АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1987

УДК 591.526

Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

В сборнике представлены результаты многолетних стационарных полевых и экспериментальных исследований экологии фоновых на Урале видов грызунов и амфибий. Рассматривается роль антропогенных воздействий и отдельных факторов среды (метеорологических, кормовых, сезонных) в динамике экологической структуры и численности позвоночных и беспозвоночных животных. Исследованы морфофизиологические особенности животных на отдельных этапах онтогенеза и в разных условиях обитания.

Сборник рассчитан на широкий круг биологов-экологов, зоологов, студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **Л. М. Сюзюмова**

Рецензент доктор биологических наук **Н. Н. Данилов**

В $\frac{21008—1435—152(85)}{055(02)7}$ 25—1987

© УНЦ АН СССР, 1987

ВВЕДЕНИЕ

В колебаниях численности животных издавна большое значение придавалось воздействию условий среды — урожайности кормов, резким изменениям метеорологических условий, ряду циклических явлений солнечной активности и пр. Научно обоснованный анализ роли внешних факторов в динамике численности животных стал широко использоваться с появлением концепций и методов популяционной экологии с пятидесятых годов нашего столетия. Развитие научных исследований по этой проблеме связано с решением важных народнохозяйственных задач, связанных с рациональным природопользованием.

В настоящее время всестороннее изучение роли отдельных факторов среды в динамике численности животных — одна из особенно актуальных, центральных экологических проблем. Однако в ней до сих пор остается много дискуссионных, неясных сторон. В исследовании их необходимо учитывать, что, как подчеркивал С. С. Шварц, динамическое равновесие численности популяции в постоянно меняющихся условиях среды определяется приспособительными гомеостатическими реакциями отдельных особей, а также динамикой ее экологической структуры и генетического состава. В этом направлении коллективом сотрудников лаборатории популяционной экологии позвоночных животных и проведены исследования популяций, представленные в настоящем сборнике. В них раскрыты важные особенности адаптивных приспособлений популяционной структуры у остромордой лягушки, лесной мыши, рыжей полевки в меняющихся погодных условиях, включая и экстремальные. Экологический анализ проведен с учетом изменчивости возрастной и пространственной структуры популяции в течение продолжительного периода наблюдений на стационарных участках типичных биоценозов Среднего Урала.

Обсуждены специальные экспериментальные исследования роли кормового фактора в динамике экологической структуры популяций в природных и лабораторных условиях. Рассмотрены фундаментальные положения о формировании у отдельных особей в процессе онтогенеза специфических адаптивных приспособлений к воздействию конкретных факторов среды и выделений на этой основе морфофизиологически своеобразных функциональных внутрипопуляционных группировок. Всесторонние

исследования позволяют полагать, что выделение внутри популяций этих группировок — один из важнейших механизмов, обеспечивающих устойчивость популяции в широком диапазоне изменений среды. Материалы сборника включают обширный полевой и экспериментальный материал.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

Н. Е. КОЛЧЕВА, Г. В. ОЛЕНЕВ

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS SYLVATICUS*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Проблема динамики численности и популяционной структуры различных видов животных, несмотря на обилие литературы, не может считаться окончательно решенной. Изучение этих вопросов — наиболее актуальная задача популяционной экологии [10]. В частности, большой интерес представляют грызуны как важный компонент биоценозов, обладающих сложной экологической структурой. Этот интерес обусловлен и хозяйственной значимостью многих представителей отряда грызунов.

Механизмы колебаний численности очень сложны и в каждой конкретной популяции осуществляются с учетом климатической и экологической обстановки, а также видовых особенностей [12].

В представленной работе приведены результаты изучения возрастной структуры и ее роли в динамике численности популяции лесных мышей, проводившегося в течение ряда лет (1975—1984 гг.) на Южном Урале в Ильменском заповеднике им. В. И. Ленина. Вследствие режима заповедности на данной территории антропогенные воздействия сведены к минимуму.

Материал и методика

В районе исследований совместно обитают 12 видов грызунов. Нами выбраны стационарные площадки — типичные местообитания рыжих полевок и лесных мышей. Рыжая полевка доминирует в отловах, составляя в разные годы 25—90 % выборок. Экологические особенности, в первую очередь, возрастная структура этого вида в данном районе обстоятельно изучены [7—9]. Численность лесной мыши вариабельна по годам. В 1975—1978 гг. она была чрезвычайно низка (ввиду недостаточности материала этот период мы не анализировали). В 1979—1980 гг. численность популяции достигла максимального уровня, при котором этот вид приобрел существенное значение в сообществе, выступая в качестве содоминанта рыжей полевки, а в неко-

торых биотопах даже превышая ее по численности [2]. В последующие годы произошел спад численности. Материал за этот период, необходимый для проведения экологического анализа, ограничен.

Вопросы, касающиеся межвидовых взаимоотношений, в данной работе не рассматриваются, так как это составляет предмет самостоятельного исследования.

Материал получен путем отловов живоловками на опытном участке — полуострове лесного озера (смешанный сосново-березовый лес с островками мертвопокровного липняка) площадью 1,5 га. При этом применяли метод индивидуального мечения путем ампутации дистальных фаланг пальцев [6, 4] и последующих регулярных многократных отловов животных (в основном с 20-дневным интервалом, приблизительно равным сроку беременности у мышей) с апреля по сентябрь-октябрь и в некоторые годы в декабре. При поимке у каждого зверька регистрировали метку, пол, вес тела, состояние генеративной системы по внешним признакам (у самцов — развитость семенников и наполненность придатков, у самок — наличие беременности, подсосных пятен и вагинальные характеристики). За период с 1979 по 1984 г. на опытном участке отработано 12 070 живоловко-суток и помечено 222 особи лесной мыши.

Параллельно в сходных биотопах в это же время проводился отлов мышей давилками. У пойманных животных регистрировали вес тела (при анализе использовали вес тела с вычетом веса наполненного желудка), вес тимуса, степень стертости бугорков жевательной поверхности коренных зубов, характеристику генеративной системы. Всего за этот же период отработано 4888 давилко-суток и отловлено 302 животных.

Материалы мечения позволяют датировать возраст, рассчитывать продолжительность жизни отдельных зверьков и выделять когорты (элементарные возрастные единицы популяции, представляющие собой группы очередных пометов, характеризующиеся календарной одновозрастностью и одновременностью появления).

Использование комплекса показателей, полученных на забитых животных, и сопоставление их с данными мечения дали возможность выяснения некоторых особенностей динамики размножения, структуры и численности в популяции лесной мыши.

Дополнительный материал, собранный в иных по типу биотопах (более влажных) не рассматривается и привлекается к анализу лишь в некоторых случаях для сопоставления.

Результаты и их обсуждение

Период исследований охватывает различные фазы популяционного цикла: 1979 г.— нарастание численности, 1980 г.— пик численности, 1981—1982 гг.— некоторое ее понижение и 1983—

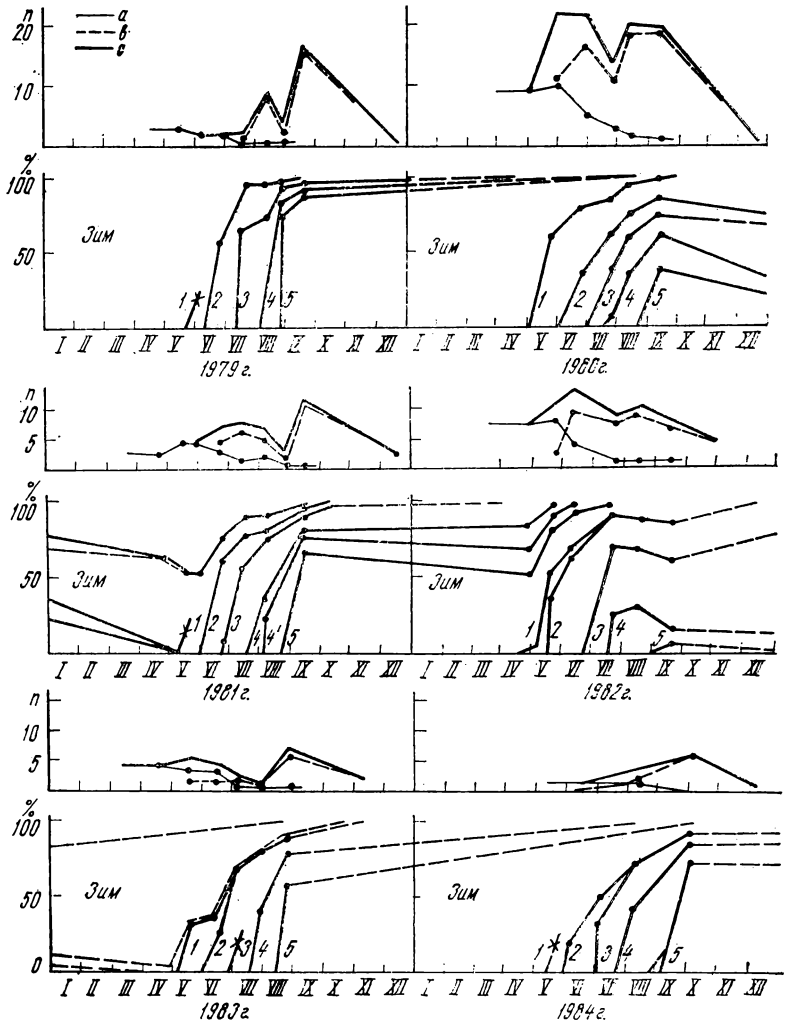


Рис 1. Динамика численности и возрастной структуры популяции лесной мыши (меченые животные), ос/га:

а — перезимовавших зверьков, *в* — сеголеток, *с* — общая численность перезимовавших и сеголеток. *1—5* — когорты. ЗИМ — зимовавшие животные. В нижней части рисунка показана доля 1—5 когорт (%) в общей численности популяции

1984 гг.— депрессия (рис. 1). Плотность населения (по данным абсолютных учетов) колеблется примерно в три раза от 6,4 до 21,4 ос/га (по максимумам численности в разные годы). Общий размах данных по абсолютной численности от 2,1 ос/га в начале сезона размножения 1984 г. до 21,4 ос/га — июньского максимума в 1980 г.

За 11 лет исследований (1975—1985 гг.), проведенных в указанном районе, пик численности 1980 г. единственный, что сопоставимо с данными А. И. Мунтяну и А. И. Савина [5] по лесным мышам, у которых наблюдаются большие интервалы между годами массового размножения, резкое снижение численности после высоких пиков и быстрое ее восстановление в агроценозах Молдавии (по нашим материалам последнее выражено не совсем четко).

За рассматриваемый период воздействие абиотических факторов не носило экстремального характера. В целом погодные условия всех лет близки к норме, однако возрастная структура и численность лесных мышей были различными (см. рис. 1).

Рассмотрим динамику возрастного состава изучаемой популяции на разных фазах динамики численности, опираясь, в основном, на материалы мечения (см. рис. 1).

Обычно размножение у лесных мышей начинается в апреле, а в мае появляются первые сеголетки. В 1979 г. размножение, судя по плацентарным пятнам у зимовавших самок, началось довольно поздно. Прибылые могли появиться лишь в конце мая, но ни одного зверька первой когорты поймано не было. В 1981 г. созревание и размножение перезимовавших животных происходило раньше.

В 1984 г., вероятно, из-за чрезвычайно низкой численности не было обнаружено даже косвенных признаков появления первой когорты. В 1982 и 1983 гг. при разных сроках начала размножения сеголетки первых пометов зимовавших зверьков были немногочисленны и недолговечны.

Лишь в 1980 г., когда был отмечен пик численности, довольно высокая плотность перезимовавших мышей обеспечила дружный выход большого количества первых сеголеток, родившихся в первой половине мая. Часть из них пережили осенне-весенний период и начали размножаться лишь весной 1981 г., прожив, таким образом, более 15 месяцев.

Эти материалы позволяют судить о чрезвычайно низкой численности и нежизнеспособности зверьков первой когорты. Только в 1981 г. их гибель можно было объяснить неожиданным обильным снегопадом в период активной вегетации в травянистом ярусе и цветения раннецветущих растений. Высота снега достигала 45—60 см, и при наличии положительных температур он таял несколько суток. В это время зимовавшие самки выкармливали детенышей и первая когорта, вероятно, погибла в результате затопления нор грызунов.

Однако мы сочли возможным выделение животных первых пометов в самостоятельную когорту, поскольку в 1980 г. таких животных было много и они сыграли важную роль в наращивании численности популяции, о чем речь пойдет ниже.

Вторая когорта появляется, как правило, в июне. Каждый год эти животные составляют в выборках определенный про-

цент. Представители этой возрастной группы не присутствовали в отловах лишь во второй половине лета 1984 г. (на фоне общей депрессии численности). Вероятно, какая-то часть их также может переживать зиму.

Появление очередной третьей когорты происходит в конце июня — первой половине июля в зависимости от сроков начала размножения. В разные годы доля этих зверьков в популяции неодинакова. При низкой численности в 1983 г. они не обнаружены, хотя во «влажных» биотопах в этот период встречались рожавшие грызуны.

В течение 1980—1983 гг. удавалось отлавливать перезимовавших мышей третьей когорты. Самая большая продолжительность жизни установлена для сеголеток этой когорты 1980 г. рождения (они прожили 13,5 месяцев, а, возможно, и больше; у сеголеток этой же возрастной группы 1981 и 1982 гг. рождения этот срок не меньше 11 месяцев).

Четвертая когорта, появляющаяся у лесных мышей во второй половине июля — начале августа, как правило, немногочисленна, иногда ее выход растягивается, происходит двуступенчато (1981 г.). Данные мечения показывают переживание ими зимних периодов, в частности, в 1980—1981 гг. и 1981—1982 гг. Наибольшая продолжительность жизни выходцев из этой когорты — 10,5 мес.

Очень важную роль в популяции лесных мышей играет пятая когорта — последние в текущем году сеголетки, рождающиеся во второй половине августа — начале сентября. Флуктуации численности прибылых животных этой когорты и их доли в выборках по годам значительны, причем отмечается чередование высокой и низкой численности в течение нескольких лет.

Перезимовавшие животные последних осенних пометов ловились весной 1980, 1982, 1984 гг., прожив при этом как минимум 9 мес. в 1979—1980 гг. и более 13 мес. в 1981—1982 гг. В другие годы сравнительно высокой общей численности продолжительность жизни мышей пятой когорты была еще меньше, число их также было невелико, во всяком случае весной 1981 и 1983 гг. представители этой возрастной группы не присутствовали в отловах.

Можно проследить зависимость между обилием грызунов в когорте и сроками последующих отловов этих животных, но в целом она нечеткая. Следовательно, нет определенной связи между численностью когорты и долгожительством составляющих ее особей.

Неодинаковая продолжительность жизни первых и последних когорт в разные годы при различных уровнях численности определяется сложными механизмами демографических перестроек популяционной структуры.

Для того, чтобы глубже проникнуть в процессы динамики

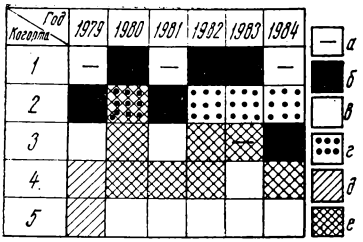


Рис. 2. Разнородность отдельных когорт по происхождению на разных фазах динамики численности.

а — отсутствие (гибель) животных, *б* — участие в размножении (первое поколение), *в* — отсутствие участия в размножении (первое поколение), *г* — возможное участие в размножении, *д* — второе поколение, *е* — первое и второе поколения.

возрастной структуры, формирующие динамику численности, необходимо обратиться к материалам давилочных отловов. При этом мы получаем возможность судить о возрасте и физиологическом статусе каждого зверька по закономерным индивидуальным и сезонным изменениям веса тела, относительного веса тимуса, состояния генеративной системы, степени стертости бугорков жевательной поверхности коренных зубов [1—11].

При соотнесении материалов по меченым и забитым животным мы получаем конкретные данные о происхождении определенных когорт, участии их в размножении и вкладе в численность популяции. Добавим, что общий ход динамики численности и ее уровень совпадают на участке мечения и тех площадках, где проводились отловы давилками.

Рассмотрим различия в ходе размножения в разные годы (см. рис. 1, 2). В начале июня 1979 г. отмечена высокая генеративная активность перезимовавших животных. Прибылые зверьки начали размножаться в июле.

В четвертой и, вероятно, в пятой когортах преобладали особи второго поколения («дети» сеголеток второй когорты — «внуки» перезимовавших), но имелись и зверьки первого поколения («дети» перезимовавших). Зимовавшие животные встречались до конца августа на участке мечения и до конца сентября попадали в давилки. В конце августа — начале сентября 40 % самок-сеголеток — со следами размножения, во второй половине сентября они составляли 18,2 %; самцы-сеголетки, по данным последнего тура отловов, имели в среднем вес тела 16,9 г и вес семенника 10,76 мг, т. е. размножение у них закончилось.

1980 г. (год пика численности) характеризуется ранним началом размножения, первая когорта появилась в начале мая и уже в конце мая встречались созревшие (при среднем весе 13,0 г) и беременные самки-сеголетки, составляющие 75 % в выборках. 60 % прибылых самцов также созревали и вступали в размножение в этот же период. Таким образом, уже вторая когорта содержала зверьков второго поколения (в другие годы на фазах более низкой численности этого не наблюдалось). Третья когорта также была «смешанного» происхождения (у зи-

мовавших самок в начале июля в матке обнаруживалось до трех групп пятен, у 15,8 % самок-сеголеток — две группы родовых пятен).

К концу июня — началу июля 57,9 % прибылых самок были готовы к размножению или размножались (в основном, это, вероятно, была первая когорта); у 83,3 % самцов-сеголеток вес семенника составлял от 10 до 60 мг (мазки из эпидидимиса показывали отсутствие сперматозоидов) и лишь 16,7 % самцов имели средний вес семенника 213,5 мг. В конце июля репродуктивные возможности перезимовавших еще не были исчерпаны (20 % самок — беременны), а из самок-сеголеток ни одна не размножалась (лишь у двух — увеличена матка); у прибылых самцов вес семенника не превышал 33 мг, а средний вес был равен 13,0 г. В августе — сентябре процесс «консервации» сеголеток выражен еще значительнее. Численность зимовавших в этот период низка, но беременные самки встречались еще в августе. Таким образом, вторая, третья и, вероятно, незначительно, четвертая когорты были представлены первым и вторым поколениями, пятая когорта скорее всего обязана своим происхождением только зимовавшим.

В 1981 г. (год спада численности) вторая, третья и погибшая первая когорты — «дети» перезимовавших. В июле незначительная часть второй когорты вступала в размножение, появлялась четвертая когорта с примесью второго поколения. В начале августа размножение у сеголеток практически прекратилось. Зимовавшие животные встречались еще в середине сентября (последние беременные самки отлавливались в августе), при этом численность их была выше в сравнении с другими годами. Можно считать, что и в этом году численность пятой когорты определялась зимовавшими зверьками.

В 1982 г. нарастание численности было обеспечено вторыми пометами зимовавших самок. В начале июня небольшая часть (14,3 %) самок-сеголеток (очевидно, это первая когорта) начала размножаться, прибылые самцы к размножению не были готовы (вес семенника в среднем 70,7 мг, придатки очень малы, сперматозоиды не обнаружены). Поэтому третья когорта появилась от зимовавших и прибылых самок и зимовавших самцов. Более активное созревание самок-сеголеток по сравнению с самцами было отмечено и в первой половине лета 1980 г. (см. выше). В середине июля появилась четвертая когорта, происхождение ее остается неясным из-за недостатка материала, имеются лишь сведения о том, что во второй половине июля — первой декаде августа во «влажных» биотопах встречались зимовавшие самцы в состоянии репродуктивной активности и неразмножающиеся самцы-сеголетки. Поскольку численность перезимовавших животных в середине сентября была в два раза выше обычной (1,43 ос/га), остается предположить, что последние когорты в основном были представлены первым поколением. В последую-

щие годы депрессии численности подобный анализ еще более затруднен.

В 1983 г. появившаяся в начале мая первая когорта в конце мая уже вступила в размножение (для самок это точно установлено, так как в середине июня 66,6 % самок-сеголеток были со следами размножения). Мыши первой и второй когорт представлены первым поколением, выходцев третьей когорты («смешанного» происхождения) в отловах не было. Вторая когорта, видимо, в основном не вступала в размножение (хотя во «влажных» биотопах незначительная часть их размножалась). Во «влажных» биотопах обнаружены также в начале июля беременные зимовавшие самки. Отловы в конце августа выявили значительный процент зимовавших животных, так что происхождение последних когорт связывается с перезимовавшими зверьками.

В 1984 г. первые сеголетки (вторая когорта) родились в начале июня, участие их в размножении не установлено. К концу июля — началу августа часть особей третьей когорты созревала и могла участвовать в размножении, но в основном «консервировалась». Таким образом, генетический состав четвертой когорты — «дети» и «внуки» перезимовавших. У зимовавших размножение в начале августа еще продолжалось, они встречались в октябрьских отловах. Вероятно, как и в предыдущие годы, «родители» пятой когорты — перезимовавшие зверьки.

Итак, в силу указанных выше особенностей изучаемой популяции лесной мыши большое значение в наращивании численности приобретает группировка зимовавших зверьков. Неслучайно на участке мечения многолетняя динамика исходного количества перезимовавших животных в начале генеративного периода совпадает с динамикой годовых максимумов численности (см. рис. 1).

