или крайне разреженной, или, напротив, повышенной плотности. В этом случае вступает в действие различная реакция отдельных генотипов на плотность. Общая схема взаимодействия факторов, обусловливающих генетическое разнообразие популяции, может быть такой. Экологическая структура популяции обеспечивает ее генетическое разнообразие. Действие абиотических факторов, ненаправленно меняя экологическую структуру популяции при неравномерном распределении генотипов по экологическим группировкам особей, может значительно снижать генетическую разнородность популяции через изменение

численности. В свою очередь, генетическое разнообразие восстанавливается в силу разной реакции генотипов на изменение численности.

Развиваемые здесь взгляды основаны на данных, полученных при работе с популяциями нескольких видов бесхвостых амфибий. Мы полагаем, что взаимодействия между экологической структурой популяции и ее генетическим составом, описываемые здесь, нормальны для популяций всех видов, способных на образование внутрипопуляционных экологических единиц.

Бесспорно, что у разных, даже близких видов образование внутрипопуляционных единиц будет по-разному отражаться на их генетической специфике. Знание такого рода закономерностей – необходимое условие для осмысленного воздействия на генетический состав популяции живых организмов. То, что такое воздействие возможно, очевидно из всего сказанного выше.

ЛИТЕРАТУРА

Алекперов Л.М. Материалы по изучению фауны земноводных (Amphibia) Азербайджана. – Изв. АН Азерб.ССР, 1949, № 11, с. 62–68.

Алекперов А.М. Материалы к познанию фауны амфибий и рептилий Нахичеванской АССР. – Труды Азерб.гос. ун-та, серия биол., 1954, вып. 6, с. 151–158.

Алекперов А.М. К распространению и экологии малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Boulenger, 1885) в Азербайджане. – Уч. зап. Азерб. ун-та, серия биол. наук, 1961, № 5, с. 7–9.

Аннакулиева А. Обитает ли травяная лягушка в Туркменистане? – Изв. АН Туркм.ССР, серия биол. наук, 1977, № 2, с. 83–85.

Банников А.Г. О колебании численности бесхвостых амфибий. – ДАН СССР, 1948, т. 61, № 1, с. 131–134.

Банников А.Г. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана. – Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 1954, т. 28, с. 75–88.

Банников А.Г. Материалы по фауне и биологии амфибий и рептилий Монголии. – Бюл. МОИП, отд. биол., 1958, т. 63, № 2, с. 71–91.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М., "Просвещение", 1977.

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М., "Мысль", 1971.

Берзель В.С., Ищенко В.Г., Попов Б.П., Шварц С.С. Опыт математического моделирования экологических механизмов преобразования генетической структуры популяции. – ДАН СССР, 1975, т. 221, № 4, с. 964–966.

Белова В.Т. Размножение и развитие бесхвостых амфибий в долине р. Супутинка (Приморский край). – Зоол. журн., 1972, т.52, № 9, с. 1419–1422.

Белова В.Т. Особенности биотопического распределения и изменения численности бесхвостых амфибий в бассейне р. Супутинка (Приморский край). – В сб.: Вопросы герпетологии. Л., "Наука", АВ, 1973, с. 164–351.

Белова В.Т., Костенко В.А. Экология фоновых видов бесхвостных амфибий в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня. – В сб.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. "Наука", 1972, с. 299–300.

Береговой В.Е. Проблема подвида и популяции полиморфных видов. – Журн. общ. биологии, 1967, т.28 № 1, с. 50–63.

Боркин Л.Я. Систематика бурых лягушек Сибири и Дальнего Востока. – Отчетная научная сессия ЗИН АН СССР по итогам работ 1974 г. (тезисы докл.). Л., "Наука", 1975а.

Боркин Л.Я. Правильное название остромордой лягушки – Rana arvalis Nilss, 1842. – Зоол. журн.,

1975б, т. 54, № 9, с. 1410–1441.

Боркин Л.Я., Пахомов А.Н. Сравнение водорастворимых мышечных белков дальневосточных бурых лягушек и европейской Rana temporaria L. – Зоол. журн., 1975, т. 55, вып. 1, с. 148–150.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов. Саратов, 1922.

Велиева З.Д. Экологическая характеристика земноводных юго-востока Азербайджана. – Уч. зап. Азерб. гос. ун-та, 1975, № 1.

Гагина Т.Н. К фауне амфибий и рептилий берегов Байкала. – В кн.: Заметки по фауне и флоре Сибири, 1955, Вып. 18. Томск, изд-во Томск. ун-та, с. 12–14.

Гайжаускене И.И. Земноводные (Amphibia) заповедника "Жувинтас". – В кн.: "Заповедник Жувинтас". Вильнюс, 1968, с. 313–320.

Гаранин В.И. К экологии остромордой лягушки. – Изв. Казанск. филиала АН СССР, серия общая, 1961, вып. 1, с. 196–199.

Гершензон С.М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (Cricetus cricetus L.). – Журн. общ. биологии, 1946, т. 7, № 2, с. 97–130.

Даль С.К. Животный мир Армянской ССР, т. I. Ереван, 1954.

Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволюция. – Биол. журн., № 1, с. 5–6, 52–95.

Жизнь животных. т. 4, ч. 2. Земноводные и пресмыкающиеся. М., "Просвещение", 1969.