В целом, ход многолетней динамики численности выявляет некоторые общие черты, характеризующие группировку зимовавших. Эти животные активно участвуют в размножении и являются «родителями» всех когорт причем осенние когорты, вследствие низкой репродуктивной активности молодняка и ранней его «консервации», как правило, представлены первым поколением (см. рис. 2). Отход зимовавших в течение сезона размножения происходит резче в годы высокой и повышенной численности, к концу лета их доля в популяции низка, чем обусловлена невысокая численность сеголеток последних когорт. И наоборот, в годы низкой численности отход зимовавших идет постепенно и еще в августе они составляют пятую часть популяционного населения, обеспечивая относительно высокую численность последних когорт (см. рис. 1).

В 1979 г. наблюдались некоторые отличия: в связи с самой низкой за все годы весенней численностью зимовавших мышей и отсутствием первой когорты в приросте численности основную

Изменение возрастного состава в популяции лесной мыши при переживании осенне-зимне-весеннего периода, %

Возрастная группа, когорта	1979—1980		1980—1981		1981—1982		1982—1983		1983—1984	
	сентябрь	апрель	сентябрь	апрель	сентябрь	апрель	сентябрь	май	август	июнь
Зимовавшие	—	—	3,1	—	5	—	15,4	—	11,1	—
1	—	—	12,5	40	—	—	—	—	—	—
2	4,5	—	12,5	—	5	—	23,1	—	11,1	*
3	4,55	—	12,5	60	10	16,7	46,1	100	—	—
4	4,55	—	21,9	—	15	33,3	7,7	—	22,2	*
5	86,4	100	37,5	—	65	50	7,7	—	55,6	*

* Число животных, принадлежащих к этой когорте, не установлено.

роль играла вторая когорта, которая участвовала в размножении до конца лета. Несмотря на то, что зимовавшие мыши попадались в ловушки еще в конце сентября, основная часть четвертой и, вероятно, пятой когорт была представлена вторым поколением (см. рис. 2). Уместно напомнить, что 1979 г.— переломный в жизни изучаемой популяции лесной мыши и характеризуется, по нашим наблюдениям, выходом популяции на более высокий ценотический уровень.

Далее, закономерное чередование высокой и низкой весенней численности перезимовавших мышей и соответственно весенних и осенних пиков, а также высокой и низкой численности по годам, прослеживаемое в 1979—1982 гг., нарушается в период депрессии численности (см. рис. 1).

Большое значение для формирования динамики численности популяции лесной мыши имеет демографическая структура зимующей группировки. Так, соотношение когорт осенью (в конце периода размножения) и весной следующего года редко остается незначительно измененным (см. таблицу). Преимущество при переходе «через зиму» имеют представители то первых, то последних когорт, даже если осенью соотношение когорт было иным (т. е. имеет место избирательная элиминация), но обычно численное превосходство отдельных когорт сохраняется от осени к весне. Поэтому группировка перезимовавших в разные годы животных характеризуется преобладанием в ней либо более взрослых, либо более молодых возрастных групп, т. е. средний возраст перезимовавших в начале репродуктивного периода в популяции неодинаков. Годы с низкой численностью характеризуются общим «постарением» населения, а в годы повышения численности происходит его «омоложение» за счет возрастного состава перезимовавших и увеличения количества прибылых зверьков, родившихся и выживших в начале лета (см. рис. 1).

Сходные явления были описаны ранее для рыжих полевок

умеренного пояса [14, 13, 7] и субарктических полевок-экономок [3]. Как указывает Гливич, регулярные перестройки возрастной структуры перезимовавших животных служат одним из механизмов, формирующих двухлетний цикл численности в популяции. Ф. В. Кряжимский приходит к выводу, что явление «постарения» популяции перед падением численности — общая черта популяционных циклов грызунов, однако конкретные механизмы перестроек возрастного состава могут быть разными у разных видов. Так, «постарение» группы перезимовавших после пика численности мышей может быть обусловлено как повышением смертности особей последних когорт [13], так и преимущественно торможением скорости роста и ограничением вступления в размножение молодняка первых когорт при высокой численности [3].

По нашим материалам в изучаемой популяции лесной мыши картина несколько иная и обусловлена она довольно низкой репродуктивной активностью сеголеток. Так, в 1980, 1982, 1983 гг. в размножении участвовала только первая когорта, в 1979 и 1981 гг.— вторая. И лишь в 1984 г. в размножении участвовала третья когорта (первая отсутствовала, а малочисленная вторая просуществовала недолго). Популяция лесных мышей в течение всего репродуктивного периода представлена только первым и вторым поколениями (см. рис. 2).

Итак, для 1979—1982 гг. выводы наших исследований согласуются с данными выше указанных авторов: нами отмечены снижение численности и выживаемости последних когорт в год пика численности и небольшого ее повышения в 1982 г., а также более раннее прекращение размножения молодняка первых когорт («консервация») в эти годы. В 1979 и 1981 гг. наблюдались обратные процессы. В годы депрессии численности указанные закономерности не выявляются из-за «выпадения» отдельных когорт.

Таким образом, можно заключить, что прирост численности в популяции лесных мышей и ее многолетняя динамика в основном определяются исходной численностью и возрастным составом перезимовавших зверьков, а также сильно варьирующими сроками созревания и активностью участия в размножении молодняка.

Своеобразие и специфическая роль отдельных когорт в жизнедеятельности популяции на разных фазах динамики численности, рассмотренные в данной статье, отражают широкую лабильность возрастной структуры, обеспечивающую целостность и стабильность популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1948, т. 3, с. 179—190.

2. Колчева Н. Е., Оленев Г. В. Особенности многолетней динамики численности мышевидных грызунов Ильменского заповедника.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале: Информ. материалы. Свердловск, 1985, с. 28—29.

3. Кряжимский Ф. В. Возрастная структура популяции полевок-экономок на разных фазах динамики их численности.— В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 3—8.

4. Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек.— В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952, с. 9—46.

5. Мунтяну А. И., Савин А. И. Особенности динамики численности фоновых видов грызунов в агроценозах Молдавии.— В кн.: Материалы Всесоюзного совещания по грызунам (Саратов). М., 1980, с. 240—241.

6. Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1951, т. 4, с. 3—21.

7. Оленев Г. В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности.— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 23—32.

8. Оленев Г. В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов.— В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 9—22.

9. Оленев Г. В. Изменчивость возрастной структуры популяции рыжей полевки (методы исследования, анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

10. Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии.— В кн.: Современные проблемы экологии: Докл. 5. Всесоюз. эколог. конф. М., 1973, с. 21—31.

11. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 386 с.

12. Шилов И. А. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутрипопуляционных отношений у мелких грызунов.— Бюлл. МОИП, 1972, т. 77, вып. 3, с. 21—31.

13. Gliwicz J. Age structure and dynamics of number in an island population of bank voles.— Acta theriol., 1975, vol. 20, N 4, p. 57—69.

14. Zeida J. Mortality of a population of Clethrionomys glareolus Schreb. in a bottomland forest in 1964.— Zool. Lysty, 1967, vol. 16, p. 221—238.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

Н. Л. ДОБРИНСКИЙ

ВЛИЯНИЕ КОРМОВОГО ФАКТОРА НА ДИНАМИКУ ОСНОВНЫХ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

Динамика морфофизиологических показателей животных зависит от изменений условий внешней среды [3]. Для мелких млекопитающих, и в частности полевок, из-за короткой продолжительности жизни факторы среды приобретают особое значение. Среди них одно из главных мест занимает, по мнению большинства исследователей, кормовой фактор. Однако изучение его влияния на морфофизиологические показатели полевок из природных популяций связано со значительными трудностями. Они заключаются в сложности оценки запасов доступного полевкам корма и в том, что относительно редко предпочитаемые корма имеются в избытке. Кроме того, изменение морфофизиологических показателей под влиянием кормового фактора происходит на фоне сезонных и возрастных изменений индексов внутренних органов, сложной генерационной структуры населения полевок [1, 4] и различных климатических условий [2].

Нами проведен эксперимент в природе с использованием высококалорийной подкормки, количество которой контролировалось в течение всего периода работы.

Выбор объекта исследований — рыжей полевки — объясняется, с одной стороны, ее высокой численностью, а с другой — охотным употреблением этим зверьком в пищу семян растений.

Время исследований было выбрано с таким расчетом, чтобы возрастная структура населения полевок отличалась наибольшей однородностью на фоне максимального дефицита доступного корма.

Материал и методика

Полевой эксперимент проводился в Шалинском районе Свердловской области с 28 октября 1983 г. по 26 мая 1984 г. Время проведения исследований совпало с началом фазы падения численности рыжей полевки. Относительная численность ее в пе-

Таблица 1

Особенности динамики среднего веса тела рыжих полевок на опытных и контрольных линиях, г

Пол	Первый отлов			Второй отлов			Третий отлов		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Самцы	18	15,2±0,3	7,5	12	17,3±0,3	5,5	7	23,4±0,5	6,0
	25	16,8±0,4	10,4	11	17,1±0,4	8,4	6	26,0±1,9	18,4
Самки	13	14,8±0,3	8,3	12	16,1±0,4	7,8	6	23,2±1,3	13,3
	24	17,3±0,5	13,0	3	16,9±0,7	7,5	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 2—4 в числителе приведены данные, полученные с опытной линии, в знаменателе — с контрольной.

Первый отлов проводили с 28 ноября по 10 декабря 1983 г., второй — с 15 по 23 марта 1984 г., третий — с 20 по 26 мая 1984 г.

риод работы уменьшалась на контрольных линиях с 12 до 1,7 полевок на 100 ловушко-суток, численность же зверьков на опытных линиях (особенно в весенний период) была несколько выше.

В наиболее типичных для рыжей полевки биотопах одновременно было заложено 3 контрольных и 3 опытных линии по 400 м длиной. Расстояние между опытными и контрольными линиями выбирали с таким расчетом, чтобы полевки не могли перемещаться с одной из них на другую. Каждую опытную линию оборудовали 50 специальными кормушками. В качестве подкормки использовали неочищенный овес.

Отловы полевок проводили до полного вылова зверьков давилками, которые расставляли вдоль линий с интервалом 4 м. Первая опытная и контрольная линии облавливались через месяц после первоначального внесения подкормки, вторая — через 5, третья — через 7 мес. После каждого отлова на оставшихся опытных линиях кормушки вновь заполняли овсом так, чтобы подкормка имелась в избытке в течение всего эксперимента.

Основную долю в отловах составляли неразмножавшиеся зверьки позднелетних генераций, значительно меньше было полевок первых летних пометов.

Животных вскрывали в день поимки по общепринятой методике. Определяли вес тела, сердца, почки, печени, селезенки, надпочечника, подчелюстной и межлопаточной бурой жировой ткани и подкожного жира. Взвешивание производили на аптекарских и торсионных весах ВТ-1000 с точностью до 0,05 и до 0,001 г соответственно. Всего обработано 137 полевок.

Результаты и их обсуждение

Первый отлов проводили с 28 ноября по 10 декабря 1983 г. Анализ полученных данных показал (табл. 1 и 2), что вес тела

Таблица 2

Абсолютные и относительные размеры внутренних органов и жировой ткани рыжих полевок с первой опытной и контрольной линий (отлов проводили с 28 ноября по 10 декабря 1983 г.)

Пол	n	Масса, мг		Индекс, ‰	
		$M \pm m$	C_v	$M \mp m$	C_v
Сердце					
Самцы	18	108±2,7	10,9	7,1±0,2	10,0
	25	105±2,2	10,7	6,3±0,2	13,1
Самки	13	111±4,6	14,8	7,5±0,2	11,3
	21	111±3,4	14,0	6,3±0,2	12,6
Почка					
Самцы	18	103±3,7	15,4	6,7±0,2	13,1
	25	116±3,2	13,7	7,0±0,2	11,5
Самки	13	102±3,8	13,7	6,9±0,2	12,5
	20	124±3,9	14,0	7,1±0,2	12,6
Селезенка					
Самцы	18	34±3,5	43,3	2,2±0,2	41,8
	23	37±8,3	106,1	2,1±0,4	93,7
Самки	12	28±2,8	35,1	1,9±0,2	37,1
	21	44±13,8	144,4	2,4±0,7	136,5
Надпочечник					
Самцы	18	2±0,2	32	0,2±0,04	89,0
	25	2±0,2	47,1	0,1±0,01	53,1
Самки	13	2±0,3	53,6	0,1±0,02	51,0
	20	2±0,3	56,9	0,1±0,01	49,1
Семенник					
Самцы	17	15,0±4,4	121,2		
	22	5±0,8	69,8		
Подчелюстная бурая жировая ткань					
Самцы	17	23±3,4	62,0	1,5±0,2	56,9
	25	15±2,0	63,3	0,9±0,1	65,0
Самки	11	16±1,4	29,6	1,1±0,1	30,2
	21	15±1,3	40,7	0,8±0,1	42,5

Окончание табл. 2

Пол	n	Масса, мг		Индекс, ‰	
		$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
Межлопаточная бурая жировая ткань					
Самцы	18	49±3,8	32,8	3,2±0,2	29,8
	25	44±4,2	48,0	2,6±0,2	46,8
Самки	12	46±4,1	31,1	3,1±0,3	31,1
	21	41±3,3	37,1	2,4±0,2	41,5
Подкожный жир					
Самцы	18	133±19,6	62,3	8,6±1,2	58,8
	24	75±9,3	60,7	4,5±0,6	60,8
Самки	11	139±21,4	51,0	9,5±1,4	49,1
	18	70±9,4	57,2	3,9±0,5	52,8

рыжих полевок обоего пола в опыте достоверно ниже, чем в контроле. Причина этого, по нашему мнению, заключается в следующем. Благодаря подкормке численность зверьков на опытной линии значительно превышала численность на контрольной. Привлеченные большим количеством полевок хищники (ласка, горностай) в первые дни отлова повреждали тушки рыжих полевок, попавших в давилки. Как правило, это были наиболее крупные особи. По этой же причине количество обработанных животных с опытной линии оказалось меньшим.

Индекс сердца достоверно был выше у полевок обоего пола, отловленных на опытной линии. Абсолютный же вес этого органа у самцов и самок сравниваемых групп не отличался. По всей вероятности, более высокие относительные размеры сердца животных с опытной линии отчасти были обусловлены меньшей массой их тела.

Относительные величины почки и селезенки у исследованных полевок с опытной и контрольной линий не отличались. Эта же закономерность характерна и для надпочечника у самок. Однако у самцов из опыта величина индекса этой железы выше, чем у контрольных (различия близки к достоверным).

Особенно резкие различия выявлялись при сопоставлении в подобном плане материалов по абсолютной величине семенника. Масса этого репродуктивного органа в опыте в три раза была выше, чем в контроле (см. табл. 2). Этот факт, с учетом большого относительного веса надпочечника у самцов из опыта, свидетельствовал о том, что самцы рыжих полевок, потребляя дополнительную подкормку, сохраняли способность к размно-

Таблица 3

Абсолютные и относительные размеры внутренних органов и жировой ткани рыжих полевок со второй опытной и контрольной линий (отлов проводили с 15 по 23 марта 1984 г.)

Пол	n	Масса, мг		Индекс, ‰	
		$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
		Сердце			
Самцы	13	112±2,7	8,8	6,5±0,1	7,7
	11	112±3,6	10,7	6,6±0,2	10,0
Самки	12	107±2,9	9,2	6,7±0,2	10,2
	3	100±3,5	6	5,9±0,2	5,5
		Почка			
Самцы	13	122±2,3	6,8	7,1±0,2	8,3
	11	122±3,7	10,2	7,1±0,2	10,0
Самки	12	110±3,8	12	6,8±0,2	8,7
	3	111±9,0	14,2	6,5±0,3	8,3
		Печень			
Самцы	12	1119±43,6	13,5	65,9±2,5	12,4
	10	1086±55,9	16,3	62,3±3,3	16,6
Самки	12	1085±63,9	20,4	67,1±3,1	16,0
	3	1015±50,3	8,6	60,0±0,5	1,6
		Селезенка			
Самцы	13	62±20	115,5	3,8±1,2	111,3
	11	25±3	39,5	1,5±0,2	37,4
Самки	11	41±5	40,8	2,6±0,3	41,4
	3	25±4,7	32,8	1,5±0,3	30,2
		Надпочечник			
Самцы	13	3±0,5	47,0	0,2±0,03	45,4
	11	3±0,3	30,8	0,2±0,02	30,3
Самки	12	4±0,5	48,3	0,2±0,03	48,0
	3	4±0,9	41,7	0,2±0,04	35,8
		Семенник			
Самцы	13	64±10	56,3		
	11	44±7,3	55,1		

Окончание табл. 3

Пол	n	Масса, мг		Индекс, ‰	
		$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
Подчелюстная бурая жировая ткань					
Самцы	12 / 9	23±3,5 / 17±2,3	52,2 / 40,6	1,4±0,2 / 1,0±0,1	46,2 / 40,9
Самки	10 / 3	29±3,9 / 16±4,6	41,7 / 50	1,9±0,2 / 0,9±0,2	42,1 / 43,7
Межлопаточная бурая жировая ткань					
Самцы	12 / 9	53±5,1 / 43±3,3	33,2 / 23,4	3,2±0,2 / 2,4±0,2	26,4 / 23,7
Самки	10 / 3	70±11,3 / 37±2,7	50,6 / 12,4	4,4±0,6 / 2,2±0,2	47,0 / 18,3
Подкожный жир					
Самцы	13 / 6	161±33,9 / 87±16,3	75,6 / 45,8	9,5±1,9 / 5,0±1,0	70,5 / 47,3
Самки	11 / 3	222±53,4 / 45±7	79,7 / 28,4	13,9±3,2 / 2,7±0,6	76,2 / 36,6

жению более длительное время по сравнению с контрольными животными.

Индексы бурой жировой ткани и относительный вес подкожного жира выше у животных из опыта.

Второй отлов проводили с 15 по 23 марта. Анализ полученных результатов показал (см. табл. 1 и 3), что средний вес тела рыжих полевок в выборках самцов и самок в опыте достоверно не отличается от среднего веса контрольных животных.

Относительный вес почки и надпочечника у животных обоего пола двух сравниваемых групп не различается. Различий с контролем у самцов с опытной линии не обнаружено по индексам сердца и печени. Они отличаются только достоверно большими относительным весом селезенки и абсолютным весом семенника (различия близки к достоверным).

У самок с опытной линии достоверно больший индекс сердца. Это же характерно для относительного веса их селезенки и печени, что связано с более ранним началом подготовки самок к размножению.

Относительный вес жировых запасов самцов и самок имеет большую величину у животных из опыта (различия достоверны).

Третий отлов проводили с 20 по 26 мая. Обработка результатов показала (см. табл. 1 и 4), что по весу тела самцы и самки из опыта не отличаются от контрольных животных.

Таблица 4

Абсолютные и относительные размеры внутренних органов и жировой ткани рыжих полевок с третьей опытной и контрольной линий (отлов проводили с 20 по 26 мая 1984 г.)

Пол	n	Масса, мг		Индекс, ‰	
		$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
Сердце					
Самцы	7	150±4,2	7,5	6,4±0,2	7,7
	6	145±4,0	6,7	5,7±0,3	13,0
Самки	6	135±7,1	12,9	5,8±0,2	9,9
	1	150	—	—	—
Почка					
Самцы	7	170±4,1	6,4	7,3±0,1	4,4
	5	178±10,9	13,6	7,3±0,4	11,1
Самки	6	176±10,4	14,4	7,7±0,5	16,8
	1	215	—	—	—
Печень					
Самцы	7	1557±115	19,6	67,0±5,6	22,3
	6	1808±106	14,4	70,1±3,1	11,0
Самки	6	1817±156	21,0	77,8±3,7	11,7
	1	2250	—	—	—
Селезенка					
Самцы	7	59±5,5	24,8	2,54±0,3	28,0
	5	213±36,5	38,3	8,1±1,4	38,9
Самки	6	86±20,2	57,3	3,6±0,7	48,2
	1	220	—	—	—
Надпочечник					
Самцы	7	4±0,3	21,7	0,2±0,01	20,9
	6	4±0,5	28,9	0,2±0,03	40,8
Самки	5	11±0,9	19,2	0,5±0,03	15,9
	1	15	—	—	—
Семенник					
Самцы	7	360±43,3	31,8		
	6	285±39,9	34,2		

Окончание табл. 4

Пол	n	Масса, мг		Индекс, ‰	
		$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
Подчелюстная бурая жировая ткань					
Самцы	6	20±1,5	17,9	0,9±0,1	17,5
	4	17±2,6	31,1	0,7±0,1	23,8
Самки	6	20±3,2	39,5	0,9±0,1	32,4
	1	60	—	—	—
Межлопаточная бурая жировая ткань					
Самцы	7	53±7,5	37,6	2,3±0,3	39,3
	6	43±6,8	38,5	1,6±0,2	31,9
Самки	6	52±8,6	40,3	2,2±0,3	29,3
	1	60	—	—	—
Подкожный жир					
Самцы	7	89±12,8	38,1	3,8±0,5	37,2
	6	97+10,5	26,6	3,8±0,6	35,6
Самки	5	82±40,7	111,2	3,2±1,4	97,8
	1	240	—	—	—

Достоверные различия по величине относительного веса внутренних органов рыжих полевок двух сравниваемых групп зафиксированы только у самцов. Они имеют в опыте больший индекс сердца и селезенки.

Относительный вес бурой жировой ткани и подкожного жира одинаков у животных в опыте и контроле (независимо от пола). Очевидно, это объясняется началом массового размножения рыжих полевок на всей территории района исследований.

Как видно из приведенного выше фактического материала (см. табл. 1, 2, 3, 4), все без исключения морфофизиологические показатели рыжих полевок с опытных и контрольных линий изменяются в той или иной мере от отлова к отлову. Поэтому сравнение характера динамики веса тела, относительного веса внутренних органов и индексов жировых запасов рыжих полевок из опыта и контроля представляет большой интерес .

Средний вес тела самцов и самок в начале зимы был ниже в опыте по сравнению с контролем (см. табл. 1). К началу весеннего скачка роста у двух исследуемых групп полевок (опыт—контроль) он постепенно сравнивается, а затем одинаково возрастает вплоть до окончания наблюдений. Это говорит о том, что в данных условиях подкормка не повлияла на характер се-

зонных изменений среднего веса тела самцов и самок. Возможно, это объясняется тем, что среди отловленных на опытных линиях полевок попадались особи, которые случайно забегали в зону вылова с соседних территорий и могли повлиять на среднюю величину веса тела животных из опыта.

Динамика относительного веса сердца у самцов с опытных и контрольных линий характеризуется вполне сходными закономерностями. К марту индексы сердца у них принимают одинаковые значения в опыте и контроле. В дальнейшем индекс сердца у самцов из опыта постепенно достигает достоверно большей величины. Этот факт, однако, требует подтверждения на более широком материале. У самок достоверные различия по величине относительного веса сердца в начале зимы сохраняются до марта (больше в опыте).

За время проведения эксперимента отличий в характере изменения индекса почки у животных обоего пола из опыта и контроля не обнаружено, что свидетельствует об отсутствии влияния долговременной подкормки на динамику относительного веса этого органа.

Индекс печени у самцов из опыта и контроля за период с марта по май изменяется одинаково. Что касается самок, то из-за отсутствия данных можно с уверенностью говорить лишь о достоверно большем индексе печени в марте у животных из опыта. Это объясняется, вероятно, более интенсивным запасанием необходимых в период размножения питательных веществ самками, которые потребляют дополнительную подкормку.

В начале зимы самцы с опытной линии характеризуются более высоким индексом надпочечника. К марту этот показатель у самцов из исследуемых групп сравнивается и в дальнейшем изменяется одинаково. У самок с опытных линий особенностей динамики индекса надпочечника не обнаружено. Следовательно, влияние дополнительной подкормки в большей мере сказывается на половой активности самцов. Это подтверждается и характером динамики абсолютного веса семенника у самцов из опыта.

По данным первого отлова самцы и самки с опытной линии имели бóльшие индексы бурой жировой ткани и подкожного жира по сравнению с контролем. В дальнейшем до второго отлова у самцов масштаб этого различия сохранялся, а у самок значительно возрастал за счет увеличения жировых запасов полевок из опыта. Затем, в связи с подготовкой к размножению, относительный вес бурой жировой ткани и подкожного жира уменьшался в опыте и контроле. В мае (по причине начала массового размножения полевок) величина этих показателей сравнивается у животных из опыта и контроля.

Обобщая все вышеизложенное, можно заключить, что наименьшее воздействие кормовой фактор оказывает на величину и характер динамики индексов почки и сердца. В то же время

органы, так или иначе связанные с репродуктивной функцией (надпочечник, семенник) чутко реагируют на этот фактор. Сравнительный анализ данных по динамике относительного веса органов второй группы у животных из опыта и контроля показал, что влияние избыточного количества доступного корма (на фоне увеличения жировых запасов рыжих полевок) выражается в удлинении периода половой активности самцов, вызывает более раннее начало подготовки к размножению самок из опыта.

ЛИТЕРАТУРА

1. Оленев В. Г. Сезонные изменения морфофизиологических признаков у грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УФАН СССР, 1964.

2. Оленев Г. В., Гуляева И. П. Особенности динамики численности, структуры, биохимических и морфофизиологических признаков в популяции рыжей полевки при изменении условий существования.— В кн.: Тезисы 5 Всесоюзной конференции по экологической физиологии, биохимии и морфологии. Фрунзе, 1977, с. 140—142.

3. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 386 с.

4. Яскин В. А., Лобанова Н. А. Сезонные изменения веса головного мозга и основных морфофизиологических показателей у рыжей полевки.— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 33—48.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

Л. М. СЮЗЮМОВА, Н. Л. ИВАНОВА, С. И. ГРЕБЕННИКОВА

РОЛЬ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК И ПЛОТНОСТИ ИХ ПОСЕЛЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИ СВОЕОБРАЗНЫХ ГРУПП СЕГОЛЕТОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Изучение структурных особенностей популяций обычно связано с развитием проблем регуляции численности животных и их адаптации к изменяющимся условиям среды. Признано, что отдельные локальные группы животных, составляющие популяцию, обладают морфофизиологическим своеобразием [14, 15, 24, 25], физиологические и экологические механизмы формирования которого раскрыты недостаточно. При достаточно жестко закрепленной генетической программе развития конкретного вида в реализации ее определяющее значение имеют экологические факторы, условия среды, которые накладывают характерный отпечаток на проявление особенностей канализированного во времени хода формирования и функционирования отдельных систем организма в онтогенезе [8, 22]. Так, скорость роста животных в разных условиях определяет некоторые групповые и даже подвидовые особенности (интерьерные и экстерьерные), среди которых есть и относительно стабильные признаки (краниологические), обычно используемые в таксономии [25, 27, 28]. В конечном счете «пригнанность» систем организма, морфобиологический тип и морфофизиологическое своеобразие хорологических групп популяции определяются направлением отбора в конкретных условиях. При всей комплексности воздействия основных экологических факторов — кормовых, метеорологических, популяционных — уровень их колебаний в целом и каждого в отдельности может быть в разные годы, сезоны, в разных биотопах и пр. весьма значительным. Понятно, что сохранение и проявление физиологического своеобразия в реагировании отдельных группировок популяции на эти колебания осуществляется сложными механизмами, обеспечивающими гомеостаз и устойчивость группы. Изучение этих механизмов требует специального экологического подхода с включением исследований в природе и эксперименте.

Роль корма как одного из основных экологических факторов, участвующих в формировании групповой морфофизиологической специфичности, практически не изучена. Обширные материалы по анатомо-морфологическим и функциональным адаптациям к типам питания рассматриваются, главным образом, в филогенетическом плане. На уровне вида и внутривидовых групп А. Д. Слоним [14, 15] выделяет видовые, популяционные и индивидуальные физиологические адаптации и указывает, что они изучены слабо. Роль кормового фактора в популяционной экологии оценивают по параметрам численности, плотности и репродуктивности популяции в целом, не затрагивая обычно структурных ее особенностей [7]. Межгрупповые внутрипопуляционные особенности, если их рассматривать как результат адаптивных изменений, должны оцениваться с учетом времени и сроков действия экологического фактора, в частности, состава кормов, типа и продолжительности питания. Экологический анализ показывает, что наибольшее влияние условия среды оказывают в первый период постнатального развития животных [25], например, у мелких грызунов — в первый месяц их жизни. Резумеется, что влияние корма осуществляется в ходе всего онтогенеза, а адаптивные изменения должны закрепляться и формироваться в онтогенезе ряда поколений [15]. Поэтому при изучении индивидуальных и групповых адаптаций к составу пищи, наряду с комплексом морфофизиологических параметров оценки состояния организма, необходимы исследования особенностей роста и развития животных.

Не менее важен в методическом отношении подбор условий проведения исследований. По существу, требуется определить вариабельность одного фактора — разного корма, при постоянстве условий фона. В идеале это возможно только в эксперименте. В природе условия каждого года, сезона, биотопа не воспроизводимы во времени.

Наиболее удобными объектами для изучения межгрупповой внутрипопуляционной изменчивости и оценки роли отдельных экологических факторов в ее проявлении следует считать личинок амфибий. Именно у них в условиях разной плотности и концентрации продуктов жизнедеятельности — метаболитов формируются морфофизиологически своеобразные группы [26, 29, 30], которые могут служить моделью при создании аналогов со строго контролируемым числом варьирующих факторов. Например, реакция групп из одной и разных плотностей — загущенных и разреженных — на один и разный тип корма.

Упрощается и оценка физиологического эффекта кормов, поскольку морфофизиологические и физиологические особенности сеголеток и личинок в разных условиях плотности довольно глубоко изучены с учетом возрастной динамики. Раскрыты важные межгрупповые особенности окислительного метаболизма [5] и некоторые стороны функционирования и морфологии отдельных

систем организма — нервной, крови, скелета и др. Подробно рассмотрена роль популяционных механизмов в формировании групповых морфофизиологических особенностей личинок и сеголеток амфибий [16, 17].

В связи с этим изучение реакции головастиков на один из экологических факторов — корм — в сравнении между группами может дать более глубокую оценку адаптации отдельных систем и организма в целом к варьирующим экологическим условиям.

Всеядность личинок позволяет изменять набор кормов, не вызывая физиологических несоответствий. Наблюдая их, можно следить за изменениями в ходе онтогенеза провизорных и постоянных органов, функциональными замещениями жаберного на легочное дыхание, метаболизмом от аммониотелии к уротелии, от печеночного к костномозговому кроветворению и др.

В этом же плане принципиально важны новые данные по экологии амфибий, доказывающие, что факторы, контролирующие одну из стадий жизненного цикла, регулируют и популяцию в целом [39]. Можно ожидать, что морфофизиологические изменения, вызванные условиями питания личинок, будут влиять на дальнейший ход онтогенеза сеголеток и на популяционный процесс в целом. Таким образом, изучение роли кормового фактора в межгрупповой дифференциации представляет интерес как для разработки общих проблем популяционной экологии, так и для познания специальных вопросов биологии амфибий — факторов контроля роста и развития, популяционной структуры и приспособительных механизмов к условиям существования. Обеспеченность кормом и его качество в личиночный период оказывают существенное влияние на рост и развитие организма. Практически все материалы по этому разделу экологии получены на личинках, подверженных комплексным воздействиям факторов среды в природе и эксперименте [32, 33, 35, 38—40]. Они показывают, что обилие пищи — столь же важный фактор, влияющий на скорость роста, как и температура. Все это подтверждает необходимость постановки экологических экспериментов по определению влияния кормового фактора на рост и развитие личинок амфибий, формирование групповых особенностей сеголеток из загущенных и разреженных групп.

Материал и методика

В экспериментах использованы личинки остромордой лягушки, полученные из икры, взятой на водоемах Свердловской области. В лаборатории икру инкубировали в 10-литровых кристаллизаторах при температуре 18—20 °С. На 20-й стадии [21] личинок рассадили в аквариумы, создав разную плотность поселений: нормальную — одна личинка на литр воды и повышенную — десять личинок в том же объеме воды (водопроводной, отстоенной двое суток).

При постановке опытов по эффективности разных кормов руководствовались материалами, полученными ранее [20]. Поскольку было установлено, что головастики могут использовать стандартный белково-минеральный гранулированный корм, применяемый в рыбном хозяйстве, он был взят для оценки влияния больших количеств протеинового компонента (40 %) на рост и развитие личинок. В соответствующих условиях эксперимента (количество корма, температура, плотность личинок) вода в аквариумах как правило не прорастала микрофлорой. По сравнению с другими видами белковой подкормки, например органами животных [29], выбранный корм имеет преимущества при постановке экспериментов и приближает условия к оптимальным для качественного учета его составных компонентов. Растительный корм был представлен вареными листьями одуванчика (1,8—2,2 % протеина).

Эксперименты ставились в трех, по типу кормов, вариантах, на сформированных группах головастиков, развитие которых проходило в условиях нормальной и повышенной плотности (шесть, с повторностями 12 опытов). Корм личинки начали получать через пять дней после рассаживания.

В первом варианте животных содержали исключительно на растительной диете. Во втором — они получали смешанный растительный и белково-минеральный корм. В третьем варианте — животных кормили исключительно белково-минеральным кормом. Во всех вариантах корм животным давали ad libitum, учитывая его количество путем взвешивания.

Для соблюдения принципа аналогов в подборе и содержании животных во всех опытах были взяты головастики одной кладки. Они развивались в естественном фотопериоде при колебании температуры воды от 18—20 °С. Воду в аквариумы добавляли по мере ее испарения. В ходе экспериментов определяли концентрацию ионов NH_4^+ и pH среды [1].

За изменениями роста следили по увеличению веса тела. Личинок один раз в неделю взвешивали. Удельную скорость роста рассчитывали по формуле $C = \lg W_1 - \lg W_0/0{,}4343\ x(t_1 - t_0)$.

По известной методике учитывали морфофизиологические изменения в ходе роста и развития личинок и у выходящих сеголеток [28]. Кроме органометрии проводили гематологические исследования. Они позволили определить некоторые особенности физиологии сеголеток по такой чувствительной к воздействию факторов среды системе, как система крови. Морфологический состав периферической крови по лейкоцитарному профилю учитывали и в эритрограмме с оценкой степени вызревания клеток эритроидного ряда. Расчет проводили по числу

[1] Ионы NH_4^+ определяла З. Л. Степанова, авторы выражают ей искреннюю благодарность.

Таблица 1

Рост личинок остромордой лягушки в различных условиях опыта

Дата измерения	Вес тела, мг			
	Норма (n—32)	C_v	Повышенная плотность (n—100)	C_v
	Растительный корм			
6.05	62,28±2,18	19,74	55,17±1,99	19,75
11.05	128,39±3,82	16,54	74,03±3,50	25,83
20.05	231,72±10,52	25,67	125,37±7,72	33,72
27.05	324,39±8,48	14,29	162,37±8,93	30,11
	Растительный+белково-минеральный			
6.05	67,47±1,65	13,79	47,83±2,52	28,93
11.05	126,52±6,86	30,19	87,50±4,02	25,13
20.05	445,44±24,54	29,61	180,27±13,33	40,49
27.05	620,47±25,67	23,12	265,23±15,94	32,91
	Белково-минеральный			
6.05	60,84±2,04	19,01	38,5±2,38	33,89
11.05	131,58±6,61	27,96	71,57±1,80	13,74
20.05	246,94±9,34	21,39	106,50±6,08	31,24
27.05	316,31±8,44	18,04	170,80±11,38	36,48

Таблица 2

Морфофизиологические показатели сеголеток после метаморфоза

Показатель	Нормальная плотность	C_v	Повышенная плотность	C_v
	Растительный корм (n — 7)			
Вес тела, мг	167,29±12,20	19,28	88,93±4,04	19,40
Длина тела, мм . . .	12,31±0,23	4,95	9,74±0,16	7,18
Индекс печени, ‰ . .	50,04±2,39	12,60	62,23±3,89	26,51
Индекс кишечника, %	103,85±4,38	11,16	96,31±2,51	11,41
Период личиночного развития, дни . . .	42,4±0,77		46,18±1,49	
	Растительный+белково-минеральный (n — 27)			
Вес тела, мг	286,44±7,58	13,75	137,99±3,81	15,60
Длина тела, мм . . .	14,17±0,16	5,85	11,3±0,11	5,39
Индекс печени, ‰ . .	50,05±1,77	18,40	49,21±1,23	14,14
Индекс кишечника, %	101,09±1,80	9,24	99,49±2,0	11,37
Период личиночного развития, дни . .	35,77±0,48		39,44±0,38	
	Белково-минеральный (n — 23)			
Вес тела, мг	139,43±4,71	16,18	107,45±9,53	48,55
Длина тела, мм . . .	13,32±0,15	5,55	10,06±0,19	9,04
Индекс печени, ‰ . .	39,6±2,06	24,94	55,12±2,39	20,31
Индекс кишечника, %	95,22±6,52	32,86	103,98±2,73	12,32
Период личиночного развития, дни . . .	38,6±0,73		47,05±1,11	

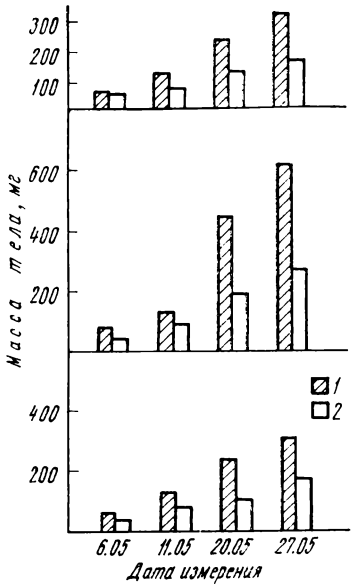
встреченных эритроидных форм на 200 лейкоцитов мазка крови. Для исследования были взяты сеголетки сразу после окончания метаморфоза.

Результаты и их обсуждение

Успешность развития личинок амфибий, как показано на разных видах, зависит от присутствия в кормах элементов растительного и животного происхождения, определенного соотношения необходимых питательных элементов — белков и углеводов [40]. Установлено, что добавление в корм мяса моллюсков и др. животных увеличивает вес головастиков на 60 % [35]. В природных условиях животный корм имеет существенное значение в выживании личинок многих видов, что подчеркивает возможность перехода головастиков в отдельных случаях исключительно на белковое питание. В обычных условиях, например у личинок озерной лягушки, животный корм может составлять до 28,4 % от общего количества потребленных кормов [1].

В предыдущих работах нами было показано, что состав кормов оказывает существенное влияние на скорость роста и развития личинок остромордой лягушки. В условиях оптимальной плотности личинки, содержащиеся на смешанном корме (вареный одуванчик+белково-минеральный комбикорм), имели очень высокую удельную скорость роста, сокращенный период развития, большие энергетические резервы, обеспечивающие метаморфоз. И наоборот, обедненные, однообразные рационы не вызывали нарушений в развитии личинок, обеспечивая их рост и завершение метаморфоза в удовлетворительном физиологическом состоянии [4, 20].

Сравнительные исследования на головастиках, развивающихся при разных плотностях, дали сведения не только о формировании межгрупповых особенностей у личинок и сеголеток остромордой лягушки, но и позволили определить реакцию их на разные типы питания. Результаты показали вполне закономерное угнетение скорости роста и развития закончивших метаморфоз животных во всех вариантах опытов в группе повышенной плотности (рисунок, табл. 1 и 2). Различия между группами разной плотности в размерах головастиков уже в первую неделю активного питания устанавливались четко. При всех типах кормления в повышенной плотности головастики весили меньше, чем в аналогичных вариантах кормления в нормальной плотности (см. табл. 1). Однако, независимо от плотности, большее нарастание веса тела было у головастиков, растущих на смешанном корме. В повышенной плотности на белковом корме головастики были сильно заторможены уже в первую неделю роста. От животных других вариантов кормления их отличали мелкие размеры и низкий вес. Характерно, что именно среди них отмечена и большая индивидуальная вариабельность. Но уже на исходе второй не-



Рост личинок остромордой лягушки в разных условиях опыта.

1—2 — плотность: *1* — нормальная, *2* — повышенная.

Сверху вниз: растительный, смешанный, белково-минеральный корма.

дели вес личинок этой группы достигал веса личинок, содержащихся на растительном корме. В это время вырывались вперед по весовым показателям головастики, получающие смешанное питание. Очевидно, в этот период происходили адаптивные функциональные изменения пищеварительной системы, вызванные составом и качеством корма. Кроме того, этот период совпадает с большими физиологическими и морфогенетическими перестройками в организме развивающегося головастика — утратой возможностей к репаративной регенерации, переходом от аммонио- к уротелии и пр. Характерно, что данные особенности отмечены в группах животных из популяции повышенной плотности; при нормальной — различий между вариантами по весу животных первых недель роста на разных кормах не было. На смешанном корме они выходят вперед по весу только на третьей неделе. Возможно, в этом состоит особенность реакции амфибий на плотность. Если при выращивании карпов однообразное кормление вполне возможно в условиях невысокой плотности и высокосбалансированные кормовые смеси необходимы при больших плотностях посадок [2], то головастики, выращенные на полноценных смешанных кормах, крупнее при любой плотности, хотя относительная выравненность реакции на корм у личинок первых двух недель роста, вероятно, совпадает с реакцией на корм рыб при низкой плотности.

Обращает на себя внимание совпадение веса головастиков последних водных стадий и завершивших метаморфоз сеголеток из популяций повышенной плотности в вариантах с растительным и белковым кормом. Эти данные хорошо соответствуют выводам С. С. Шварца и О. А. Пястоловой [29] о том, что белковый корм не влияет существенно на скорость роста головастиков остромордой лягушки. Однако получавшие белково-минеральный комбикорм завершившие метаморфоз сеголетки несколько длиннее, чем выращенные на растительном корме.

Воздействие качества корма прослеживается и на фоне закономерной для повышенной плотности ингибиции развития. Так, на смешанной диете и на растительном корме период раз-

вития головастиков, в сравнении с животными из нормальной плотности, затягивается в среднем на 4 дня, а на белковом — еще больше. Примечательно, что скорости развития животных на смешанном корме и головастиков, растущих на белковом, в условиях нормальной плотности совпали. Следовательно, развитие головастиков при повышенной плотности на обеих обедненных диетах более замедленное (см. табл. 1).