Жукова Т.И. Материалы к изучению земноводных Краснодарского края. – Материалы 3-й зоол. конфер. пед. институтов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 390–392.

Зурабян А.С., Тимофеев-Ресовский Н.В. О гетерозиготности полиморфизма в количественных стабилизированных популяциях. – Журн. общ. биологии, 1967, т. 28, № 5, с. 548–553.

Искакова К. Распространение земноводных на территории Казахстана. – Изв. АН Казахской ССР, серия биол., 1967, № 2, с. 40–44.

Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм и некоторые вопросы систематики бурых лягушек. – Вопр. герпетологии, 1973, с. 93–94. Л., "Наука".

Ищенко В.Г., Пястолова О.А. О систематике кавказских бурых лягушек. – Зоол. журн., 1973, т. 52, № 11, с. 1733–1734.

Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. Об экологических отличиях отдельных генотипов в популяции остромордой лягушки. – Экология, 1974, № 4, с. 93–95. Свердловск.

Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. Экологическая регуляция генетического состава популяции малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Blgr.). – Экология, 1975, № 2, с. 54–64.

Калецкая М.Л. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища. – В кн.: Рыбинское водохранилище, вып. 1. Ярославль, Ярославск. кн. изд-во, 1953, с. 171–186.

Калецкая М.Л., Кутова Т.Н. Немцев В.В. Всплывшие торфяники северной части Рыбинского водохранилища. – Труды Дарвинск. гос. заповедника, 1958, вып. 5, с. 157–189.

Кащенко Н.Ф. Обзор гадов Томского края. – Изв. Имп. Томск. ун-та, 1902.

Коротков Ю.М. О систематике двух видов бурых лягушек (Ranidae) Дальнего Востока. – Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 1, с. 149–152.

Коротков Ю.М. Материалы по систематике, распространению и экологии дальневосточной лягушки – Rana semiplicata Nikolsky. – Труды Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, новая серия, 1974, т. 17 (120). "Фауна и экология назем-

ных позвоночных юга Дальнего Востока СССР", с. 172–180. Владивосток.

Котляревская В.А. Материалы по биологии некоторых земноводных. Автореф. канд. дис. Новосибирск, СО АН СССР, 1969.

Красавцев Б.А. К вопросу о роли амфибий в садах и огородах Предкавказья. – Труды Ворошиловградского пед. ин-та, 1939а, т. 1.

Красавцев Б.А. Материалы по экологии остромордой лягушки. – Вопр. экологии и биоценологии, 1939б, вып. 4, с. 253–268. Л., Изд-во ЛГУ.

Кренъ А.К. Позвоночные животные заповедника "Лес на Ворскле". – Уч. зап. ЛГУ, 1939, № 28, с. 184–206.

Кречмар А.В. Наземная фауна позвоночных Западного Таймыра, ее экологическая и зоогеографическая характеристика. Автореф. канд. дис. Л., ЗИН АН СССР, 1965.

Кривошеев В.Г. О биологии сибирской лягушки (Rana chensinensis David) в Якутии. – Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 2, с. 308–310.

Кушнирук В.А. Ландшафтно-зональное распространение земноводных западных областей Украины. – В кн.: Зоогеография суши. Тезисы 3-го Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, Изд-во Ташкентского ун-та, 1963, с. 165–166.

Лаптев М.К. Дикие животные Копетдага и предгорной равнины. Ашхабад – Баку, Туркменгосиздат, 1937.

Левинс Р. 1968. Генетические последствия естественного отбора. – В сб.: Теоретическая и математическая биология. М., "Мир", с. 401–419.

Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.–Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Марш Г. Человек и природа, СПб., изд. Н.П. Полякова, 1867.

Молов Ж.Н. О некоторых причинах, влияющих на численность малоазиатской лягушки в Кабардино-Балкарии. – В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа, вып. 2. Нальчик, 1974, с. 154–157.

Молов Ж.Н., Ищенко В.Г. О биологической продуктивности популяции малоазиатской лягушки. – Экология, 1973, № 3, с. 95–97. Свердловск.

Монхбаяр П. Земноводные и пресмыкающиеся Монгольской Народной Республики. Автореф. канд. дис. Ташкент, 1973.

Наумов Н.П. Популяционная экология. Проблемы и задачи. – В кн.: Современные проблемы экологии. М., Изд-во МГУ, 1973, с. 76–87.

Нестеров П.В. Материалы по герпетологии юго-западного Закавказья (Чорохский край). – Ежегодн. Зоол. музея имп. Академии наук, 1911, № 1, с. 1–18. СПб.

Никольский А.М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. (Herpetologia Rossica). – Зап. имп. Академии наук, физ.-мат. отд., 1905, 17, № 1.

Никольский А.М. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской империи. Харьков, 1907.

Никольский А.М. – Ежегодн. Зоол. музея имп. Академии наук, 1913, т. 18, с. 149.

Никольский А.М. Фауна России и сопредельных стран. Земноводные. Пг., 1918.

Новоженов Ю.И. Эффект популяционного ареала и его вероятные причины. – В кн.: Проблемы эволюции, ч. II. Новосибирск, 1912, с. 179–187.

Новоженов Ю.И. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма. – В кн.: Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс, "Минтис", 1975, с. 87–105.

Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая пленка – перспек-

тивный материал для изготовления ловчих заборчиков. – Труды Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, новая серия, 1974, т.17 (120), с. 193–196, Владивосток.