Значимы межгрупповые различия головастиков на разных типах корма по морфофизиологическим интерьерным признакам. В качестве показателей были взяты относительный вес печени и относительная длина кишечника. У животных, воспитанных на смешанном или растительном кормах, морфометрические показатели по всем значениям (относительным и абсолютным) близки или совпадают со значениями, характерными для сеголеток, вышедших из разных условий плотности, сразу после окончания метаморфоза [3, 9, 29] (табл. 2).

Относительные размеры печени и кишечника у сеголеток, выращенных на белково-минеральном корме значительно ниже. Об изменчивости индекса печени известно [29], что с увеличением плотности экспериментальных колоний вес печени по отношению к весу тела животных возрастает. Следствие повышенной плотности и растительного корма — высокий индекс печени у сеголеток. Во всех вариантах опытов в повышенной плотности у головастиков, развивающихся на разных типах кормления, выражена морфофизиологическая реакция пищеварительной системы. Своеобразие реакции на корм животных можно проследить и при межгрупповом анализе. Так, при сравнении практически не различающихся по весу сеголеток, выращенных в условиях «нормы» на белково-минеральном корме и на смешанном корме при повышенной плотности, видно, что по относительным размерам печени различия между ними больше. Они вполне достоверны статистически. Печень животных из «плотных» поселений крупнее (см. табл. 2). Печень сеголеток «белкового» варианта из повышенной плотности несколько увеличена по сравнению с небольшими ее размерами у животных аналогичного варианта нормальной плотности. К оценке данной реакции можно подходить с разных позиций. Это может быть результатом закономерного увеличения веса органа на повышенную плотность и особенностью белкового метаболизма, а, в конечном счете, показателем более экономного расхода энергетических резервов во время метаморфоза. Однако очень высокая вариабельность в этом варианте размерно-весового состава животных и индекса их печени, выраженная ингибиция роста водной стадии в течение первых недель развития (см. табл. 1) не исключают возможного токсического действия продуктов белкового метаболизма (накопления аммонийного азота в среде или продуктов промежуточного метаболизма азотистых веществ в организме), результатом чего и является некоторое увеличение

Таблица 3

Клеточный состав крови сеголеток остромордой лягушки при разных типах кормления в личиночный период

Форма клеток	Вариант по типу корма					
	1		2		3	
Лейкоциты						
Нейтрофилы	21,43+1,09	1,50*	10,70±0,44	2,42*	9,65+0,47	3,30*
	19,75±0,70	3,10	14,08±0,55	2,56	14,97±0,59	1,81
Эозинофилы	3,71±0,50	2,72	2,20±0,23	4,63	1,55±0,20	4,74
	3,19±0,31	4,70	1,98±0,22	5,03	2,42±0,26	4,76
Базофилы	5,36±0,60		3,65±0,30		2,60±0,25	
	4,50±0,37		3,25±0,28		6,47±0,40	
Лимфоциты	64,79±1,28		80,58±0,62		84,08±0,58	
	63,34±0,85		77,03±0,66		64,86±0,80	
Моноциты	4,71±0,57		2,88±0,26		2,12±0,23	
	9,22±0,51		3,68±0,20		11,28±0,53	
Эритроидные предшественники						
I — II	1,71		4,19		1,02	
	0,22		1,48		0,33	
III	2,71		15,78		4,15	
	0,97		6,08		2,39	
IV	18,56		20,88		16,42	
	19,56		15,73		9,58	
Всего созревающих эритроцитов	23,00±1,12		40,83±0,78		21,60±0,65	
	20,75±0,72		23,28±0,67		12,31±0,55	

* — индекс созревания.

Примечание. 1—3 — типы корма: 1 — растительный, 2 — растительный + белково-минеральный, 3 — белково-минеральный.

В числителе данные, полученные при нормальной плотности, в знаменателе — повышенной.

I — эритробласты, II — пронормобласты, III — базофильные нормобласты, IV — полихроматофильные нормобласты.

печени как основного регулятора потребностей органов и тканей в аминокислотах и биосинтезе белка. Решение этих вопросов связано со специальными исследованиями. Определенные данные представляют гематологические показатели. Они отражают физиологическое состояние развивающегося, растущего организма, выраженность его защитных механизмов и адаптивных возможностей.

Некоторые особенности кровотворения у личинок и сеголеток первых дней жизни после метаморфоза в зависимости от

условий плотности отмечены в ранних работах [19]. Настоящие материалы показали, что различия в типе кормов у животных не вызывали существенных изменений состава и морфологии клеток крови. Во всех группах состояние крови у животных было вполне удовлетворительным (табл. 3). Отмеченная нами ранее большая активность миэлопоэза у животных из нормальной плотности, была получена при питании головастиков растительным кормом. На этом типе кормов также прослеживается некоторое преобладание нейтрофилов у животных из нормальной плотности. Однако на смешанном и белковом корме соотношение иное — нейтрофилов больше у сеголеток из повышенной плотности. Отлична и реакция на корм у животных из нормальной плотности. На растительной диете у них в два раза больше нейтрофилов, чем на белковой и на смешанной. Большее число макрофагов, отмеченное ранее у головастиков из колоний высокой плотности, прослеживается и по количеству моноцитов у сеголеток той же плотности, выращенных на растительном (как и следовало ожидать) и, особенно, на белково-минеральном корме. Увеличение в периферической крови клеток этого типа, возможно, связано с активностью процессов резорбции, регрессивными изменениями провизорных тканей, токсикозом, мобилизацией защитных механизмов, сохранением постоянства внутренней среды и прочими явлениями, которые обеспечиваются функционированием макрофагов и клеток нейтрофильного типа [6, 23]. Лейкоцитарный профиль животных из вариантов смешанного типа кормления не имеет столь выраженных межгрупповых отличий. Это возможно, указывает на то, что у животных из повышенной плотности, воспитанных на смешанном корме, структурные и цитологические изменения, связанные с метаморфозом, в основном завершились. Кровь имеет спокойный клеточный профиль, характерный для наземного периода развития амфибий.

Активность эритроидного кроветворения отражает состояние окислительного метаболизма, интенсивность физиологических процессов основных систем организма, включая и пищеварение. Связь между типом кормления (растительного или животного происхождения) и некоторыми параметрами красной крови показана в ряде работ [11, 35, 36 и др.]. Определенные сдвиги эритропоэза отмечены у головастиков, развитие которых проходило в условиях повышенной плотности, и сеголеток сразу после метаморфоза. Они состояли в активации кроветворной функции, а также увеличении (хотя и незначительном) числа клеток эритроидных предшественников в периферической крови [18, 19]. Весьма лабильна функция системы эритрона на разный тип корма. На типовом растительном корме содержание в крови созревающих эритроидных форм между группами сеголеток в зависимости от личиночной плотности различается слабо (табл. 3). Оно находится в пределах физиологической нормы.

Межгрупповые особенности эритропоэза проявились на белковом и смешанном типах корма. В обоих вариантах опыта содержание эритроидных предшественников у группы животных из повышенной плотности почти в два раза ниже, чем у животных из нормальной плотности, хотя и не выходит за пределы нормы.

Явные различия в реакции животных отмечались на разных типах кормления: у животных из нормальной плотности — на смешанном корме — содержание незрелых клеток эритроидного ряда почти вдвое выше, чем на растительном или белковом. Животные в последних двух вариантах по числу клеток этого типа практически не разделяются. В повышенной плотности эритропоэз активнее у животных при смешанном типе кормления и заметно слабее при белковом питании. Таким образом, корм оказывает определенное влияние на клеточный состав крови остромордой лягушки.

Обсуждая реакцию животных по морфофизиологическим признакам в целом, нужно остановиться на ранее отмеченных между группами и конкретными вариантами особенностях гематологических показателей и органометрии. Это даст более полную оценку физиологического состояния животных из разных вариантов сочетанного воздействия условий плотности и типа корма.

При таком подходе становится вполне очевидным, что на полноценном смешанном растительно-белково-минеральном корме животные обеих групп плотности имеют более высокие морфофизиологические показатели. Даже при совпадающих значениях по индексу печени, а в группе повышенной плотности и несколько меньших ее относительных размерах, повышенные показатели эритропоэза и соотношение клеток в лейкоцитарной формуле доказывают физиологические преимущества роста и развития личинок на полноценном смешанном корме. В то же время явно сниженный индекс печени у животных «белкового» варианта в группе нормальной плотности не дает оснований говорить о физиологическом угнетении. Гематологические показатели у них свидетельствуют об активном эритропоэзе и завершении формирования дефинитивного лейкопоэза.

Высокий индекс печени у животных того же варианта, но в группе повышенной плотности сопровождается более слабым эритропоэзом,— в основном, замедлением процесса вызревания гемоглобина, что обнаруживается у них в сравнении с эритрограммой животных других вариантов опыта по сниженному количеству полихроматофильных нормобластов (см. табл. 3). В лейкоцитарной формуле у животных этого варианта явно увеличено число моноцитарных клеток, в целом профиль сохраняет еще личиночные черты — число лимфоцитов снижено. Эти признаки в совокупности с самым удлиненным средним водным периодом и низкими размерно-весовыми показателями, возможно указывают на определенное угнетение физиологического состоя-

ния сеголеток, личиночное развитие которых проходило на обедненном белково-минеральном корме.

В заключение, обсуждая результаты исследований, в первую очередь следует подчеркнуть, что межгрупповые особенности сеголеток, сохранились во всех вариантах опыта. При относительно однородных внешних условиях среды и минимальных генетических различиях (животные — сибсы) морфофизиологическое своеобразие групп, как доказали эти материалы, связано исключительно с эффектом плотности и его производными — метаболитами — регуляторами роста, развития и пр. Состав и качество пищи не отразились существенно на эффекте плотности в его общих закономерных проявлениях. В этом отношении настоящие материалы согласуются с известными положениями о роли популяционных механизмов в развитии личинок амфибий [28, 29], а также о факторах их элиминации [13]. С этим вполне созвучно положение Вильбура [41] о том, что плотность оказывает на головастиков иное влияние, чем ограничение в пище. Второй вывод этой работы состоит в том, что физиологические группы могут отличаться разной чувствительностью и адаптивными возможностями к одинаковым типам кормов. Например, отмечены различия в чувствительности групп к белковой нагрузке, в проявлении морфофункциональных адаптивных изменений со стороны пищеварительной системы и крови на одностороннее и полноценное питание. Важно, что на разных типах питания прослежена реакция систем и органов с разным сроком функционального созревания. Так, относительная выравненность индекса длины кишечника, претерпевающего глубокую перестройку в ходе личиночного развития и метаморфоза, к его окончанию может сглаживаться и не проявляться [12] у сеголеток, которые в личиночный период развивались на разных типах кормов. Печень проходит метаболическую реорганизацию, напротив, без клеточного размножения или дегенерации [31], поэтому изменения в этом органе в личиночный период более стойкие и глубже влияют на последующий онтогенез. Среди гематологических признаков — перед метаморфозом и во время его происходит образование дефинитивных эритроцитов и разрушение личиночных, к окончанию метаморфоза эта замена завершается [34, 37].

Таким образом, адаптивная перестройка пищеварительной системы и организма в целом на разные типы питания сопровождается комплексом морфофизиологических изменений, затрагивающих временные и стойкие преобразования в организме. Представляется, что кормовой фактор оказывает более дифференцированное воздействие на морфогенез отдельных систем, чем плотность. В пределах популяции реакция разных физиологических групп поэтому может широко варьировать на качественные изменения в корме. Экологическое следствие этого — высокое физиологическое разнообразие животных даже в преде-

лах относительно однородных внутрипопуляционных групп — важное условие их адаптации и устойчивости в популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белова З. В. О кормах головастиков озерной лягушки в дельте Волги.— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 8, с. 1188—1192.

2. Дорохов С. М., Пахомов С. П., Поляков Г. Д. Прудовое рыбоводство. М.: Высш. школа, 1975. 312 с.

3. Иванова Н. Л. Морфологические особенности сеголеток некоторых видов земноводных, выращенных в условиях различной групповой плотности.— В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 76—84.

4. Иванова Н. Л., Сюзюмова Л. М. Зависимость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки от качества корма.— В кн.: Материалы 4 Всесоюзного совещания «Вид и его продуктивность в ареале». Свердловск, 1984, с. 19—20.

5. Ковальчук Л. А. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura*, Amphibia).— В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978, с. 72—85.

6. Корнеева Е. А., Шекоян В. А. Регуляция защитных функций организма. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1982. 138 с.

7. Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1984. 248 с.

8. Паавер К. Л. Проблемы развития теоретической морфологии.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М., 1979, с. 34—38.

9. Пястолова О. А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* (Nilss) на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток.— Экология, 1976, № 3, с. 59—63.

10. Рункова Г. Г., Степанова З. Л., Ковальчук Л. А. Органоспецифичность в действии метаболитов личинок земноводных на их эндогенный метаболизм в условиях повышенной плотности популяции. Роль белка в регулирующем влиянии метаболитов.—Докл. АН СССР, 1974, т. 217, № 3, с. 709—711.

11. Русакявичус А. А. Результаты выращивания сеголеток реципрокных гибридов радужной форели и стальноголового лосося на гранулированных кормах, разработанных в БалТНИИИХе.— В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань, 1979, т. 1, с. 198—200.

12. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Берлин, 1921.

13. Северцов А. С., Сурова Г. С. Гибель личинок травяной лягушки *Rana temporaria* и факторы, ее определяющие.— Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 3, с. 393—403.

14. Слоним А. Д. О физиологических механизмах природных адаптаций животных и человека. М.; Л.: Наука, 1964. 64 с.

15. Слоним А. Д. Учение о физиологических адаптациях.— В кн.: Экологическая физиология животных. Л., 1979, ч. 1, с. 79—173.

16. Сюзюмова Л. М. К вопросу о роли популяционных механизмов в формировании групповых особенностей у амфибий.— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 75—87.

17. Сюзюмова Л. М. О влиянии популяционных механизмов регуляции роста и развития на регенерацию конечностей у личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss).— В кн.: Вопросы внутрипопуляционной изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск, 1982, с. 56—65.

18. Сюзюмова Л. М., Любашевский Н. М., Иванова Н. Л., Гребенникова С. И. Влияние условий развития личинок амфибий на формирование скелета и особенности кроветворения.— Экология, 1977, № 2, с. 63—71.

19. Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И. Особенности эритропоэза личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития,—

В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978, с. 32—47.

20. Союзюмова Л. М., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок остромордой лягушки при разных типах питания.— В кн.: Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984, с. 18—26.

21. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 345 с.

22. Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции.— В кн.: На пути к теоретической биологии. М.: Мир, с. 11—33.

23. Учитель И. Я. Макрофаги и иммунитет. М.: Медицина, 1978. 148 с.

24. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 261 с.

25. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск. 1969. 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; вып. 65).

26. Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972, № 6, с. 822—835.

27. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

28. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 386 с.

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

30. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976.

31. Blatt L., Kim Ki-Han, Cohen P. The effect of thyroxine on Ribonucleic and synthesis by premetamorphic tadpole liver cell suspensions.— J. of Biol. Chemistry, 1969, vol. 244, N 18, p. 4801—4807.

32. Dutta S., Mohonty-Heimadi P. Breeding and life history of the Indian bull frog Rana tigerina (Daudin). Prakture Utkal Univ.— J. Sci., 1976, vol. 13, N 1—2, p. 51—59.

33. Corse W., Metter D. Economics, adult feeding and lavral growth of Rana katesbeiana on the fish hatchery.— J. Herpetol., 1986, vol. 14, N 3, p. 231—238.

34. Forman L., Just J. Cellular guantitation of hemaglobin transition during natural and thyroid-hormone-induced metamorphosis of the bullfrog, Rana catesbeiana.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1981, vol. 44, N 1, p. 1—2.

35. Michail N., Asandei A. Stimulation of growth in tadpoles by feeding them with smails.— Natur. Wiss., 1961, Bd 48, N 13, S. 406—411.

36. Molnar Gy. Zur Hämatologie der ostasiatischen pflanzenfressender Karpfenarten: geflecter Silberkarpfen Hypophthalmichthys nobilis Richardson, Weißer Silberkarpfen Hypophthalmichthys molitrix Val. und Grackarpfen Cfenopharyngodon idella Val.— Arch. Fischereiwiss., 1969, Bd 20, N 1, S. 98—105.

37. Moss B., Jingraw K. M. Hemoglobin synthesis during amphibian metamorphosis I. Chemical studies on the hemoglobins from the larval and adult stages of Rana catesbeiana.— J. of Molecular biology, 1968, vol. 32. N 3, p. 481—482.

38. Nathan J., James V. The role et Protozoa in the nutrition of tadpoles.— Copeia, 1972, N 4, p. 669—679.

39. Swith D. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (Pseudacris triseriata) on Isle Royale, Michigan.— Ecology, 1983, vol. 64, N 3, p. 501—510.

40. Steinwascher K., Travais Y. Influense of food quality and quantity on early larval growth of two anurans.— Copeia, 1983, N 1, p. 238—242.

41. Wilbur H. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in Bufo americanus.— Ecology, 1977, vol. 58, p. 196—200.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

В. Г. ИЩЕНКО, А. В. ЛЕДЕНЦОВ

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

К настоящему времени можно считать устоявшимся мнение о превалирующей роли абиотических факторов в динамике численности амфибий [2, 7, 19], поскольку комплекс погодных условий определяет изначально или очень высокую или, напротив, очень низкую численность новой генерации. Однако дальнейшую ее судьбу точно определить трудно, так как особи разных возрастов, составляющие генерацию, могут иметь одинаковые размеры тела [11, 14, 16, 17], поэтому предпринимаемые до сих пор попытки определения возраста по размерам тела [5] следует признать заведомо неверными. Второе обстоятельство, препятствующее правильному пониманию динамики численности популяций амфибий и представляющееся нам весьма важным, заключается в том, что большинство данных по этому вопросу получено на основе учетов с помощью ловчих канавок или заборчиков в сочетании с ловчими цилиндрами или без таковых [4, 13]. Но так как активность земноводных сильно скоррелирована с погодными условиями [2], результаты таких учетов могут отражать не столько численность, сколько активность особей изучаемого вида, причем в большинстве случаев определить долю каждой из этих составляющих практически невозможно [3]. По этим причинам изучение возрастной структуры популяций и определение роли внешних факторов в ее динамике возможно только при соблюдении двух условий: при точном определении возраста особи и выборочном обследовании возрастной структуры популяции и при получении надежных данных об абсолютной численности популяции или ее части. Представленная нами работа — результат первой попытки именно такого рода исследования.

Материал и методика

Исследования проведены в Талицком районе Свердловской области в 1980—1985 гг. В периоды размножения этих лет, за

исключением 1981 г., на территории, занимаемой популяцией остромордой лягушки, проводили полный подсчет кладок икры, в результате которого было определено количество ежегодно размножающихся самок, так как одна самка откладывает икру в виде одной порции. Ранее на основе мечения и повторного вылова животных в период размножения было определено, что количество самцов превышает количество самок в 2—2,5 раза [6]. Предполагая, что количество самцов может быть при этом завышено, так как самцы на токах держатся дольше самок, в 1983 году мы провели массовый облов лягушек с помощью ловчих канавок, расположенных в непосредственной близости от основных нерестилищ. Соотношение самцов и самок в период размножения составляло 1 : 1, что совпадает с данными И. М. Панченко [12]. На основе этого соотношения определена абсолютная численность всех размножающихся животных.

В течение всех периодов размножения неизбирательно отлавливали размножающиеся особи, у которых регистрировали пол, длину тела и проводили мечение отрезанием пальцев с зарисовкой формы и расположения пятен на дорзальной части туловища. На основе изучения срезов третьей фаланги четвертого пальца правой задней конечности определяли абсолютный возраст животных. При этом учитывали количество линий склеивания как полных, так и частично резорбированных. Для определения степени резорбции кости измеряли диаметр ее части, ограниченной линией резорбции. Кроме того, у меченых сразу после завершения метаморфоза особей, росших на огороженном участке поймы реки, после первой зимовки определяли диаметр кости, ограниченный линией склеивания первой зимовки. Помимо этого определяли ежегодный относительный прирост кости в толщину [18]. Комплексный анализ срезов позволил сократить ошибки определения возраста, так как сомнительные случаи не рассматривались при анализе данных [11].

Поскольку половозрелые и неполовозрелые особи могут быть биотопически разобщены, в особенности в период размножения, и к тому же неполовозрелые особи обычными методами нередко не учитываются [10], мы определяли возрастной состав только половозрелых животных. При этом допускалось, что все половозрелые животные обязательно размножаются. О возрастной структуре половозрелой части популяции мы судили на основании наших выборок. Принимая одновременно, что половозрелые особи размножаются до конца жизни, мы составили суждение о минимальном возрасте животных, принимающих участие в размножении (возраст наступления половой зрелости), и максимальной продолжительности жизни остромордой лягушки в обследованной популяции.

Настоящая работа основана на определении возраста 1397 особей (799 — самцов, 598 — самок), отловленных в 1980—1984 гг. Возрастной состав лягушек весной 1985 г. оценен на

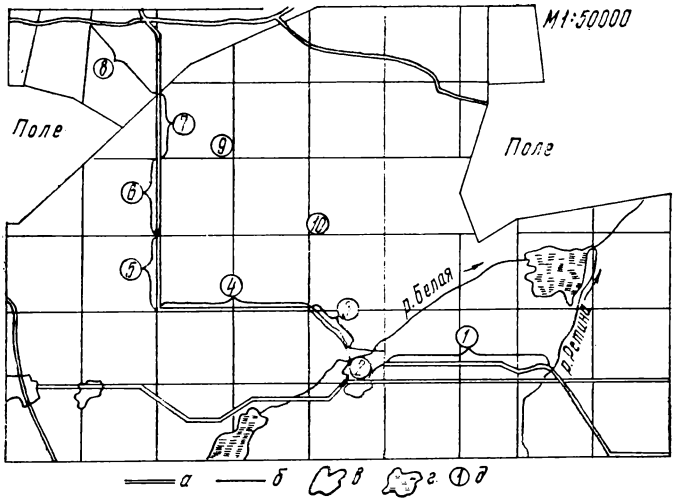


Рис. 1. Карта-схема территории, занимаемой популяцией остромордой лягушки.

Условные обозначения: *а* — дороги, *б* — просеки, *в* — населенные пункты, *г* — болота, *д* — номера участков.

основе обследования выборки в 25 особей, в силу чего результаты, характеризующие этот сезон, можно считать предварительными. На основе возрастного состава выборок и данных об абсолютной численности размножающихся особей были рассчитаны абсолютные численности отдельных возрастных групп и, таким образом, определена динамика возрастного состава популяции за ряд лет.

Результаты и их обсуждение

В предыдущих исследованиях [6, 7, 9] мы отмечали, что обследованная нами популяция в значительной мере пространственно структурирована. В настоящей работе мы сочли необходимым привести схему территории, оккупируемой популяцией (рис. 1). Большинство водоемов, используемых остромордыми лягушками для икрометания, расположено вдоль лесных дорог (участки 1, 3—8). Небольшое количество водоемов приходится на участок 2, представляющий собой территорию бывшего поселка, на которой расположено несколько водоемов антропогенного происхождения и пойма реки, используемая лягушками. Участок 9 — крупный водоем, в период снеготаяния достигший размеров 100×30 м, никогда не пересыхающий полностью, но усыхающий до размеров 20×5 метров. Участок 10 — заболочен-

ная вырубка, площадь водного зеркала на которой в период икрометания лягушек может достигать 3 га, но в отдельные годы, как например в 1984 г., не превышала 400—500 м². Кроме того, небольшое количество лягушек размножается в незначительных разливах воды внутри лесных массивов (участок 11). Следует подчеркнуть, что во все годы работы на данной территории участок 10 полностью пересыхал до завершения личиночного развития, только в 1980 г., небольшие «краевые» водоемы его продуцировали сеголеток.

Из результатов учетов численности размножающихся животных в популяции видно, что, в противовес первоначально сложившемуся представлению [6], численность размножающихся животных колеблется значительно (табл. 1). В этой связи обращает на себя внимание следующее обстоятельство. Вегетационные сезоны 1979 и 1980 г. характеризовались большим количеством осадков в период с мая по август. Водоемы в эти периоды практически не пересыхали. На основе специальных учетов [7] определено, что количество выходящих на сушу сеголеток из «усредненного» водоема составляет в среднем 3,6 % от числа отложенных в него яиц, т. е. с учетом годичных колебаний средней плодовитости самок в популяции, 35—40 сеголеток на одну самку. Эта величина отражает смертность на личиночных и эмбриональных стадиях развития (в том числе и от пересыхания водоемов) и может являться расчетной при определении численности вновь поступающей генерации. Поэтому возможно, что 1980 и 1979 гг. была высокая изначальная численность генерации. В 1979 г. не удалось провести абсолютный учет численности на всей территории популяции, но для 1980 г. можно с большей уверенностью утверждать, что подавляющее большинство водоемов характеризовалось максимальной продуктивностью, причем численность сеголеток, продуцируемых участком 9, оценивается нами примерно в 100 тыс. Иная ситуация в популяции складывалась в 1981—1982 гг. Так, в 1981 г. в течение периода икрометания отмечался относительно низкий уровень воды в водоемах, но выпавший в середине мая снеговой покров мощностью до 30 см предотвратил усыхание водоемов на ранних этапах личиночного развития. В дальнейшем, в течение июня и июля, максимальные дневные температуры не опускались ниже 29—30°, и осадки вообще не выпадали, что привело к пересыханию многих водоемов до завершения личинками метаморфоза.

В 1982 г. интенсивное снеготаяние привело к значительному поднятию уровня воды в период икрометания, в результате чего многие лягушки откладывали икру на многочисленных разливах, вне водоемов. Быстрый спад весенних вод привел к массовой гибели икры на эмбриональных стадиях развития, а жаркое и засушливое лето усугубило процесс.

В наиболее общей форме данные ситуации можно охаракте-

Таблица 1

Количество кладок икры в популяции остромордой лягушки в разные годы

Номер участка	Год обследования				
	1980	1982	1983	1984	1985
1	525	354	520	680	671
2	462	205	737	487	476
3	47	71	71	92	33
4	123	373	314	271	334
5	607	664	1048	873	633
6	850	851	1322	1446	1180
7	684	689	934	1904	1637
8	190	50	749	835	402
9	2451	1635	3698	3959	3907
10	521	1472	8431	11477	7931
11	—	150	532	—	777
Всего	6632	6784	18856	22024	17981

Таблица 2

Возрастной состав половозрелых остромордых лягушек в период размножения, %

Год	Пол	*n*	Возраст, колич. зимовок					
			2	3	4	5	6	7
1980	♂♂	202	1,0± 0,70	47,5± 3,51	27,2± 3,14	18,3± 2,71	5,4± 1,72	0,5± 0,50
	♀♀	63	—	41,7± 6,21	33,0± 5,92	19,0± 4,94	6,3± 3,06	—
1981	♂♂	166	1,2± 0,84	27,7± 3,47	36,1± 3,73	25,3± 3,37	9,0± 2,09	0,6± 0,60
	♀♀	73	1,4± 1,38	35,6± 5,60	38,3± 5,69	11,0± 3,66	9,6± 3,45	4,1± 2,32
1982	♂♂	101	4,0± 1,95	75,2± 4,30	7,9± 2,68	9,9± 2,97	3,0± 1,70	—
	♀♀	105	1,0± 0,99	71,4± 4,50	13,3± 3,38	9,5± 2,92	3,8± 1,90	1,0± 0,99
1983	♂♂	121	0,8± 0,81	16,6± 3,38	79,3± 3,68	2,5± 1,42	0,8± 0,81	—
	♀♀	127	—	21,9± 3,67	70,9± 4,02	4,0± 1,74	2,2± 1,30	—
1984	♂♂	209	0,5± 0,49	4,8± 1,48	49,3± 3,46	44,0± 3,43	1,4± 0,81	—
	♀♀	230	0,4± 0,42	4,4± 1,35	40,4 3,23	52,2 3,29	1,7± 0,85	0,9± 0,62

Примечание. В восьмилетнем возрасте встречались самки (0,9±0,84) только в 1983 г.

ризовать так: 1979 и 1980 — годы изначально высокой численности новых генераций, 1981 и 1982 гг.— низкой.

Допуская, что половозрелости остромордая лягушка достигает на третий год жизни [1] можно предположить, что численность популяции увеличивается через несколько лет (табл. 1). Однако последующий подъем численности в 1984 г. заставляет думать, что или для немногочисленной генерации 1981 г. характерна высокая выживаемость (компенсаторная), или для многочисленной генерации 1980 г. характерно сохранение достаточно высокой численности (отсутствие плотностно-зависимой смертности). Решение этого вопроса возможно только при анализе возрастной структуры размножающихся животных в разные годы (табл. 2).

Приведенные результаты позволяют утверждать следующее. В обследованной популяции остромордой лягушки минимальный возраст размножающихся животных — два года (половое созревание достигается у части особей перед второй зимовкой). Относительная доля таких особей достаточно низка, невысок процент и особей старше шести лет, хотя у самок он несколько выше по сравнению с самцами.

Если исходить из представления о монотонном убывании численности одной и той же возрастной группы по мере ее старения [15] и допущения постоянной возрастно-специфической смертности и постоянного равного поступления в популяцию новых генераций, то в популяции ежегодно следует ожидать уменьшения доли каждой последующей возрастной группы по сравнению с предыдущей. Это может реализовываться лишь при изучении возрастной структуры всей популяции — от сеголеток до самых старых особей.

Существующие методы учета численности амфибий (маршрутные, канавками, пробными площадями, мечение с повторным выловом) на больших территориях, по-видимому, не дают точных результатов. Так, использование нами для облова территории канавок с цилиндрами в июле — августе 1983 г. и последующее определение возраста отловленных животных позволило установить, что вблизи нерестилищ обитали преимущественно трех- и четырехлетние животные. Неполовозрелые особи практически не попадали. Очевидно, они обитали на иных участках территории, используемой популяцией.

При изучении роста остромордой лягушки в природных условиях [8] мы специально стремились отловить и пометить как можно большее число неполовозрелых животных. Но если в 1980 г. нам удалось в местах концентрации отловить и пометить около 2300 особей, то весной 1981 г. лишь 1650, а весной 1982 г.— только 465. При этом места концентрации их год от года менялись, и среди меченых неполовозрелых животных большинство в 1980 г. составляли особи, пережившие одну зимовку. В 1981 г. одно- и двухлетние особи были представлены

примерно в равном количестве, а в 1982 г. большинство животных были двухлетними. Эти данные косвенно характеризуют относительно небольшую численность генерации 1981 года рождения, и прежде всего убеждают нас в том, что определение абсолютной численности неполовозрелых животных — задача совершенно самостоятельная, требующая для своего решения больших затрат времени.

Поэтому, когда мы анализируем возрастной состав лишь половозрелых животных, наблюдаемая картина резко отличается от теоретической, так как не учитывается неполовозрелая часть популяции, а также и потому, что в разные годы количество животных, достигающих половой зрелости и приступающих к размножению, в определенном календарном возрасте может быть различно. Например, в 1980 г. около половины размножающихся самцов составили трехлетние особи, различия в частоте трех- и четырехлетних, равно как четырех- и пятилетних особей, статистически достоверны ($P<0{,}01$). При этом распределение разновозрастных особей по территории оказалось неравномерным (рис. 2). Так, на участке 10, на котором в отдельные годы размножалось до 50 % всех половозрелых особей (см. табл. 1), 77,4 % в 1980 г. составляли пяти- и шестилетние животные, тогда как на остальных участках 82,2 % составляли трех- и четырехлетние.

В 1981 г. соотношение возрастных групп несколько изменилось: среди самцов доминировали три возрастные группы — трех-, четырех- и пятилетние животные (различия в их частотах статистически недостоверны), среди самок — две группы — трех- и четырехлетние. Распределение самцов разных возрастов по крупнейшим нерестилищам и в этом году было неравномерным.

В 1982 г. возрастная структура популяции претерпела сильные изменения, особенно в связи с изменением численности популяции. На участке 10 отловить животных в этом году не удалось. На остальных участках доминирующей группой по численности среди самцов и самок оказались трехлетние животные, т. е. особи 1979 года рождения. Особи генерации 1980 г. к этому времени в большинстве своем еще не достигли половой зрелости. Трудно судить о смертности в генерациях 1977 и 1978 г., но неравномерное распределение возрастных групп, по-видимому,— следствие прежде всего изначально высокой численности генерации 1979 г.

Последняя сохранялась среди половозрелых животных и в 1983 г. несмотря на то что в 1980 г. произошло значительное пополнение численности популяции. В данном случае преобладание четырехлетних животных можно объяснить или большой выживаемостью генерации 1979 г. или тем, что не вся генерация 1980 г. достигла к 1983 г. полового созревания. Таким образом, ставится под сомнение достаточно распространенное мне-

Рис. 2. Возрастной состав размножающихся остромордых лягушек (%) в разных нерестилищах в разные годы.

I — весна 1980 г., *II* — весна 1981 г., *III* — весна 1982 г., *а* — самцы, кроме участка 10, *б* — самки, кроме участка 10, *в* — самцы, участок 10.

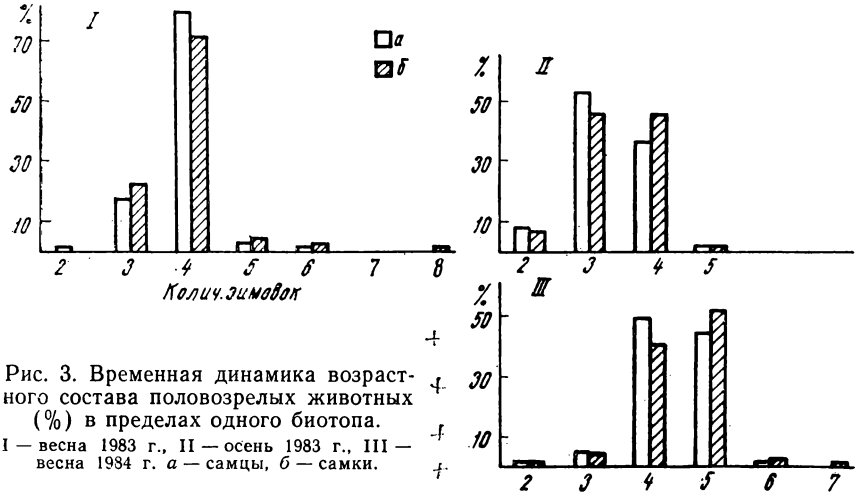


Рис. 3. Временная динамика возрастного состава половозрелых животных (%) в пределах одного биотопа.

I — весна 1983 г., II — осень 1983 г., III — весна 1984 г. *а* — самцы, *б* — самки.

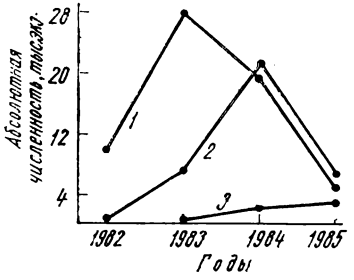


Рис. 4. Изменение абсолютной численности отдельных генераций остромордой лягушки в различные периоды размножения.

1—3 — генерации: *1* — 1979 г., *2* — 1980 г., *3* — 1981 г.

ние о том, что остромордая лягушка достигает половой зрелости на третий год жизни [1]. Свидетельством этому может служить тот факт, что в 1984 г. генерации 1979 и 1980 гг. доминировали среди размножающихся животных и относительная доля их была примерно одинакова (см. табл. 2). Однако более убедительные доказательства позднего созревания дают результаты летне-осенних отловов животных. Как отмечалось выше, со второй половины июля до конца августа 1983 г. был проведен отлов лягушек канавками, расположенными близ основных нерестилищ (участки 9 и 10). При этом было предположено, что в конце лета вблизи этих нерестилищ скапливались те особи, которые на следующую весну будут здесь размножаться. Сравнение возрастных составов животных, размножающихся весной 1983 г., животных, готовящихся к спячке осенью этого же года, и особей, размножающихся следующей весной (рис. 3) показывает, что к концу лета доля трехлетних особей вблизи нерестилищ резко возрастает. Естественно предположить, что весной 1983 г. большая часть этой генерации еще не достигла половой зрелости и обитала в иных участках территории популяции. В течение лета половые продукты созрели, и готовые к размножению животные перекочевали ближе к нерестилищам. Поражает почти идеальное совпадение возрастной структуры животных, расположенных близ нерестилищ осенью 1983 г., и особей, отловленных в тех же местах на размножении весной 1984 г.— это практически одни и те же животные. Более того, приведенные данные позволяют увидеть, что в период зимовки возрастная структура половозрелых животных не претерпевает изменений, т. е. возрастно-специфической смертности в период зимней спячки не наблюдается. Отсутствие данных за другие годы не позволяет нам судить — обычно или нет это явление, хотя сам факт представляет несомненный интерес.

Надежное суждение о времени полового созревания генерации могут дать только данные о численности разных возрастных групп в период размножения. Полученные нами соответствующие расчетные данные сведены в таблице 3. Разумеется, каждая из представленных в таблице величин имеет определенную статистическую ошибку, но в данном случае мы приводим средние значения. Эти результаты позволяют утверждать, что в пределах одной генерации все животные размножаются лишь после четвертой зимовки, т. е. на пятом году жизни. Здесь можно предположить, что генерация полностью созревает раньше, но тогда приходится допускать, что не все половозрелые особи размножаются сразу по достижении половой зрелости. Решить этот вопрос возможно путем массового мечения сеголеток и изучения состояния генеративных органов неразмножающихся двух-, трех-, четырехлетних особей. Это, однако, не входило в задачу данного исследования. Для нас важно то обстоятельство, что только путем совместного анализа возрастной струк-

Таблица 3

Численность разных возрастных групп в популяции остромордой лягушки в периоды размножения, особи

Год	Возраст, колич. зимовок						Всего
	2	3	4	5	6	7	
1980	65	3082	1772	1188	350	32	6489
	0	2706	2141	1233	409	0	6489
1982	271	5101	536	672	204	—	6784
	68	4842	902	645	258	68	6784
1983	151	3130	14953	471	151	—	18856
	0	4129	13369	754	434	—	18856
1984	110	1057	10858	9690	304	—	22024
	88	969	8898	11496	375	198	22024
1985	—	3596	2877	5754	5035	819	17981

Примечание. В числителе — численность самцов, в знаменателе — самок. В восьмилетнем возрасте встречались самки (170) только в 1983 г.

туры и абсолютной численности размножающихся животных, возможно установить, в какой мере изменения численности сказываются на изменении возрастной структуры популяции и наоборот, а также в какой мере эти изменения определяются действием внешних факторов. Наглядно приведенные данные отражает рис. 4, хотя выполнен он на основе суммарных данных о численности обоих полов. Из рисунка видно, что судьба разных генераций на одних и тех же этапах их жизни может складываться по-разному. Так численность особей рождения 1979 г. при размножении в пятилетнем возрасте была намного выше численности трехлетних животных, что, естественно, вытекает из позднего созревания генерации. Но численность генерации 1980 г. при размножении в трех- и пятилетном возрасте практически одинакова. Следовательно, смертность разных генераций на одних и тех же этапах их жизни, т. е. животных одного календарного возраста, но проходивших свое развитие и рост в различных условиях (в разные годы), неодинакова.

Простейшие расчеты позволяют установить, что выживаемость генерации 1978 г. при переходе ее от четырех- к пятилетнему возрасту составляет 87,9 % для самцов и 83,6 % для самок. Соответствующие величины для генерации 1979 г. равны 64,8 и 86,0 %, а суммарные для генерации 1980 г.— 29,1 %. Выживаемость при переходе от пяти- к шестилетнему возрасту у генерации 1977 г. равна 22,5 % для самцов и 67,3 % для самок,

у генерации 1978 г.— 65,6 % и 49,7 % соответственно и у генерации 1979 г. (суммарно для обоих полов) — 23,3 %. Эти результаты свидетельствуют о том, что до шестилетнего возраста смертность не определяется исключительно процессами старения, т. е. не является возрастно-специфической, а, вероятно,— результат действия как внешних факторов, так и численности генерации. Однако в случае плотностно-зависимой смертности при переходе, например, из четырех- в пятилетний возраст выживаемость генерации 1978 г. должна быть выше, чем генерации 1979 г., так как их численность разнится почти в 20 раз, а смертность почти одинакова. Следовательно, можно предположить, что смертность в разных возрастных группах определяется в основном внешними факторами, конкретное действие которых может быть различно. В частности, неодинаковые температурные условия отдельных периодов размножения могут приводить к тому, что животные одного календарного возраста будут затрачивать различное количество энергии на размножение и смертность их будет различаться. Независимо от механизма действия внешние факторы могут вызывать разнообразные изменения возрастной структуры популяции на последовательных фазах ее численности.

Заключение

Представленные в настоящей работе результаты обследования возрастной структуры популяции остромордой лягушки вкупе с данными о численности размножающихся животных позволяют сделать следующие выводы:

1. Разовое выборочное обследование возрастного состава популяции даже при наличии надежных методик определения абсолютного возраста особи может дать смещенную или сильно искаженную оценку возрастного состава популяции.

2. Оценка возрастного состава не всей популяции, а ее части, например, только половозрелых животных, без учета биотопического распределения их не может быть признана надежной.

3. Правильное понимание смертности разных возрастных групп может быть достигнуто только при сочетании данных о возрастном составе популяции, полученных выборочно, с данными об абсолютной численности популяции за ряд лет.

4. Внешние факторы определяют не только исходную численность каждой новой генерации, но и дальнейшую ее выживаемость, в том числе выживаемость до предельного возраста.

5. Учитывая, что многие виды земноводных, в особенности бесхвостых, обладают сходной биологией размножения, описанные ситуации можно считать нормальными для большинства видов умеренной зоны, размножение которых приурочено к временным водоемам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Шербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 413 с.

2. Банников А. Г., Денисова М. Н. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 1956. 168 с.

3. Гаранин В. И., Ганеев И. Г., Загидуллин Р. Г. Сезонная динамика численности амфибий.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984, с. 10—11.

4. Гаранин В. И., Ушаков В. А. Некоторые аспекты территориального распределения амфибий в Волжско-Камском заповеднике.— В кн.: Этапы становления прибрежных биоценозов. М., 1978, с. 84—93.

5. Гончаренко А. Е. Основные параметры размножения озерной лягушки в бассейне реки Южный Буг.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984, с. 12—13.