Пантелеев П.А. О системе популяций вида у грызунов. – Журн. общ. биологии, 1966, т. 27, № 3, с. 313–323.

Пантелеев П.А. Популяционная экология водяной полевки. М., "Наука", 1968.

Панченко И.М. Возрастной состав брачных пар остромордой лягушки. – Экология, 1973, № 1, с. 99–100.

Папанян С.Б. Экология закавказской лягушки в условиях Армянской ССР. – Изв. АН Арм.ССР, биол. науки, 1961, т. 14, № 10, с. 37–50.

Пащенко Ю.И. Визначник земноводних та плазунів УРСР. Київ, "Рад. школа", 1955.

Перелешин С.Д., Терентьев П.В. Материалы по герпетофауне Сахалина и Курильских островов. – Труды Сахалинск. комплексн. НИИ, 1963, вып. 14, с. 3–29.

Пикулик М.М. О влиянии условий существования личинок амфибий на их рост, развитие и генетический состав сеголеток. – ДАН СССР, 1976, т. 228, № 3, с. 756–759.

Полушина Н.А., Кушнирук В.А. Об экологии лягушки (Rana dalmatina Bonap.). – Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 12, с. 1881–1884.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. Распределение Amphibia в южной тайге и подтаежных лесах Приобья. – Зоол. журн., 1972, т.51, № 6, с. 929–932.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных животных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск, "Наука", 1976.

Рузский М., Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губернии и местностях, с нею смежных. – Труды О-ва естествоиспытателей при имп. Казанск. ун-те, 1893, № 139, с. 1–6.

Румянцев В. Материалы по изучению пресмыкающихся и земноводных Костромской губернии. – Труды Костромск. научн. о-ва, 1925, вып. 37, с. 78–86.

Рункова Г.Г. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биохимических исследованиях. – Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ, 1975, вып. 95. "Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях", с. 18–104. Свердловск.

Рустамов А.К. Очерк земноводных Туркмении. – Труды Туркм. с-х. ин-та, 1962, т. II, № 2, с. 85–94.

Сатунин К.А. О герпетологической фауне Кавказского края. – Изв. Кавказск. отдела имп. Русск. геогр. о-ва, 1905, т. 18, № 3, с. 1–8.

Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.–Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Семенов-Тян-Шанский А.П. Таксономические единицы вида и его подразделений. – Зап. СПб Академии наук, серия 8, 1910, № 25, с. 1–29.

Сибер Л.С., Суторова В.В. Возрастная изменчивость пигментации остромордой лягушки. – В кн.: Проблемы экологии. т. 2. Томск, Изд-во Томск. ун-та, 1971.

Синская Е.Н. Динамика вида М.–Л., Огиз – Сельхозгиз, 1971.

Соболевский Н.И. Материалы к познанию герпетофауны Южного Алтая. – Изв. Ассоциации науч.-иссл. институтов при физ.-мат. ф-те МГУ, 1929, т. 2, № 1, с. 135–144.

Сюзюмова Л.М. Внутривидовые особенности реакции тканевой несовместимости у полевок. – Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ, 1973, вып. 86. "Экспериментальное исследова-

ние проблемы вида", с. 41–73. Свердловск.

Терентьев П.В. О законе параллельных рядов у Amphibia. – Труды 1-го съезда зоологов, 1923, ч. II, с. 33–35. М.

Терентьев П.В. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М., ГИЗ, 1924.

Терентьев П.В. Очерк русских видов рода Rana. – Труды 2-го съезда зоологов, 1927, с. 70–72. М.

Терентьев П.В. Лягушка. М., "Сов. наука", 1950.

Терентьев П.В. Некоторые количественные особенности икры и головастиков лягушек. – Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 5, с. 779–781.

Терентьев П.В. Какая "травяная" лягушка живет на Дальнем Востоке. – Вестн. ЛГУ, 1963, № 9, с. 164–169.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., "Сов. наука", 1949.

Топоркова Л.Я. О географической изменчивости морфологических признаков у амфибий. I. Rana terrestris Andrz. – Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1965, № 1, с. 31–36.

Топоркова Л.Я. О географической изменчивости некоторых признаков амфибий, связанных с полом. – Уч. зап. Уральск. гос. ун-та, серия биол., 1970а, № 108, вып. 7. "Фауна Урала и пути ее реконструкции", с. 67–70.

Топоркова Л.Я. Новый вид амфибий на Урале. – Уч. зап. Уральск. гос ун-та. серия биол., 1970б, № 108, вып. 7, с. 64–66.

Топоркова Л.Я. Об изменении границ распространения некоторых видов амфибий. – В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, "Наука", 1972, с. 303.

Хозацкий Л.И. К фауне земноводных и пресмыкающихся Восточных Карпат. – Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1950, № 1, с. 89–92.

Хохуткин И.М., Добринский Л.Н. Различия в газообмене двух морф наземных моллюсков Bradybaena fruticum Müll. и Bradybaena schrenkii Midd. – Экология, 1973, № 6, с. 90–93.

Цеми Н.О. До систематики та географічного поширення амфібій та рептилій на Україні. – Научн. труды студентов Киевск. гос. ун-та, 1939, № 4, с. 103–117.

Чернов С.А. К познанию герпетофауны Армении и Нахичеванского края. – Уч. зап. Северо-Кавказского ин-та краеведения, 1926, т. I, с. 63–72. Владикавказ.

Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. – Журн. экспер. биол. 1926, т. 2, № 1, с. 1–51.

Чугунов С.М. Гады, собранные в окрестностях станции "Иланской" Сибирской железной дороги в 1910 г. – Ежег. Зоол. муз., имп. Академии наук, 1911. т. 16, с. 214–241.

Чугунов С.М. Гады, собранные в Минусинском уезде Енисейской губернии и в Балаганском Иркутской губернии в 1912 г. – Ежег. Зоол. муз. имп. Академии наук, 1913, т. 18, № 2, с. 249–262.

Шалдыбин С.Л. Биотопическое размещение и численность амфибий в Окском государственном заповеднике. – Уч. зап. ГГПИ им. М. Горького, 1972, вып. 130, с. 112–118. Горький.

Шварц С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. – Труды Ин-та биол. УФАН, 1969, вып. II. Свердловск.

Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. – Зоол. журн., 1963, т. 42, № 3.

Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы). – Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 10, с. 1443–1453.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных. – Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН, 1969, вып. 65. Свердловск.

Шварц С.С. Теоретические основы и принципы экологии. – В кн.: Современные проблемы экологии. М., Изд-во МГУ, 1973, с. 21–23.

Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Сосин В.Ф. Функциональное единство популяции. – Журн. общ. биологии, 1972, т. 33, №1, с. 3–14.

Шварц С.С., Ищенко В.Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки. – Бюл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73 (3), с. 127–134.

Шварц С.С., Ищенко В.Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 3. Земноводные. – Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН, 1971, вып. 79. Свердловск.

Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия. – Экология, 1970а, №1, с. 77–82.

Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия. – Экология, 1970б, № 2, с. 38–54.

Шурыгина К.И. К видовому составу бурых лягушек о-ва Сахалина. – В кн.: Вопросы биологии. Тула, 1967, с. 26–32.

Щербань М.И. К фауне лягушек Закарпатской области. – В кн.: Вопросы герпетологии: Л., "Наука", 1977, с. 238.

Щупак Е.Л. К развитию головастиков остромордой лягушки в естественных водоемах. – Материалы отчетной сессии Лабор. популяц. экологии позвоночных животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 3, с. 17–18. Свердловск.

Щупак Е.Л. Рост и накопление резервных питательных веществ у сеголеток остромордой лягушки в первый период наземной жизни. – Материалы отчетной сессии Лабор. популяц. экологии позвоночных животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1971, вып. 4. с. 19–20. Свердловск.

Щупак Е.Л. Экспериментальное изучение экологической структуры популяции остромордой лягушки. – Экология, 1973, №1, с. 97–99.

Щупак Е.Л. Популяционные механизмы поддержания генетического состава в популяции Rana arvalis Nilss. – ДАН СССР, 1975, т. 222, №1, с. 220–222.

Щупак Е.Л., Ищенко В.Г. О биологической продуктивности популяции остромордой лягушки. – В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968, с. 57–59.

Эфендиев С.М., Ищенко В.Г. Особенности размножения малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Blgr.) в условиях высокогорья Северного Кавказа. – Экология, 1974, № 6, с. 80–83.

Adamczyk K.K., Petrusewisz K. Dynamics, diversity and intrapopulation differentiation of a free-living population of house mouse. – Ecol. Polska, A, 1966, v. 24, N 36, p. 1–18.

Anderson P.K. The role of breeding structure in evolutionary processes of Mus musculus populations. Mutat. Populat. Prague, 1966.

Anderson S.C., Volpe E.P. Burnsi and Kandiyohi genes in the leopard frog, Rana pipiens. – Science, 1958, v. 127, p. 1048–1050.

Anderson W.W. 1971. Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection. – Amer. Nat., 1971, v. 105, N 946, p. 489–498.

Anderson W.W., King Ch.E. Age-specific Selection. – Proc. Nat. Acad. of Sci. (USA), 1970, v. 66, N 3, p. 780–786.

Baran J. A study on the taxonomy of the Mountain Frogs of Anatolia. – Sci. Rep. Faculty Sciences Ege Univ., 1969, N 80, (Biology, N 54), p. 1–79.

Baranescu R. The typological species concept and modern methods in taxonomy. – Z. Zool. Syst. Evolutionforsch., 1974, Bd. 12, N 4, p. 295–299.

Berger L., Michalowsky J. Klusze do oznaczania kregowców Polski. Czesć 2. Plazy-Amphibia. Warszawa – Krakow, 1963.

Bodenheimer F.S. Introduction into knowledge of the Amphibia and Reptilia of Turkey. – Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 1944, N 9, p. 1–78.

Bogert Ch. M. Isolation mechanisms in toads of the Bufo debilis group in Arizona and Western Mexico. – Amer. Mus. Novitates, 1962, N 2100, p. 1–37.

Boulenger G.A. Description of a new species of frog from Asia minor. – Proc. Zool. Soc. London, 1885, p. 22.

Boulenger G.A. Note sur les grenouilles rousses d'Asia. – Bull. Soc. Zool. France, 1886, t. 11, p. 595–600.

Boulenger G.A. The Tailless Batrachians of Europe. Part 2. London, 1898.

Browder L.W., Underhill J.C., Merrell D.J. Mid-dorsal stripe in the wood frog. – J. Heredity, 1966, v. 57, N 2, p. 65–67.