6. Ищенко В. Г. Структура и численность популяции остромордой лягушки в подзоне предлесостепных лесов Зауралья.— В кн.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979, с. 39—46.

7. Ищенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. и ее возможные экологические последствия.— В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 23—49.

8. Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки.— В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 11—21.

9. Ищенко В. Г., Шупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.).— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 49—60.

10. Кутенков А. П., Перехрестова М. В. Размещение и характер использования территории у травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) во внерепродуктивный период.— Зоол. журн., 1985, т. 54, вып. 4, с. 393—400.

11. Леденцов А. В., Ищенко В. Г. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в разных частях ареала.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984, с. 26—27.

12. Панченко И. М. Структура популяций земноводных поймы реки Оки.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л., 1981, с. 100—101.

13. Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1976. 364 с.

14. Смирнова Э. М. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria* L.).— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 10, с. 1529—1534.

15. Шварц С. С., Гурвич Э. Д., Ищенко В. Г., Сосин В. Ф. Функциональное единство популяции.— Журн. общ. биологии, 1972, т. 32, № 1, с. 3—14.

16. Gittins S., Steeds I., Williams R. Population age-structure of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in Mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges.— British J. Herpetol., 1982, vol. 6 N 7, p. 249—252.

17. Hagstrom Torkei. Growth of newts (*Trituris cristatus* and *Triturus vulgaris*) at various ages (Amphibia: Caudata: Salamandridae).—Salamandra, 1980, vol. 16, N 4, p. 248—251.

18. Hemelaar A. Age determination of Male Bufo bufo (*Amphibia*, Anura) from the netherlands, based on year rings in phalanges.— Amphibia — Reptilia, 1981, p. 223—233.

19. Hintermann U. Populationsdinamische Untersuchungen am Grassfrosch *Rana temporaria* Linnaeus, 1758.— Salamandra, 1984, Bd 20, N 2—3, S. 143—166.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

Л. М. СЮЗЮМОВА, С. И. ГРЕБЕННИКОВА

ОСОБЕННОСТИ КРОВИ У СЕГОЛЕТОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ, СРОКОВ ЖИЗНИ НА СУШЕ И СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ АКТИВНОСТИ

Высокая чувствительность личинок амфибий к изменениям условий среды и воздействию отдельных экологических факторов определяет широкую вариабельность в темпах их роста, развития и продолжительности личиночного периода [2, 24, 22]. Физиологические следствия влияния этой вариабельности на жизнедеятельность сеголеток изучены недостаточно. Более обстоятельно обследованы некоторые физиологические и биохимические особенности у сеголеток, личиночное развитие которых проходило в условиях разной плотности и метаболического фона, тормозящих или ускоряющих развитие [12, 5, 9].

В некоторых работах широко обсуждается связь между продолжительностью личиночного развития и размерами завершивших метаморфоз животных в разных температурных, кормовых, плотностных, защитных и пр. условиях [11, 22, 6, 14, 21, 20]. У сеголеток, для которых характерна разная продолжительность личиночного периода, отмечен ряд особенностей роста скелета [10]. Установлены определенные изменения в формировании скелета и его росте, а также и в кроветворной функции, связанные с развитием личинок в условиях повышенной плотности и, как следствие этого, с удлинением или сокращением сроков водного развития [8, 7]. Гематологические исследования, в частности, показали, что торможение развития и удлинение периода метаморфоза при повышенной плотности не приводит к формированию физиологически угнетенных животных. Однако обнаруживаются некоторые изменения со стороны макрофагальной реакции и активности миэлопоэза у животных из разных условий популяционной плотности. Определенные гематологические сдвиги отмечаются и у сеголеток, личиночные формы которых не только содержались в разных условиях плотности, но и получали разный по питательности корм [1].

[1] См. статью Сюзюмовой Л. М., Ивановой Н. Л., Гребенниковой С. И. в настоящем сборнике.

Интерес к гематологическим показателям связан с успешным использованием их для оценки физиологического состояния животных, возможной устойчивости к изменяющимся условиям среды. Определенное значение эти показатели могут иметь для изучения жизнеспособности сеголеток, появившихся в разные сроки окончания метаморфоза, и их роли в популяции.

В настоящей работе сделана попытка определить гематологические особенности и их динамику у сеголеток разных сроков выхода из воды и жизни на суше. Для этого нами были организованы экспериментальные и полевые исследования.

Материал и методика

Исследования проводили на сеголетках остромордой лягушки, добытых в природе или выращенных в лаборатории при инкубации икры и содержании головастиков в контролируемых условиях до окончания метаморфоза. В природных условиях сеголеток собирали у водоемов, расположенных в лесу и придорожных искусственных бульдозерных ямах, заполненных талыми и осадочными водами. Обследовали популяцию, расположенную на территории Припышминских сосново-березовых лесов Свердловской области. Были подобраны водоемы, где завершающие метаморфоз животные выходили с 29 июня по 16 июля. Этого периода достаточно для учета физиологических изменений у сеголеток первых дней жизни на суше. На растянутость сроков завершения метаморфоза могли повлиять экологические особенности развития личинок и их наследственные характеристики скорости роста и развития. Для выявления динамики гематологических показателей дополнительно и в основном с этих же водоемов были исследованы личинки в период наступления метаморфического климакса, который характеризуется появлением передних конечностей.

В экспериментальной части работы, наибольшей по объему проведенных исследований, анализ крови проводили у животных 51-й и 54-й стадий развития по Дабагян и Слепцовой [1] и далее на 32 и 41-й день жизни на суше. В отдельных опытах — на 38, 75 и 78-й день. В основном эксперименте было сформировано четыре группы животных, которые различались по срокам окончания метаморфоза. Каждую группу формировали из головастиков 43-й стадии, отобранных из общего аквариума. Плотность в каждом варианте опыта не превышала 10 личинок на литр среды. Были использованы животные, культивированные из трех кладок икры; эмбриональное развитие завершилось почти в одни сроки (отличия в 1—1,5 суток). Отобранных головастиков рассаживали в двухлитровые кристаллизаторы по 10 особей на 1,5 л среды.

Смену среды проводили через каждые два дня на третий отстоенной водопроводной водой. В каждом опыте было пять по-

вторностей и, следовательно, участвовало 50 животных. В первый опыт были взяты личинки на 16—18-й день после выклева из икры, во второй — на 24-й, в третий — на 38-й и в четвертый — на 69-й день. Животных, завершивших метаморфоз, рассаживали группами, периодически взвешивали и в отмеченные по графику сроки отбирали для гематологических исследований. Поскольку для каждого опыта животных брали на одной и той же стадии, то различия по срокам окончания метаморфоза внутри группы каждого опыта не были так широки, как это отмечается обычно в общих группах. Оказалось, что по продолжительности личиночного периода разные варианты опытов четко отличались. Животные первого опыта прошли личиночную стадию развития от выклева из икры до выхода на сушу (51-я стадия) за 34,9±0,8 дня, второго опыта за 44,7±1,6, третьего за 58,6±1,1 и четвертого за 105,0±0,9 дней. Гибель животных за время эксперимента отмечена только во втором и четвертом опытах (один головастик во втором и два — в четвертом). Все животные содержались в одинаковых условиях: при комнатной температуре (18—22 °С), естественном освещении, одинаковом режиме питания (кормом для головастиков служили вареные листья одуванчика, для сеголеток — культура разводимых в лаборатории дрозофил и укосы насекомых в саду). В течение сезона наблюдений изменялись температурные условия, продолжительность светлого периода и качество кормов.

В работе были использованы общепринятые методы гематологических исследований. Кровь у животных брали пипеткой из сердца после надреза желудочка. Перед этим животных взвешивали, брали промеры длины тела, задней вытянутой конечности, от конца пальцев до тазобедренного сустава, и ее отдельных частей — бедра, голени, стопы. Гематологический анализ включал методы определения количества эритроцитов и лейкоцитов (подсчет обычный, в камере Горяева) и цитологического исследования соотношения клеточного состава периферической крови в мазках (окраска по Максимову — Нохту). Оценивались также количество и процентное соотношение клеток лейкоцитарного профиля. В каждом мазке крови подсчитывали 200 лейкоцитарных форм. Разная степень зрелости клеток нейтрофильного ряда дана по отношению встреченных миелоцитов и юных форм к палочкоядерным и сегментоядерным, лимфоидного ряда — по соотношению больших и средних лимфоцитов к малым. Это позволило определять «сдвиг ядра» — накопление молодых форм при изменениях функции кроветворения.

Имелась возможность также оценить на сеголетках некоторые стороны эритропоэза по мазкам периферической крови. В частности на 200 лейкоцитарных форм подсчитывали клетки эритроидного ряда: разных стадий зрелости эритро- и пронормобласты, базо- и полихроматофильные нормобласты. В работе в основном приведено общее число незрелых эритроидных форм,

Таблица 1

Рост сеголеток разных сроков личиночного развития

Номер опыта	Колич. животных	51-я стадия	Продолжительность жизни на суше, дней			
			32		41	
		Длина тела, мм	Длина тела, мм	Вес тела, мг	Длина тела, мм	Вес тела, мг
1	50	13,0±0,1	18,9±0,3	703,0±31,6	19,1±0,2	791,0±25,4
2	49	11,6±0,1	14,9±0,3	394,0±24,7	16,7±0,4	504,1±41,5
3	50	11,6±0,1	14,6±0,6	323,8±35,8	14,8±0,3	382,8±27,8
4	22	11,9±0,4	—	—	13,2±0,3	250,3±20,4

достаточное для определения интенсивности эритропоэза у разных групп сеголеток.

Общее количество обследованных животных, как и количество их в отдельных исследованиях и опытах, приведено в таблицах и графиках, на которых отражены время исследований, интервалы и сезонные различия. Все данные, полученные при органометрии и цитологических исследованиях, обработаны известными статистическими методами.

Результаты и их обсуждение

Сроки окончания метаморфоза, как показали основные эксперименты, оказали существенное влияние на весь комплекс исследованных морфофизиологических признаков растущих сеголеток. Различия между группами сохранялись, особенно по весу тела, на протяжении всего периода наблюдений. Примечательно, что уже к 51-й стадии — началу метаморфического климакса и выходу на сушу — животные первого опыта, с наиболее коротким водным периодом, были крупнее, чем их аналоги из других опытов (табл. 1), выходящие в последующие сроки. В течение месяца все сеголетки растут активно, но первые остаются самыми крупными. Вес и размеры животных второго и третьего опытов более поздних сроков выхода на сушу, полностью совпадают и в группе, взятой на 51-й стадии, и через месяц роста. Такое совпадение, вероятно, следует объяснять условиями эксперимента — отбором на стадии прометаморфоза. Не имеют здесь существенного значения, по-видимому, и наследственные различия между животными из разных опытов. Действительно, сеголетки первого и второго опытов, четко отличающиеся по размерам, весу и скорости роста на суше, но разных сроков выхода — сибсы одной кладки, а сеголетки второго и третьего опыта, размеры и рост которых совпадают,— из разных кладок. Последующий рост сеголеток старше месяца даже в большей мере связан со сроками выхода на сушу. К 41-му

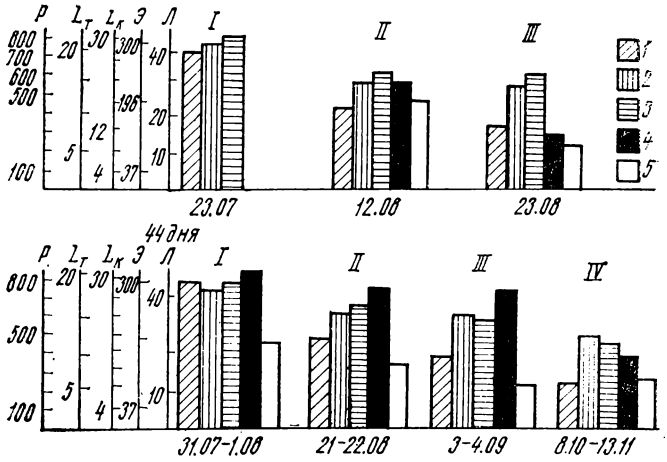


Рис. 1. Морфофизиологические изменения у растущих сеголеток *Rana arvalis* Nilss. с разной продолжительностью личиночного развития.

I—V — опыты. *1—P* — вес тела, мг; *2—L* — длина тела, мм; *3—L* — длина задней конечности, мм; *4*—Э — число эритроцитов, тыс/мм³; *5*—Л — число лейкоцитов, тыс/мм³.

дню сеголетки второй группы оказались заметно крупнее позднее появившихся животных третьего и четвертого опыта. Следовательно, ранние сеголетки из первого и особенно из второго опыта активно росли, тогда как заторможенность поздних сеголеток сохранялась.

Между животными разных сроков личиночного развития есть и физиологические изменения, отражающие особенности окислительного метаболизма и клеточных механизмов неспецифической устойчивости организма в изменяющихся условиях (рис. 1). Месячные сеголетки из второго и в большей степени третьего опытов характеризуются относительно низкими показателями кроветворной функции. Количество эритроцитов у последних в среднем доходит до 102,4±26,2 тыс/мм³ с очень широкой индивидуальной вариабельностью (от 21 до 277 тыс/мм³). Те же величины, снижающиеся с удлинением сроков метаморфоза, прослеживаются и по содержанию в крови сеголеток второго и третьего опытов лейкоцитов.

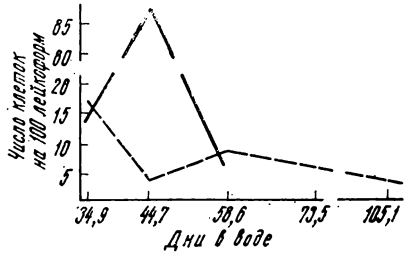


Рис. 2. Динамика клеток — эритроидных предшественников в периферической крови сеголеток *R. arvalis*, прошедших разные сроки личиночного развития и роста на суше.

Сплошная линия — 32 дня жизни на суше, *штриховая* — 41 день жизни на суше.

У подрастающих сеголеток к 41-му дню кроветворение заметно активизируется, что у рано вышедших на сушу животных началось уже к месячному возрасту. В периферической крови у них было повышенное, а у животных второго опыта — очень высокое количество клеток эритроидного ряда. Это свидетельствовало об определенном напряжении эритропоэза (рис. 2). Через 10 дней у всех животных заметно увеличилось количество эритроцитов. Низкое содержание их выявлено только у животных самых поздних сроков выхода на сушу — из четвертого опыта (рис. 1). Видимо, к этому возрасту происходят более глубокие физиологические приспособления к наземному существованию без явлений компенсаторного роста у животных, имеющих более растянутый период личиночного развития. Меньшее число лейкоцитов также указывает на определенное угнетение у них ряда защитных механизмов.

Сезонное угнетение физиологических процессов в большей степени отражается на поздно появившихся сеголетках третьего и четвертого опыта. Но и для них имеет основное значение укорочение периода жизни на суше, а не собственно сезонные воздействия среды. Так, явное угнетение физиологических функций у месячных сеголеток в конце августа можно было бы отнести к сезонным проявлениям. Однако на 41-й день сеголетки второго опыта проявляли высокую активность по всем исследованным физиологическим параметрам. Кроме того, физиологическое угнетение кроветворения у месячных сеголеток в конце августа уже в первых числах сентября у них не наблюдалось. Заметно увеличилось число эритроцитов, уровень эритроидных предшественников в крови не снизился. Явное угнетение физиологических функций резко проявилось только у самых поздних сеголеток — четвертой группы (рис. 1). Однако, несмотря на относительное угнетение лейкопоэза, о чем свидетельствует небольшое число лейкоцитов в крови у поздно выходящих на сушу сеголеток, лейкоцитарный профиль оставался на протяжении всего периода роста без заметных изменений. К месячному возрасту оформилось дефинитивное соотношение лейкоцитарных форм лимфоидного типа. Даже у заторможенных животных не было выражено сдвигов ядра влево, макрофагальной реакции или проявления токсических форм миелоидного ряда (табл. 2). Только у особой группы сеголеток, которые отбирались параллельно опытным животным сразу из аквариумов с повышенной плотностью личинок на 38-й день жизни на суше, лейкоцитарное соотношение сохраняло черты этих условий, что видно у них по большему числу незрелых форм моноцитов и нейтрофилов.

Таким образом, результаты эксперимента позволяют сделать вывод, что при настоящих условиях продолжительность личиночного развития и, следовательно, сроки выхода на сушу оказывают определяющее влияние на рост сеголеток. Сезонные осо-

Таблица 2

Клеточный состав крови у сеголеток *Rana arvalis* в зависимости от продолжительности личиночного развития и жизни на суше (опыты 1984 г.), %

Номер опыта	Продолжительность жизни, дней, в воде	Продолжительность жизни, дней, на суше	Дата взятия крови	n	Нейтрофилы $\frac{М+Ю}{С+П}$	Нейтрофилы всего	Эозинофилы	Базофилы	Моноциты	Лимфоциты $\frac{б+с}{м}$	Лимфоциты всего
1	34,9	32,0	23.07	16	$\frac{1,2}{7,8}$	9,0±0,5	1,8±0,2	8,6±0,5	1,1±0,2	$\frac{3,5}{76,1}$	79,6±0,2
	34,9	41,0	31.07	2	$\frac{5,0}{11,8}$	16,5±1,9	1,8±0,7	8,3±1,4	0,5±0,4	$\frac{4,3}{68,8}$	73,1±2,2
2	44,7	32,0	12.08	8	$\frac{1,9}{9,0}$	10,9±0,8	0,5±0,2	4,1±0,5	0,4±0,2	$\frac{3,3}{80,9}$	84,1±0,9
	44,7	41,0	21.08	11	$\frac{1,5}{6,7}$	8,2±0,6	2,1±0,3	9,6±0,6	0,7±0,2	$\frac{1,7}{77,7}$	79,4±0,9
3	58,6	32,0	25.08	5	$\frac{1,9}{6,2}$	8,1±0,9	1,8±0,4	6,1±0,8	0,6±0,2	$\frac{2,0}{81,4}$	83,4±1,2
	58,6	41,0	03.09	10	$\frac{2,7}{8,9}$	11,6±0,7	0,5±0,1	11,7±0,7	1,1±0,2	$\frac{2,7}{72,6}$	75,3±1,0
4	105,1	41,0	08.10—13.11	6	$\frac{2,0}{6,6}$	8,6±0,8	0,8±0,8	4,5±0,6	0,7±0,3	$\frac{3,5}{82,0}$	85,5±1,0
К	73,5	38,0	31.08	8	$\frac{6,0}{7,1}$	13,1±0,8	1,5±0,3	0,3±0,1	3,9±0,5	$\frac{0,6}{80,7}$	81,3±1,0

Примечание. К — контроль из плотной популяции.
М — миелоциты, Ю — юные, П — палочкоядерные, С — сегментоядерные; м — малые, с — средние, б — большие.

Таблица 3

Клеточный состав крови остромордой лягушки на 51 и 54-й стадиях при разной продолжительности личиночного развития, %

Личиночное развитие, дней	Дата исследования	n	Нейтрофилы		Эозинофилы	Базофилы	Моноциты	Лимфоциты *		Эритроидные предшественники		
			М+Ю / П+С	Всего				б+с / м	всего	I—II—III	IV	Всего
51-я стадия												
31,5±0,5	02.06—03.06.77	20	13,5 / 3,9	17,3+0,6	7,5+0,4	10,8+0,5	3,7+0,3	0,9 / 59,0	60,7+0,8	4,5	12,0	16,5±0,6
40,0±0,2	10,06 — 03.06.77	22	21,3 / 1,3	24,8+0,6	4,6+0,3	5,1+0,3	11,6+0,5	0,3 / 53,7	53,9+0,7	2,3	4,8	7,1±0,4
75,5±0,5	05.08—06.08.80	8	7,4 / 1,7	9,1+0,7	6,6+0,6	10,5+0,8	13,0+0,8	0,7 / 60,1	60,8+1,2	0,6	1,1	1,7±0,3
54-я стадия												
33,0	06.07.83	11	8,6 / 7,7	16,3+0,8	1,4+0,3	2,3+0,3	4,3+0,4	—	75,6+0,9	1,7	7,3	9,1±0,6
41,0	14.07.83	18	6,8 / 4,4	11,2+0,5	1,6+0,2	4,2+0,3	1,6+0,3	—	81,4+0,6	1,4	4,8	6,2±0,4
63,1±2,0	14.07—04.08.80	22	13,1 / 4,8	18,0+0,5	3,8+0,2	7,6+0,4	17,5+0,6	—	51,3+0,7	2,4	5,8	8,2±0,4

* — для 54-й стадии подсчитывалось только общее количество.

Примечание. I—II—III — эритробласты, пронормобласты, базофильные нормобласты соответственно, IV — полихроматофильные нормобласты. Остальные обозначения те же, что в табл. 2.

бенности накладываются позднее и, по-видимому, у сеголеток разных сроков жизни восприимчивость к их воздействию меняется. Это в определенной степени подтверждает меньшая зависимость функциональных (гематологических) показателей от сроков выхода сеголеток и сезонных изменений условий.

В связи с этим важно было исследовать гематологические изменения у животных во время метаморфоза. По материалам отдельных лет видно, что даже около 10 дней задержки личиночного развития отражается на соотношении клеточных элементов крови у приступающих к метаморфическому климаксу личинок (табл. 3). Гематологические сдвиги у животных, кровь которых исследовали с 10 по 13.06, были вполне определенны. Активировались процессы, обеспечивающие защитную реакцию организма — фагоцитарную способность клеток. В периферической крови повысилось число нейтрофильных гранулоцитов и моноцитов. На стимуляцию миелопоэза указывает и изменение соотношения нейтральных форм за счет увеличения числа незрелых клеток — миелоцитов и юных. Резко сократилось число клеток — предшественников эритроцитов, это показатель определенного угнетения эритропоэтической функции. Эта реакция особенно выражена у резко заторможенных в развитии животных, метаморфоз которых начался в первых числах августа. Резкое уменьшение до полного исчезновения в крови эритроидных предшественников сопровождалось у них и угнетением миелопоэза. Сохранилась моноцитарная реакция, хотя можно было ожидать большую ее выраженность. Следовательно, у таких резко заторможенных животных снижение скорости роста и развития сопровождается угнетением гемопоэза. Сразу после завершения метаморфоза (54-я стадия) уже сформирован дефинитивный лимфоидный профиль клеточного состава периферической крови, в умеренном числе дозревают эритроидные элементы. В это время нет заметных различий между животными семи-восьмидневного развития по продолжительности метаморфоза. Физиологические преобразования в организме проходили с мобилизацией кроветворной функции. Ослабленные животные гибли. Вступление в период активного наземного существования у сеголеток, прошедших метаморфоз с разной скоростью, будет, очевидно, сопровождаться и отмеченными в основном эксперименте особенностями роста и кроветворения. Торможение личиночного развития более 60 дней в лабораторных условиях сопровождается типичными сдвигами в клеточном составе крови, как это видно у сеголеток после 63 дней водного развития. Несмотря на завершение метаморфических преобразований, у них сохранилась реакция со стороны макрофагов и мэлоидных элементов. Как было отмечено в основном эксперименте, эти изменения у сеголеток (из загущенных условий при личиночном развитии) сохраняются, по-видимому, до зимнего угнетения физиологических функций.

Таблица 4

Клеточный состав крови сеголеток остромордой лягушки на 54-й стадии, взятых из разных водоемов г. Талицы (1983 г.)

Номер водоема	Дата исследования	Длина тела, мм	n	Нейтрофилы		Эозинофилы	Базофилы	Моноциты	Лимфоциты	Эритроидные предшественники
				$\frac{М+Ю}{П+С}$	Всего					
50	24.06	14,9±0,8	24	$\frac{1,7}{2,2}$	3,9±0,3	33,6±0,8	2,7±0,2	7,7±0,4	52,2±0,7	7,9±0,4
50	05.07	14,2±0,2	8	$\frac{2,4}{2,5}$	4,9±0,5	30,6±1,2	0,8±0,2	6,7±0,6	63,2±1,2	13,0±0,9
Т-18	03.07	9,7±0,4	10	$\frac{7,0}{2,4}$	9,4±0,7	11,5±0,7	1,9±0,3	7,4±0,6	70,4±1,1	10,3±0,8
Т-18	06.07	9,1±0,1	10	$\frac{11,0}{2,8}$	13,8±0,8	8,7±0,6	0,3±0,1	12,0±0,7	65,2±1,0	4,1±0,4
Т-18в	06.07	10,2±0,2	10	$\frac{4,5}{1,6}$	6,1±0,5	46,1±1,1	0,8±0,2	10,0±0,7	37,0±1,1	3,8±0,2
Т-56п	12.07	10,8±0,3	8	$\frac{1,9}{2,3}$	4,3±0,5	24,0±1,1	2,2±0,4	5,1±0,5	64,4±1,2	7,3±0,4
Лд-1	15.07	11,2±0,7	10	$\frac{8,7}{4,9}$	13,6±0,8	8,3±0,6	2,2±0,3	13,0±0,7	62,9±1,4	13,9±0,8
Т-31	17.07	15,5±0,2	24	$\frac{2,8}{2,0}$	4,7±0,3	7,6±0,4	2,3±0,2	3,2±0,2	82,3±0,6	15,3±0.,5

Примечание. Обозначения те же, что и в таблице 2.

Таблица 5

Содержание клеточных элементов крови у сеголеток 54-й стадии в природных условиях

Показатель	Дата исследования	
	04—08.07	14—16.07
Эритроциты, тыс/мм³	173,3±30,0	179,6±28,6
Лейкоциты, тыс/мм³	24,4±3,6	33,0±4,1
Эритроидные предшественники на 100 лейкоцитарных форм	7,2±0,4	14,9±0,4
Лейкоцитарный профиль, %:		
нейтрофилы	11,6±0,5	6,9±0,3
лимфоциты	67,8±0,7	76,6±0,5
моноциты	9,5±0,4	6,1±0,3
эозинофилы	9,9±0,5	7,8±0,3
базофилы	1,1±0,2	2,1±0,2

Примечание. 4—8 июля обследовано 20 животных из четырех водоемов. Вес тела 216,0±44,2 мг, длина тела 12,7±0,6 мм. Число исследованных животных по лейкоцитарному профилю — 20.
14—16 июля обследовано 21 животное из трех водоемов. Вес тела 242,2±31,0 мг, длина тела 13,2±0,6 мм. Число исследованных животных по лейкоцитарному профилю — 34.

Высокая физиологическая лабильность крови и ее чувствительность к изменению условий обеспечивают жизнеспособность и адаптивность организма в природных популяциях. Даже в оптимальных условиях для метаморфоза на проявление физиологических изменений крови, связанных со сроками его завершения, накладывается влияние многих сопутствующих экологических условий конкретного водоема [13]. В этом плане следует оценивать гематологические различия между ранними сеголетками из разных водоемов (табл. 4). Увеличение нейтрофильных элементов и макрофагов может быть реакцией на плотность личинок в водоеме, инфекцию, пересыхание и пр. [5, 2]; они же и возможные факторы — инвазия, стресс, репаративные процессы — связаны с эозинофилией [1, 3, 4].

Тем не менее по суммарным данным в количестве эритроцитов и лейкоцитов в крови сеголеток, различающихся по срокам выхода на 7—10 дней, существенных различий не видно (табл. 5). Различия проявились по числу эритроидных предшественников, что свидетельствует о наступлении более активного эритропоэза у позднее появившихся сеголеток. У них, кроме того, состав клеток белой крови ближе к дефинитивному типу, чем у вышедших раньше. В целом гематологические показатели у сеголеток этого возраста из природы и у экспериментальных животных близки (см. табл. 3 и 4).

В настоящей работе важно было показать, что продолжи-

тельность личиночного периода оказывает влияние на развитие адаптивных признаков, обеспечивающих существование животных на суше. Определено, что степень физиологических изменений во многом зависит от экологических условий, роста (возраста сеголеток со дня их появления), числа дней активного периода до зимовки и пр. Зависимость размеров растущих сеголеток от размеров завершающих метаморфоз личинок [4] прослежена и в лабораторных экспериментах. Компенсации роста у сеголеток разных сроков появления практически нет. Бóльшие размеры у первых сеголеток отмечены в природе неоднократно [23, 19, 14]. Динамика гематологических показателей в экспериментальных и в природных условиях имеет совпадающее направление и вариабельность. Период метаморфического климакса — это время замены личиночного гемоглобина на дефинитивный [18] и повышения уровня потребления кислорода у сеголеток [16, 17]. При характерной для пойкилотермных животных замедленности и растянутости процессов кроветворения [15] понятны установленные в этой работе основные изменения эритропоэза, связанные со сроками завершения метаморфоза. В частности, показательны данные по изменению содержанию эритроидных предшественников в крови. Еще А. А. Заварзин указывал, что у низших позвоночных во время повышенного кроветворения образование эритроцитов может распространяться и на периферическую кровь [3]. Этот период растянут у сеголеток до полутора месяцев, и накопление клеток разных стадий созревания предшествует и указывает на последующий подъем эритроцитов в крови. Это и прослеживается по динамике гематологических показателей в настоящих исследованиях.

Следует подчеркнуть, что гематологические особенности животных разных сроков выхода на сушу и разной продолжительности личиночного развития указывают на роль этих явлений в формировании морфофизиологически своеобразных групп сеголеток и их роли в приспособлении популяции к условиям обитания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка.— В кн.: Объекты биологии развития. М., 1975, с. 442—462.

2. Дастюг Г., Сукнер Ж. Личинки амфибий как биологические реагенты. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 96 с.

3. Заварзин А. А. Общий очерк эволюции тканей внутренней среды. Избр. тр. М.: Наука, 1953. Т. 4. 716 с.

4. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.).— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 49—74.

5. Ковальчук Л. А. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura, Amphibia*).— В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978, с. 72—85.

6. Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость

нормы реакции и адаптации популяций.— Журн. общ. биологии, 1981, т. 62, № 2, с. 181—192.

7. Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И. Особенности эритропоэза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития.— В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978, с. 32—47.

8. Сюзюмова Л. М., Любашевский Н. М., Иванова Н. Л., Гребенникова С. И. Влияние условий развития личинок амфибий на формирование скелета и особенности кроветворения.— Экология, 1977, № 3, с. 63—70.

9. Сюзюмова Л. М. К вопросу о роли популяционных механизмов в формировании групповых морфофизиологических особенностей у амфибий.— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 75—88.

10. Сюзюмова Л. М., Хайретдинов Ш. Х. Внутрипопуляционная изменчивость морфогенеза в пространственных группировках остромордой лягушки.— В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 50—72.

11. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития земноводных. I. Специфичность действия.— Экология, 1970, № 1, с. 77—82.

12. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 150 с.

13. Щупак Е. Л. Рост и развитие личинок остромордой лягушки в пересыхающих водоемах.— В кн.: Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984, с. 3—18.

14. Щупак Е. Л. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки.— В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 11—22.

15. Alfland P., Brace K. C. Red cell life span in the turtle and toad.— Amer. J. of Physiol., 1962, vol. 203, N 6, p. 1188—1190.

16. Feder M. Effect of developmental stage and body size on oxygen consumption of anuran larvae: a reappraisal.— J. exp. Zool., 1982, vol. 220, N 1, p. 33—42.

17. Hillman S., Lea Malkolm S. Aerial activity of oxygen consumption during metamorphosis of the bullfrog, Rana catesbeiana.— Copeia, 1983, N 2, p. 407—410.

18. Moss B., Ingram V. Hemoglobin synthesis during Amphibian Metamorphosis. II. Synthesis of adult Hemoglobin following thyroxine administration.— J. of Molecular Biology, 1968, vol. 32, p. 493—504.

19. Petranka J. Sources of interpopulational variation in growth responses of larval salamanders.— Ecology, 1984, vol. 65, N 6, p. 1857—1865.

20. Travis J. Control of larval growth variation in a population of Pseudacris triseriata.— Evolution, 1981, vol. 35, N 3, p. 323—432.

21. Travis J. Variation in growth and survival of Hyla gratiosa larvae in experimental enclosures.— Copeia, 1983, N 1, p. 232—237.

22. Travis J. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific completion.— Ecology, 1984, vol. 65, N 4, p. 1155—1160.

23. Wilbur H. Interactions of food level and population density in Rana Sylvatica.— Ecology, 1977, vol. 58, p. 206—209.

24. Wilbur H., Collins S. Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Science, 1973, vol. 182, p. 1305—1314.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

Е. Л. ЩУПАК, Э. З. ГАТИЯТУЛЛИНА

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЯИЦ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Большинство амфибий, как и другие животные, характеризующиеся *r*-стратегией размножения [3], имеют крупные кладки. Личинки амфибий растут и развиваются в нестабильных условиях внешней среды. Часто изменения различных факторов среды трудно предсказуемы и оказывают катастрофическое влияние на личиночные популяции. К ним относится, например, пересыхание водоемов. Гибель личинок в таких случаях определяется факторами, независящими от плотности, и стратегия размножения благоприятствует кладкам с большим количеством мелких яиц.

Между различными видами амфибий существует значительная изменчивость как в величине кладки, так и в размерах яиц [26, 17, 21, 12, 8, 13, 5]. Предполагается, что последнее определяется отбором на различную скорость развития [25, 28] или является основой будущих конкурентных взаимодействий [36]. На внутривидовом уровне, как показал Мур [25], размеры и число яиц зависят от условий среды и могут изменяться у одних и тех же генотипов. Значительная изменчивость размеров яиц в пределах одного вида отмечена между популяциями, которые находятся в разных климатических условиях. Бервен [5, 6] на *Rana sylvatica*, Петтус и Энглетон [26] на *Pseudacris triseriata* показали, что в горных популяциях яйца этих животных крупнее, чем в равнинных, из них вылупляются более крупные личинки, характеризующиеся ускоренным развитием. Такие же особенности (крупные яйца — крупные личинки — ускоренное развитие) отмечены для северных популяций *Rana sylvatica* [15].

Различия в размерах яиц между популяциями интерпретируются как адаптивные механизмы к специфическим условиям существования [23, 29, 22].

Внутри популяций амфибий также существует значительная изменчивость размеров яиц. Вначале этот факт лишь констатировался исследователями. Сальте [27], Сальте и Дуэлмэн [28] обобщили опубликованные данные по размерам тела самок, ве-

личине кладок и размерам яиц у разных видов амфибий. Они показали положительную корреляцию между размером яиц и размером тела самки на межвидовом уровне и отрицательную корреляцию между размером кладки и размером яиц. Это обстоятельство повлекло за собой исследования, в основном теоретического характера, в которых были сделаны попытки связать изменчивость размеров яиц внутри популяции с межвидовой изменчивостью, т. е. выявить на внутрипопуляционном уровне зависимость между размерами самок, величиной кладки и размером яиц. Цель таких исследований — создание модели, на которой, исходя из условий размножения, можно было бы «предсказать» выживаемость потомства в зависимости от начального репродуктивного вклада в популяцию. В основе модели лежит такое «оптимальное» соотношение между величиной кладки и размером яиц, которое способствует максимальной жизнеспособности потомства [31].

В ряде работ приводятся эмпирические данные о соотношении между размером кладки и размером яиц у амфибий [24, 11, 20]. Брокельман [8], Вильбур [38] подчеркивали, что это соотношение зависит от уровня конкуренции, хищничества, нестабильности внешней среды, т. е. в разных условиях оно должно быть различным. Поскольку внимание исследователей было сосредоточено на «оптимальном» соотношении между размером кладки и размером яиц, ни величина изменчивости этих двух переменных, ни ее значение в жизненном цикле амфибий не обсуждались. Относительно недавно Каплан [21], отмечая изменчивость в размерах яиц между самками в нескольких популяциях саламандр, высказал предположение об адаптивном значении такой изменчивости в связи с особенностями роста и развития личинок. Крамп [12] показала значительную изменчивость размеров яиц для тропических видов *Hyla* и попыталась оценить величину этой изменчивости внутри кладок между видами, размножающимися во временных и постоянных водоемах. Еще раньше Говард [18] отмечал, что у самок *Rana catesbeiana* при растянутом во времени порционном икрометании размеры яиц во второй кладке мельче по сравнению с первой.

Следует отметить, что определение размеров яиц амфибий в природных водоемах проводится редко и на ограниченном материале. Практически нет сравнительных данных по внутрипопуляционной изменчивости размеров яиц, так как трудно в пределах популяции подобрать икру на одной стадии развития и примерно одного возраста. Литературные и наши данные [4] о большой индивидуальной изменчивости темпов роста и развития личинок амфибий позволяют полагать, что дифференциация по этим показателям может существовать в водоемах изначально и одна из причин такой дифференциации — изменчивость размеров яиц.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы показать

существующую изменчивость размеров яиц и определить величину этой изменчивости в популяции остромордой лягушки: а) между водоемами; б) между кладками в пределах водоемов; в) внутри кладки.

Одновременно мы смогли проследить, изменяются ли размеры яиц в процессе эмбрионального развития.

Исследования проведены в 1983 г. в Талицком районе Свердловской области. Подробная характеристика популяции остромордой лягушки, внутрипопуляционный анализ особенностей роста и развития личинок представлены ранее [2, 4]. Авторы благодарят А. В. Леденцова, С. Л. Пятых, В. Г. Ищенко за помощь в сборе материала и М. В. Пастухову за помощь в оформлении работы.

Материал и методика

Через четыре дня после начала размножения в популяции было выбрано восемь водоемов с максимальным количеством кладок примерно одного возраста. Из каждой кладки в каждом водоеме брали по 20 икринок, определяли стадию развития по Дабагян и Слепцовой [1] и измеряли диаметр яйца с помощью окуляр-микрометра (цена деления 0,05). Как показали Крамп и Каплан [11], между средним значением диаметра яйца и средним значением сухой массы яиц существует положительная корреляция, и, таким образом, диаметр яйца отражает его размеры. Размеры яиц сравнивали на стадиях развития 8, 9, 10, 11-й (ранняя бастула — начало гаструляции). Яйца на этих стадиях еще сохраняют сферическую форму и наиболее полно представлены в водоемах. Размеры яиц определены в пробах из 264 кладок (см. таблицу).

Результаты и их обсуждение

Различия в средних размерах яиц в обследованных водоемах крайне незначительны и проявляются в том, что в водоеме Т-31 средние размеры яиц достоверно меньше, чем в Т-2, Т-29, Т-30 и Круглом водоемах на стадии 10 ($t = 4{,}24$; 3,33; 4,25 и 5,15 соответственно). На стадии 9 такие же различия сохраняются между Т-31 и Т-29 ($t = 3{,}88$). Остальные водоемы на этой стадии и на стадиях 8 и 11 по средним размерам яиц не различаются (рис. 1, таблица).

Различия в средних размерах яиц между кладками внутри водоемов значительны и достигают 0,34 мм (1,99—1,65 мм) на 8-й стадии; 0,28 мм (2,00—1,72 мм) на 9-й; 0,36 мм (2,16—1,80) на 10-й и 0,45 мм (2,18—1,73 мм) на 11-й стадии (рис. 2). Коэффициент вариации размеров яиц между кладками достигает 6,0 %.

Различия в размерах яиц внутри кладок выражены еще

Внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки

Стадия развития икры	Показатели изменчивости	Водоем							
		Т-31 (19.04—20.04)	Р-2 (21.04—23.04)	Р-4 (21.04—23.04)	Т-30 (20.04—22.04)	Р-14 (19.04—21.04)	Т-29 (20.04—21.04)	Круглый (19.04—22.04)	Р-3 (20.04—22.04)
8	1	1,85±0,03	1,88±0,04	1,85±0,04	1,83±0,07				
	2	3,94	5,91						
	3	1,83+1,98	1,65—1,99						
	4	1,50—2,25	1,50—2,15	1,60—2,05	1,50—2,10				
	n	8	9	2	2				
9	1	1,82±0,02	1,84±0,05	1,92±0,04		1,86±0,02	1,96±0,03	1,85±0,05	
	2	3,93	5,95	4,68		3,31	4,00	6,00	
	3	1,69—1,93	1,72—1,98	1,77—1,99		1,77—1,95	1,87—2,12	1,72—2,00	
	4	1,50—2,10	1,50—2,15	1,50—2,10		1,50—2,10	1,60—2,25	1,60—2,20	
	n	17	4	10		8	8	5	
10	1	1,81±0,01	1,95±0,03	1,89±0,03	1,95+0,03		1,96±0,01	1,98±0,03	1,96±0,02
	2	3,50	5,17	4,73	3,61		2,00	5,50	
	3	1,68—1,89	1,79—2,08	1,77—2,01	1,87—2,02		1,88—2,02	1,80—2,16	
	4	1,45—2,15	1,50—2,25	1,50—2,20	1,70—2,25		1,70—2,25	1,60—2,45	1,75—2,15
	n	25	12	10	5		11	18	2
11	1		1,96±0,02	1,88±0,02	1,92±0,02		1,98±0,01	1,97±0,02	1,88±0,04
	2		4,42	5,67	4,52		2,68	5,36	4,92
	3		1,79—2,11	1,71—2,11	1,72—2,08		1,88—2,05	1,73—2,18	1,72—1,95
	4		1,50—2,25	1,50—2,30	1,55—2,20		1,65—2,30	1,50—2,45	1,50—2,10
	n		22	23	20		18	27	5

Примечание. 1 — средний диаметр яйца в водоеме, мм; 2 — коэффициент вариации диаметра яйца в водоеме, %; 3 — минимальные и максимальные средние диаметры яиц для отдельных кладок, мм; 4 — минимальные и максимальные диаметры яиц в пределах одной кладки, мм.

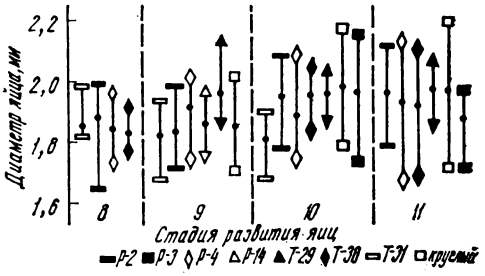


Рис. 1. Средний размер яиц в водоемах.

больше. Разница в отдельных кладках достигает 0,65 мм (2,15—1,50 мм) на 8, 9-й стадиях; 0,85 мм (2,45—1,60 мм) на 10-й; 0,95 мм (2,45—1,50 мм) на 11-й. Максимальное значение коэффициента вариации размеров яиц в кладках всегда выше, чем между кладками и равно 9,34 % (рис. 3).