Brown J.L. Stability of color phase ratio in populations of Plethodon cinereus. – Copeia, 1965, N 1, p. 95–98.

Curch G. The variation of dorsal patterns in Rhacophorus leucomystax. – Copeia, 1963, N 2, p. 400–405.

Cook L.M. Coeficient of Natural Selection. London, 1971.

Croize-Pourgelet J. Etude théorique et experimentale de e'volution de petites populations par la notion de contrainte. – Thés. Doct. – sci. appl. Fac. Sci. Orsay Univ. Paris, 1968, p. 1–78.

Cunha A.B. Da, Dobzhansky Th. A further study of chromosomal polymorphysm in its relation to the environment. – Evolution, 1954, v. 8, N 1, p. 389–404.

Cunha A.B. Da, Dobzhansky Th., Pavlovsky O., Spassky B. Genetics of natural populations. – Evolution, 1959, v. 13, N 2, p. 185–191.

Curry-Lindahl K. Akergrodon (Rana arvalis Nilss). funnen i Haparanda skärgård. – Fauna och Flora, 1956, v. 51.

Dasgupta S., Grewal M.S. The selective advantage of temperature tolerance among the progeny of frogs with vertebral fusions. – Evolution, 1968, v. 22, N 1, p. 87–92.

Davison J. A study of spotting patterns in the leopard frog. I. Effects of gene dosage. – J. Heredity, 1961, v. 58, N 2, p. 301–304.

Davison J. A study of spotting patterns of the leopard frog. III. Environmental control of genes expression. – J. Heredity, 1964, v. 55, N 2, p. 47–56.

Delwig W. Über die Sebstständigkeit von Rana camerani Blgr. – Zool. Anz., 1928, Bd. 79, N 1, S. 37–44.

Dely O.G. Examen systématique et ostéo-biométrique de la Rana arvalis Nilss. et de la var. wolterstorffi Fejervary. – Ann. hist.-nat. Mus. Nat. Hung., Ser. Nov., 1953, N 3, p. 231–243.

Dely O.G. 1964. Contributionà à l'etitudesystematique, zoogeographique et genetique de Rana arvalis arvalis Nilss. et Rana arvalis wolterstorffi Fejerv. – Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 1964, t. X, fasc. 3–4, p. 309–361.

Dole J.W. Spatial relations in natural populations of the leopard frog, Rana pipiens Schreiber, in Northern Michigan. – Amer. Midl. Nat., 1965a, v. 74, N 2, p. 464–478.

Dole J.W. Summer movements of adult leopard frogs Rana pipiens Schreiber in Northern Michigan. – Ecology, 1965b, v. 46, N 3, p. 236–255.

Dole J.W. Spring movements of leopard frogs, Rana pipiens Schreber in Northern Michigan. – Amer. Midl. Nat., 1967, v. 78, N 1, p. 167.

Dole J.W. Dispersal of recently metamorphosed leopard frog, Rana pipiens. – Copeia, 1971, N 2, p. 221–228.

Edwards S.R. Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus Colostethus. – Occas. Pa-

pers of the Mus. Nat. Hist. Univ. of Kansas, 1974, N 30, p. 1–14.
Eiselt J., Schmidtler J.F. Vorläufige Mitteilung über zwei neue Subspezies von Amphibia salientia aus dem Iran. – Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 1971, Bd. 75, S. 383–385.
Eiselt J., Schmidtler J.F. Froschlurche aus dem Iran unter Berücksichtigung ausseriranischer Populationsgruppen. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1973, Bd. 77, S. 181–243.
Fishbeck D.W., Underhill J.C. Distribution of stripe polymorphism in wood frogs, Rana sylvatica Le Conte, from Minnesota. – Copeia, 1971, N 2, p. 253–259.
Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford. Claredon Press, 1930.
Fuhn J.E. Fauna Republica Popular Romania, v. 14. Amphibia. Buchurest, 1960.
Ford E.B. Ecological genetics. 4-d ed. Methuen and Co. L. London, 1971.
Fromhold E. Wir bestimmen Lurche und Kreichtiere. Mitteleuropas. Berlin, Neumann Verlag, 1959.
Delwig W. Über die Selbstständigkeit von Rana cameranoi Blgr.– Zool. Anz., 1928, Bd.79, S. 37–44.
Gains M.S., Krebs Ch. J. Genetic changes in fluctuating vole populations. – Evolution, 1971, v. 25, N 4, p. 702–723.
Geisselmann B., Flindt R., Hemmer H. Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten Rana temporaria und Rana dalmatina Bonap. – Zool. Jahrb., Bd. 98, n. 4: 521–568.
Gelder J.J., van Oomen H.C.J. Ecological observation on Amphibia in the Netherlands. 1. Rana arvalis Nilss. Reproduction, growth, migration and population fluctuation. – Neth. J. Zool., 1970, v. 20, N 2, p. 238–252.
Gill S.J. Differential viability associated with the burnsi and kandiyohi heterozygotes in the leopard frog Rana pipiens. – Genetics, 1970, v. 64, Suppl. N 2, p. 23–24.
Glowacinski Z., Witkowski Z. Numbers and biomass of amphibians estimated by the capture and removal method. – Wiadomosci ecologiczne, 1970, v. XVI, N 4, p. 328–340.
Goin C.J. Studies in the life history of Eleutherodactylus ricordii planirostris (Cope) in Florida. – Univ. of Florida. – Univ. of Florida Press, 1947.
Goodhart C.B. Genetic stability in populations of the polymorphic snail, Cepaea nemoralis (L.). – Proc. Linn. Soc. London, 1956, v. 167, p. 50–67.
Gorham S.W. Check-List of World Amphibians (Liste des Amphibians du Monde) up to January 1, 1970. Saint John, N.B., 1974.
Gray R.H. Metachrosis of the vertebral stripe in the cricket frog Acris crepitans. – Amer. Midl. Nat., 1972, v. 87, N 2, p. 549–551.
Haapanen A. Site tenacity of the common frog (Rana temporaria) and the moore frog (Rana arvalis Nilss.). – Ann. Zool. Fennici, 1970, v. 7, N 1, p. 61–66.
Hairston N.G., Tinkle D.W., Wilbur H.M. Natural selection and the parameters of population growth. – J. Wildlife Manag., 1970, v. 34, N 4, p. 681–690.
Haldane J.B.S. The causes of Evolution. N. Y. – London, Harper a. Raw, 1932, p. 1–131.
Heyer W.R. Studies on the frogs of the genus Leptodactylus (Amphibia: Leptodactylidae). VI. Byosystematics of the melanonotus group. – Contr. in Sci. Los Angeles Mus. Nat. Hist., 1970, N 191, p. 1–48.
Heyer W.R. Systematics of the frog genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). – Contr. in Sci. Los Angeles Mus. Nat. Hist., 1973, N 251, p. 1–50.
Highton R. Geohraphic variation in genetic dominance of the color morphs of the red-backed salamander, Plethodon cinereus. – Genetics, 1975, v. 80, N 6, p. 363–374.
Husson R., Chaudonneret J. Un cas remarquable d'albinisme chez la grenouille rousse (Rana temporaria L.). – Ann. Univ. saraviensis Scientia 1960–1961. 1961, v. 9, no 3–4, p. 229–234.

Inger R.F. Systematic and Zoogeography of Philippine Amphibia. – Field. Zool., 1954, v. 33, N 4, p. 285. Chicago.
Inger R.F. The systematic and zoogeography of the Amphibia of Borneo. – Contr. Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist., 1966, v. 52, p. 402, Chicago.
Inger R.F., Voris H.K., Voris H.H. Genetic variation and population ecology of some southeast Asian frogs as the genera Bufo and Rana. – Bioch. Genet., 1974, v. 12, N 2, p. 121–145.
Isaacs J.S. Temporal stability of vertebrate stripe color in a cricked frog population. – Copeia, 1971, N 2, p. 551–552.
Jameson D.L., Pequegnat S. Estimation of relative viability and fecundity of color polymorphism in anurans. – Evolution, 1971, v. 25, N 1, p. 180–194.
Kuramoto M. Experimental hybridisation between the brown frogs of Taiwan, the Ryukyu Islands and Japan. – Copeia, 1974, N 4, p. 815–822.
Lack D. Evolutionary ecology. – J. Animal Ecol., 1965, v. 34, N 2, p. 223–231.
Lantz L.A. Note (appendix to Bruce and Parks observations on Discoglossus pictus). – Proc. Roy. Sos. London. Ser. B, 1947, v. 134, p. 52–56.
Lantz L.A., Cyren O. Über die Identitat von Rana macrocnemis und Rana cameranoi. – Zool. Anz., 1913, Bd. 43, S. 214–220.
Laurent R.F. The geographical variation in the frog Hyperolius marmoratus (Family Hyperoliidae) in Rhodesia, Nyasaland and Tanganyika. – Breviora, 1965, 216. Cambridge.
Levin B.R. The operation of selection in situations of interspecific competition. – Evolution (USA), 1971, v. 25, N 2, p. 249–264.
Liu Ch. Amphibians of Western China. – Field. Zool. Mem., 1950, v. 2. Chicago.
Lyerla T.A., Jameson D.L. Development of color in chimaeras of pacific tree frogs. – Copeia, 1968, N 1, p. 113–128.
Lynch J.D. Multiple morphitipy and parallel polymorphism in some neotropical frogs. – System. Zool., 1966, v. 15, N 1, p. 18–23.
Main A.R. Crinia insignifera Moore (Anura: Leptodactylidae) on Rottnest Island. – J. Roy- Soc. West. Austr., 1961, v. 44, pt. 1, p. 10–13.
Main A.R. The Inheritance of dorsal pattern in Crinia species (Anura: Leptodactylidae). – J. Roy. Soc. West. Austr., 1965a, v. 48, pt. 2, p. 60–64.
Main A.R. Ecology, systematics and evolution of australian frogs. – Advanced Ecol. Res., 1965b, v. 5, p. 37–86.
Martoff B.S., Humphries R.L. Geographia variation in the wood frog Rana sylvatica. – Amer. Midl. Nat., 1959, v. 61, N 2, p. 351–383.
Mayr E. Systematics and the origin of species from viewpoint of a zoologist. N. Y., 1944.
Mayr E. Animal species and evolution. – Harvard Univ. Press. Cambridge, 1963.
McDiarmid R.W. Populational variation in the frog genus Phrynohyas Fitzinger in Middle America. – Contr. in Sci. Los Angeles County Mus., 1968, N 134, p. 1–250.
McKinnel R.G., Dapkus D.C. The distribution of burnsi and kandiyohi frogs in Minnesota and condiguous states. – Amer. Zool., 1973, v. 13, N 1, p. 81–84.
Meyers B., Krebs Ch. Populations cycles in Rodents. – Scientific Americans, 1974, N 6, p. 19–28.
Merrell D.J. The distribution of the dominant Burnsi gene in the leopard frog, Rana pipiens. – Evolution, 1965, v. 19, N 1, p. 69–95.
Merrell D.J. A comparison of the estimated size and the "effective size" of breeding populations of the leopard frog, Rana pipiens. – Evolution, 1968, v. 22, N 2, p. 274–283.
Merrell D.J. Migration and gene dispersal in Rana pipiens. – Amer. Zool., 1970, v. 10, N 1, p. 47–52.
Merrell D.J. Laboratory studies beariong on pigments pattern polymor-

phisms in wild populations of Rana pipiens. – Genetics, 1972, v. 70, N 1, p. 141–161.
Merrell D.J., Rodell Ch. F. Seasonal selection in the leopard frog Rana pipiens. – Evolution, 1968, v. 22, N 2, p. 284–288.
Mertens R. Amphibien und Reptilien aus der Turkey. – Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. Sér. B, 1952, Bd. 17, Fasc. 1, S. 41–75.
Mertens R. Kriechtiere und Lurche. Stuttgart, 1964.
Mertens R., Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt am Main, 1960.
Miller C.C., Gill J.L., McGillard L.D. Theor. and Appl. Genet., 1971, v. 41, N 3, p. 130.
Milstead W.W., Rand A.S., Stewart M.M. Polymorphism in cricket frogs: An hupothesis. – Evolution, 1974, v. 28, N 3, p. 489–491.
Mlynarsky M. Plazy i gady Polski. Warszawa, 1971.
Moore J.A. An embryological and genetical study of Rana burnsi Weed. – Genetics, 1942, v. 27, p. 406–416.
Moore J.A. The frogs of eastern New South Wales. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1961, v. 121, pt 3.
Moran A.P. Ann. Human Genet., 1968, v. 32, N 2.
Moriwaki T. The inheritance of the dorso-median stripe in Rana limnocharis Wiegmann. – J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, 1953, Div. 1, N 14, p. 159–164.
Moriya K. Genetical study of the pond frog Rana nigromaculata. 1. Two types of Rana nigr. nigromaculata found in Takata district. – J. Sci. Hirochima Univ., Ser. B, 1952, Div. 1, N 13, p. 189.
Nelson C.E. Distribution and the biology of Chiasmocleis panamensis (Amphibia, Microhylidae). – Copeia, 1972, N 4, p. 895–898.
Nevo E. Adaptive color polymorphism in cricket frogs. – Evolution, 1973, v. 23, N 3, p. 353–367.
Obst F.J. Der Springfrosch-unsere seltenste Braunfroschart. – Naturschutzarb. und noturk. Heimatforsch. Sachsen, 1971,Bd.13, N 2, S. 62–68.
O'Donald P.O. "Haldane's Dilemma" and the rate of natural selection. – Nature, 1969, v. 221, N 5183, p. 815–817.
Okada Y. The tailless Batracians of the Japanese empire. Tokyo. 1931.
Opatrny E. Über den Funddes Grasfrosches Rana temporaria Linnaeus 1758 (Amphibia: Ranidae) in Nord-Mongolie. – Vestn. Ss. společ. zool., 1972, Bd. 36, N 4, S. 267–268.
Pace A.E. Systematic and biological studies of the leopard frogs (Rana pipiens complex) of the Unated States. – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 1974, v. 148, p. 1–140.
Peters J.A. The frog genus atelopus in Ecuador (Anura: Bufonidae). – Smith. Contr. to Zoology, 1973, N 145, p. 1–49, Washington, Smith. Inst. Press.
Pincus M. An evolutionary strategy. – J. Theor. Biol., 1970, v. 28, N 3, p. 403.
Pyburn W.F. Inheritance of the green vertebral stripe in Acris crepitans. – Southwest Natur., 1961a, N 6, p. 164–167.
Pyburn W.F. The inheritance and the distribution of vertebral stripe color in the cricket frog. – Vertebrate Speciation, Austin, Univ. Texas Press, 1961b, p. 235–261.
Regan G.T. Color dimorphism the larval cricket frog Acris crepitance. – Proc. Nebraska Acad. Sci. Affil. Soc., 1969, N 79, p. 10–11.
Savage J.W., Emerson S.B. Central american frogs allied to Eleutherodactylus bransfordii (Cope): a problem of polymorphism. – Copeia, 1970, N 4, p. 623–644.
Schiøtz A. The superspecies Hyperoliys viridiflavus (Anura). – Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., 1971, v. 134, p. 21–76.
Schreiber E. Herpetologia Europaea. Jena, 1875; 2 Auflage, 1912.
Sokal R.R., Sneath P.H.A. Principals of numerical taxonomy. San Francisco – London, Freeman and Co., 1963.
Stewart M. Parallel pattern polymorphism in the genus Phrynobatrachus

(Amphibia: Ranidae). – Copeia, 1974, no. 4, p. 823–832.
Straughan J.R., Main A.R. Speciation and polymorphism in the genus Crinia Tschudi (Anura, Leptodactylidae) in Queensland. – Proc. Roy. Soc. Queens, 1966, v. 78, N 2, p. 11–23.
Streifer W. Realistic models in population ecology. – Adv. Ecol. Res., 1974, v. 8, p. 199–216. L.–N.Y.
Stugren B. Geographic variation and distribution of the Moor Frog, Rana arvalis Nilss. – Ann. Zool. Fenn., 1966, v. 3, N 1, p. 29–39.
Test F.H. Seasonal differences in populations of the red-backed salamander in Southern Michigan. – Pop. Mich. Acad. Sci., 1955, v. 40, p. 137–153.
Timofeeff-Ressowsky N.W. [Тимофеев-Рессовский Н. В.] Zur Analyse des Polymorphismus bei Adalilia bipunctata. – Biol. Zbl., 1940, Bd. 60, N 3–4.
Tomasik L. A comparative study on the morphological characters of the Grass Frog Rana temporaria Linnaeus, 1758, and Moor Frog Rana arvalis arvalis Nilsson, 1842. – Acta Zool. Crac., 1971, v. XVI, N 3, p. 217–280.
Turner E.B. Pigmentation of the Western spotted frog, Rana prettiosa prettiosa in Yellowstone Park, Wyoming. – Amer. Midl. Nat., 1959, v. 61, N 1, p. 162–176.
VanValen L., Pitelka F.A. Commentary-intellectual censorship in Ecology. – Ecology, 1974, v. 55, N 5.
Volpe E.P. A taxo-genetic analysis of the status of Rana kandiychi Weed. – System. Zool., 1955, N 4, p. 75–82.
Volpe E.P. Mutant color patterns in leopard frogs. A possible multiple allelic series. – J. Heredity, 1956, v. 47, N 1, p. 79–85.
Volpe E.P. Interaction of mutant genes in the leopard frog. – J. Heredity, 1960, v. 51, N 2, p. 151–155.
Volpe E.P. Variable expressivity of a mutant gene in the leopard frog. – Science, 1961a, v. 134, p. 102–104.
Volpe E.P. Polymorphism in Anuran populations. – In: (ed.) Vertebrate speciation, Austin, Univ. Texas Press, 1961b, p. 221–234.
Vuilleumier F. Rapports entre l'ecologie et la génétique des populations. – Terre et la Vie, 1973, v. 27, p. 179–231.
Weed A.C. New frogs from Minnesota. – Proc. Biol. Soc. Washington, 1922, N 34, p. 107–110.
Wendelken P.W. Differential predation and behavioural as a factor in the maintenance of the vertebral stripe polymorphism in Acris crepitans. – M.A. thesis Univ. of Texas in Austin (fide Milsted et al., 1974), 1968, p. 1–53.
Werner F. Über einige neue Reptilien und einen neuen Frosch aus dem cilicischen Taurus. – Zool. Anz., 1898, Bd. 21, S. 217.
Werner F. Die Reptilien und Amphibienfauna von Kleinasien. – SB Ak. Wien math. nat. cl., 1902, v. III, N 1, S. 1057–1121.
Williams E.E., Highton R., Cooper D.M. Breakdown of polymorphism of the red-backed salamander on Long Islands. – Evolution, 1968, v. 22, N 1, p. 76–86.
Wright S. Evolution in Mendelian populations. – Genetics, 1931, v. 16, N 1, p. 97–159.
Wolda H. Stability of a steep cline in morph frequencies of the snail Cepaea nemoralis (L.). – J. Animal Ecol, 1969, v. 38, N 3.
Wright A.E., Wright A.A. Handbook of frogs and toads. N.Y., 1949.
Zwiefel R.F. Ecology, distribution and systematics of frogs of the Rana boylei group. – Univ. Calif. Publ. Zool., 1955, v. 54, N 4, p. 207–292.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Глава 1

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА 10

Глава 2

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИМОРФИЗМА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ 19

Глава 3

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БУРЫХ ЛЯГУШЕК 33
Размеры тела и пропорции 35
Окраска и проявление полиморфизма 58

Глава 4

СТРУКТУРА ВИДОВ И ФЕНООБЛИК ПОПУЛЯЦИЙ 68

Глава 5

ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ 79
Генетическая специфика отдельных хронографических единиц . . . –
Пространственная структура популяции как фактор стабилизации ее генетического состава 92
Формирование специфичности генерации 102
Специфика биотопических группировок 112

Глава 6

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОТДЕЛЬНЫХ МОРФ И РОЛЬ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ 116

Глава 7

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ И ВОЗМОЖНОСТИ НАПРАВЛЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА НЕГО 123

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 131

ЛИТЕРАТУРА 136

Владимир Георгиевич Ищенко

ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БУРЫХ ЛЯГУШЕК ФАУНЫ СССР

Утверждено к печати
Институтом экологии растений
и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР

Редактор *Т.М. Галицкая*
Редактор издательства *В.Х. Марусич*
Обложка художника *В.Г. Самохина*
Художественный редактор *И.К. Капралова*
Технический редактор *Г.П. Каренина*

ИБ № 5383

Подписано к печати 28. 09.78. Т – 18309
Усл. печ. л. 9,3 + 0,9 вкл. Уч.-изд.л. 10,8
Формат 60 х 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Тираж 850 экз. Тип. зак. 518.
Цена 1 р. 60 к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука",
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94[а]
1-я типография издательства "Наука".
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12