Изменчивость средних размеров яиц на последовательных стадиях развития в разных кладках внутри водоема несущественна (см. таблицу). В кладках в основном возрастают максимальные размеры яиц.

Предположение о том, что численность и продуктивность популяций амфибий может регулироваться в период прометаморфической фазы жизненного цикла [30] привлекло внимание исследователей к детальному сравнительному изучению личиночного периода. При этом большинство исследователей, за редким исключением [18], рассматривали икру и личинок амфибий как однородную группу, в которой потенциальные факторы смертности действуют на каждую особь с равной вероятностью. Такой подход дает лишь общую информацию относительно регуляции численности популяции и не вскрывает механизмы, которые лежат в основе взаимодействия между естественной внутрипопуляционной изменчивостью с одной стороны, факторами внешней среды — с другой.

Хотя изменчивость размеров яиц амфибий была показана на большом числе видов, никто не рассматривал связи этого показателя с процессами роста и развития личинок на внутрипопуляционном уровне. Различия в размерах яиц между популяциями одного вида часто оказываются меньше по сравнению с последними в одной пробе из одного места. В основе такой изменчивости лежит значительная вариабельность размеров яиц особей одного вида. Если вопрос о соотношении количества и размеров яиц в кладке рассматривался многими исследователями, то вопрос о значении абсолютных размеров яиц внутри кладки оставался неисследованным. В 1979 г. Крамп и Каплан калориметрическим методом оценили энергоемкость кладок и яиц у видов амфибий с наземным и водным способом размножения. Они показали, что по калорийности кладок эти виды не различаются, но количество энергии внутри кладок у видов с разным способом размножения распределяется по-разному. Яйца у видов с наземным способом размножения по размерам

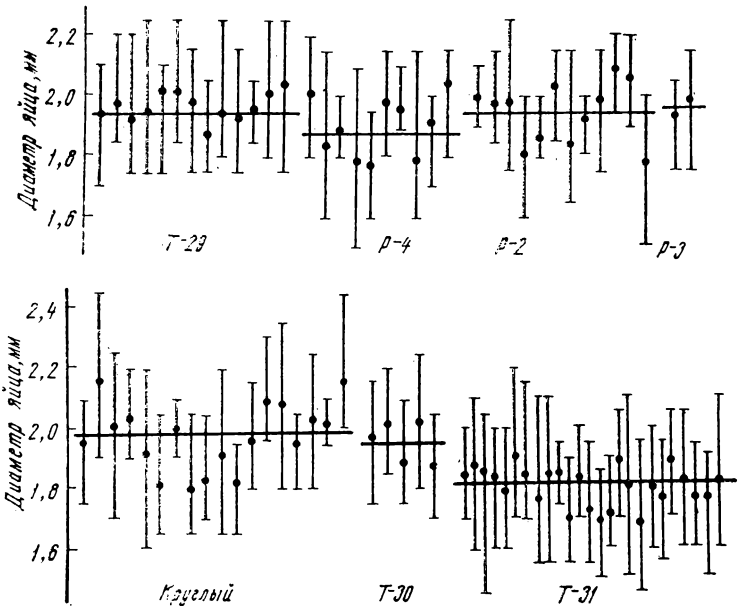


Рис. 2. Средний размер яиц в кладках на стадии 10.
Горизонтальная линия — средний размер яиц в водоеме.

и калорийности почти в два раза превосходят яйца у видов, размножающихся в воде. С разной энергоемкостью яиц может быть связана различная продолжительность эмбрионального развития, различные размеры личинок при вылуплении [25]. В связи с этим авторы высказывают предположение, что у видов, которые размножаются во временных водоемах, идет отбор на мелкие размеры яиц. Расширение полевых исследований позволило проверить такие предположения. Курамото [24] проанализировал зависимость между размерами тела самки, кладки и яиц у 12 видов японских амфибий, размножающихся в постоянных и временных прудах и отметил, что у видов из временных прудов большие по величине кладки, но не размеры яиц. Крамп [12] на видах *Hyla* отмечает, что ни размеры кладок, ни размеры яиц не раз-

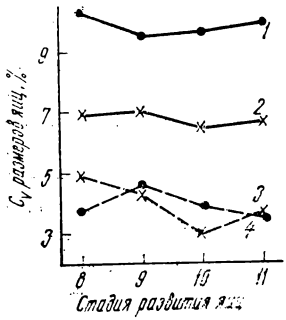


Рис 3. Вариабельность размеров яиц в эмбриогенезе.
max C_v: *1* — внутри кладок, *2* — между кладками;
min C_v: *3* — внутри кладок, *4* — между кладками.

личаются у самок из постоянных и временных водоемов. Вудворд [35] показал, что самки *Ambystoma maculatum* во временных прудах откладывают более крупные по размерам яйца.

Нами, как и другими исследователями, не выявлено различий в размерах яиц, отобранных в обследованных водоемах в пределах изученной популяции остромордой лягушки. Такой результат следовало ожидать, исходя из особенностей данной популяции [2] (это прежде всего непостоянство функционирующих водоемов в том или ином сезоне, отсутствие привязанности самок к размножению в определенных водоемах). Достаточно большой объем данных, использованных в работе, позволяет говорить о значительной изменчивости размеров яиц остромордой лягушки. Показанное нами большое разнообразие размеров икринок как внутри кладки, так и между кладками определяет пластичность популяции по отношению к среде и обеспечивает успех размножения в нестабильных условиях. Крамп [13] привела доказательство того, что из крупных яиц *Hyla crucfier* вылупляются крупные личинки, но в идеальных условиях эксперимента они не получают дальнейшего преимущества ни в скорости развития, ни в размерах перед метаморфозом. В природе, когда конкуренция, хищничество и возможность пересыхания водоемов — основные причины гибели личинок, крупные головастики могут получить относительное преимущество перед мелкими. Как показали исследования природных популяций, крупные головастики обладают преимуществом: а) при различных внутрипопуляционных взаимодействиях [14, 19, 32, 38]; б) при взаимоотношениях с хищниками [10, 16, 9]; в) при крупных размерах, которые связаны с ускоренным ростом и развитием и позволяют частично избежать гибели при пересыхании водоема [37, 33, 34, 39]. Связь между размерами яиц и скоростью роста личинок была хорошо изучена у рыб [7] и саламандр [21].

Представление о том, что оптимальное соотношение между размером кладки и размером яиц, а, следовательно, и оптимальный размер яиц в разных условиях среды должен быть различным для видов амфибий, развитие которых проходит в непредсказуемо меняющихся условиях среды, не оправдывается. Существующая изменчивость размеров яиц внутри вида шире, чем зона оптимума [12].

Размерная разнородность личинок амфибий, которая возникает уже при вылуплении из икры потенциально способствует повышению жизнеспособности вида. Так, присутствие крупных личинок увеличивает вероятность выживания в неблагоприятных условиях, в то время как присутствие мелких особей увеличит общую выживаемость в популяции при благоприятных обстоятельствах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка *Rana temporaria*.— В кн.: Объекты биологии развития. М., 1975, с. 442—462.

2. Ищенко В. Г. Хронологическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* и ее возможные экологические последствия.— В кн.: Динамика структуры популяций амфибий и млекопитающих. Свердловск, 1982, с. 24—49.

3. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

4. Щупак Е. Л. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки.— В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 22—36.

5. Berven K. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. 1. An experimental analysis of life history traits.— Evolution, 1982, vol. 36, N 5, p. 962—983.

6. Berven K. The genetic basic of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. 2. An experimental analysis of larval development.— Oecologia, 1982, vol. 52, p. 360—369.

7. Blaxter J., Hempel G. The influence of egg size on herring larvae (Clupea Harengus L..— J. Conseil. Perm. Intern. Explor. Mer., 1963, vol. 28, p. 211—240.

8. Brockelman W. An competition, the fitness of offspring and optimal clutch size.— Amer. Nat., 1975, vol. 109, p. 677—699.

9. Caldwell J., Thorp J., Jervev T. Predator-prey relationships among larval dragoniflies, salamanders and frogs.— Oecologia, 1980, vol. 46, p. 285—289.

10. Calef G. Natural mortality of tadpoles in a population of Rana aurora.— Ecology, 1973, vol. 54, N 4, p. 741—758.

11. Crump M., Kaplan R. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae).— Copeia, 1979, vol. 4, N 6, p. 626—635.

12. Crump M. Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs.— Amer. Natur., 1981, vol. 117, N 5, p. 724—737.

13. Crump M. Intraclutch egg size variability in Hyla crucifer (Anura: Hylidae).— Copeia, 1984, N 2, p. 302—308.

14. Gromko M., Mason F., Smith-Gill S. Analisis of the crowding effect in Rana pipiens tadpole.— J. Exp. Zool., 1973, vol. 186, p. 63—72.

15. Herreid C., Kinney S. Survival of Alaskan wood frog (*Rana sylvatica*) larvae.— Ecology, 1966, vol. 47, p. 1038—1041.

16. Heyer W., McDiarmid, Weigmann D. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics.— Biotrophica, 1975, vol. 7, p. 100—111.

17. Howard R. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs.— Ecology, 1978, vol. 59, N 4, p. 789—798.

18. Howard R. Estimating reproductive success in natural populations.— Amer. Natur., 1979, vol. 114, p. 221—231.

19. John K., Fenster D. The effects of partitions on the growth rate of crowded Rana pipiens tadpoles.— Amer. Midl. Natur., 1975, vol. 93, p. 123—130.

20. Kaplan R., Salthe S. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders.— Amer. Nat., 1979, vol. 113, p. 671—689.

21. Kaplan R. The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (Ambystoma).— Evolution, 1980, vol. 34, p. 51—64.

22. Koskela P., Pasanen S. The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria L.* in northen Finland.— Aquilo (Zool.), 1975, vol. 16, p. 1—12.

23. Kozlovska M. Differences in the reproductive biology of moutain and lowland common frogs, *Rana temporaria*.— Acta biol., 1971, vol. 14, p. 17—32.

24. Kuramoto M. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians.— Evolution, 1978, vol. 32, p. 287—296.
25. Moore J. Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber.— Evolution, 1949, vol. 3, p. 24.
26. Pettus D., Angleton G. Comparative reproductive biology of montane and piedmont chorus frogs.— Evolution, 1967, vol. 21, N 3, p. 500—507.
27. Salthe S. Reproductive modes and the number and the size of ova in the urodels.— Amer. Midl. Natur., 1969, vol. 81, p. 467—490.
28. Salthe S., Duelman W. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans.— In: Evolutionary biology of the Anurans. Univ. Columbia, 1973, p. 229—249.
29. Salthe S., Mechan J. Reproductive and courtship patterns.— In: Physiology of Amphibia. Vol. 2. N.Y., 1974, p. 309—521.
30. Savage R. Ecological, physiological and anatomical observation on some species of anuran tadpoles.— Proc. Zool. Soc. Lond., 1952, vol. 122, p. 467—514.
31. Smith C., Fretwell S. The optimal balance between size and number of offspring.— Amer. Natur., 1971, vol. 108, p. 499—506.
32. Steinwascher K. Competitive interactions among tadpoles: responses to resourse level.— Ecology, 1979, vol. 60, p. 1172—1183.
33. Travis J. Phenotipic variation and the outcame of interspecific competition in Hylid tadpoles.— Evolution, 1980, vol. 134, N 1, p. 40—50.
34. Travis J. Genetic variation for larval specific growth rate in the frog *Hyla gratiosa*.— Growth, 1980, vol. 44, p. 167—181.
35. Woodward B. Tadpole competition in a desert anuran community.— Oecologia, 1982, vol. 54, p. 96—100.
36. Wilbur H. Competition, predation and the structure of *Ambistoma — Rana syltavica* community.— Ecology, 1972, vol. 53, N 1, p. 3—22.
37. Wilbur H., Collins S. Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Science, 1973, vol. 182, p. 1305—1314.
38. Wilbur H. Propagule size, number and dispersion pattern in Ambistoma and Asclepias.— Amer. Nat., 1977, vol. 111, p. 43—68.
39. Wilbur H. Complex life cycles.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, vol. 11, p. 67—93.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

В. Л. ВЕРШИНИН

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГРУППИРОВОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ГОРОДА

С. С. Шварц [20] отмечал, что в зависимости от условий среды, в том числе и таких, как видовой состав амфибий, населяющих водоем, формируются фенотипически различные сеголетки. При резких изменениях среды редкие генотипы могут получать преимущество.

Критерием реагирования популяции на давление нового фактора может быть увеличение частот редких фенотипов [13]. Поэтому анализ фенотипических особенностей представляет, на наш взгляд, один из методов контроля за изменением популяционной структуры группировок амфибий, населяющих урбанизированные территории. Устойчиво сохраняющееся в течение ряда лет изменение частоты той или иной морфы в условиях антропогенного воздействия свидетельствует о возникновении в исследуемой популяции адаптивных черт [5].

В популяциях остромордой лягушки всегда присутствуют особи с медиальной светлой полосой на спине (морфа striata). Было показано [22], что наличие — отсутствие светлой дорсомедиальной полосы у остромордой лягушки определяется действием одного диаллельного аутосомного гена «striata» при полном доминировании одного из аллелей (доминирует аллель, определяющий наличие полосы). Таким образом, striata — хороший фенетический маркер, с помощью которого можно изучать фенотипические проявления изменений генетической структуры популяции.

Известно, что нейтральный полиморфизм — явление сравнительно редкое [10]. Установлен целый ряд особенностей, характерных для морфы striata у *Rana arvalis*. Особи striata обладают большей массой тела (по сравнению с бесполосыми) и печени, что свидетельствует о повышенной способности к накоплению резервов. Чувствительность животных этой морфы к заморным явлениям (дефициту кислорода) заметно выше [21]. Показано, что животные данной морфы обладают повышенным обменом: выделение CO_2 в единицу времени на 1 г веса тела

у них, по сравнению с особями морфы maculata, выше в 1,5—2 раза [8].

По мнению В. Г. Ищенко [10], более высокий исходный уровень окислительно-восстановительных процессов у striata по сравнению с maculata обусловливает такие качества морфы striata, как ее высокая миграционная способность и засухоустойчивость.

С. А. Шарыгин [18], основываясь на изучении микроэлементного состава животных и геохимического фона, полагает, что имеет место связь геохимических условий обитания и встречаемости полосатой и пятнистой форм остромордой лягушки на Урале.

Высокие концентрации микроэлементов в среде, по мнению автора, способствуют выживаемости морфы striata, и наоборот, отрицательно сказываются на выживаемости других морф.

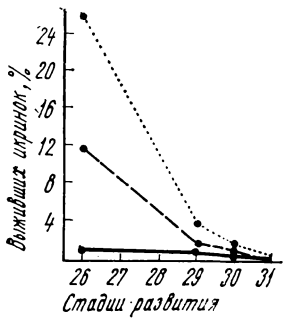
Материал и методика

В течение 1977, 1978, 1980, 1981, 1984 гг. мы учитывали встречаемость морфы striata в группировках *R. arvalis* городской черты Свердловска и загородной популяции, а также основные морфометрические показатели животных [1, 15, 16].

В зависимости от степени урбанизации и уровня загрязнения вся городская территория была разделена на 4 зоны; I зона — центр города, II — районы многоэтажной застройки, III — районы малоэтажной застройки, IV — лесопарк [2].

Результаты и их обсуждение

Частота встречаемости морфы striata в группировках остромордой лягушки в г. Свердловске возрастает с усилием антропогенного воздействия [2, 3, 4, 5]. Процесс, связанный с изменением частот и разнообразия фенотипов, отмечен также для популяций *R. temporaria* в черте г. Горького [12]. Встречаемость морфы striata наиболее высока среди сеголеток *R. arvalis* из мест обитания с максимальной антропогенной нагрузкой (зона II). Здесь высока смертность личинок и сеголеток [6]. Динамика численности личинок и сеголеток в условиях значительного антропогенного воздействия весьма специфична (см. рисунок), высокая смертность на ранних этапах развития компенсируется значительным снижением таковой на поздних стадиях [7], т. е. менее жизнеспособные особи быстро гибнут. Учитывая влияние неизбирательной элиминации на генетическую структуру популяции [19, 20], а также ряд особенностей морфы striata, можно сделать вывод о том, что высокая встречаемость данного фенотипа в городской черте обусловлена рядом преимуществ, которые он получает в этих условиях (по-видимому, из-за упомянутых особенностей обменных процессов). В отдель-



Выживаемость остромордой лягушки на разных этапах развития в зависимости от уровня урбанизации.

Сплошная линия — зона многоэтажной застройки, *штриховая* — зона малоэтажной застройки, *пунктирная* — лесопарковая зона.

ных группировках *R. arvalis* из наиболее урбанизированных участков процент особей с полосой составляет среди сеголеток не больше 72,7, а среди взрослых животных не выше 50 %. В целом для группировок *R. arvalis* зоны II процент striata за отдельные годы не превышает у сеголеток 51,5, а у взрослых — 50 % (табл. 1). Наличие определенной доли бесполосых животных в этих группировках, несмотря на преимущества морфы striata, мы связываем с высокой жизнеспособностью гетерозигот, фенотипически проявляющихся как striata.

Выше было отмечено, что личинки этой морфы чувствительны к заморным явлениям. Это позволяет предполагать наличие среди них в подобной ситуации более высокой смертности. Такие условия возникают при чрезмерно высокой плотности личиночных поселений. По нашим данным, высокая плотность личиночных поселений в местах обитания амфибий с максимальной антропогенной нагрузкой (зона II) встречается реже, чем в местообитаниях, менее подверженных воздействию человека. Загущенными считаются личиночные поселения с плотностью 10—15 личинок на литр [14], тогда как в городской черте мы имеем дело с плотностью от 0,3 до 0,003 экз/л (табл. 2). Исключительный случай, когда выход сеголеток striata не зафиксирован вообще, отмечен при плотности 9,3 экз/л. При незначительном повышении плотности особи этого фенотипа выживают лучше [11].

Известно, что в результате разницы в энергетическом запасе [20, 23] мелкие сеголетки имеют меньше шансов выжить, чем крупные. По нашим данным, сеголетки остромордой лягушки из местообитаний наиболее загрязненных (где встречаемость striata максимальна) достоверно ($p=0{,}01$) крупнее по размерам тела по сравнению с сеголетками из других зон (табл. 3). По-видимому, большие размеры тела сеголеток обусловлены преимущественным выживанием крупных, энергетически более обеспеченных особей, в условиях промышленного загрязнения. Аналогичные данные получены Н. Л. Ивановой [9] — личинки остромордой лягушки из загрязненных водоемов в 30 км от г. Свердловска оказались в 1,6 раза больше, чем в относительно чистых.

На примере г. Горького В. А. Ушаковым и др. [17] установлено, что длина тела одновозрастных травяных лягушек до-

Таблица 1

Встречаемость морфы striata в группировках остромордой лягушки городской черты Свердловска, суммарно за все годы

Номер зоны	Взрослые животные	Сеголетки
II	39,3 (61)	43,5 (312)
III	35,1 (37)	26,7 (101)
IV	31,0 (58)	24,1 (911)
Загородный участок	16,0 (25)	22,5 (364)

Примечание. В скобках — колич. экз.

Таблица 2

Плотность личиночных поселений остромордой лягушки к 28-й стадии, экз/л

Номер зоны	Местообитание	1980 г.	1981 г.
II	Р. Ольховка	0,003	0,003
III	Ул. Ползунова	0,6	0,1
II	ЦПКиО	0,23	0,11
IV	Шарташ-1	0,3	0,4
IV	Калиновские разрезы	0,04	0,03
—	Загородный участок	0,04	0,03

Таблица 3

Средняя длина тела сеголеток остромордой лягушки в зонах с разной степенью урбанизации, мм

Номер зоны	1980 г.	1981 г.	1984 г.
II	18,5±0,48 (65)	17,1±0,29 (103)	16,9±0,39 (35)
III	16,4±0,46 (20)	15,9±0,38 (43)	13,5±0,11 (17)
IV	14,0±0,06 (302)	14,8±0,09 (206)	15,5±0,23 (52)
Загородный участок	14,5±0,16 (90)	15,0±0,15 (190)	14,3±0,28 (15)

Примечание. В скобках — колич. экз.

стоверно больше в зоне с максимальной степенью урбанизации. На том же материале А. А. Лебединским [12] показано изменение частот встречаемости фенотипов, в том числе значительное увеличение встречаемости морфы punctata с ростом урбанизации. Последнее свидетельствует о том, что изменение частот фенотипов с усилением урбанизации характерно и для других представителей рода *Rana*.

Высокая смертность на ранних этапах личиночного развития в условиях загрязнения, изоляции и низкой численности приводят к выживанию более крупных жизнеспособных особей или животных, обладающих рядом особенностей обменных процессов. Таким образом, формируются фенотипически специфичные группировки остромордой лягушки в городской черте, причем некоторые из фенетических особенностей отражают адаптивные изменения в генетической структуре группировок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 413 с.

2. Вершинин В. Л. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибии Свердловска.— В кн.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980, с. 117—118.

3. Вершинин В. Л. Состояние группировок амфибий в черте Свердловска.— В кн.: Вопросы экологии животных. Свердловск, 1982, с. 34.

4. Вершинин В. Л. Городские группировки земноводных как критерий оценки состояния мелких водоемов.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982, с. 8.

5. Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983.

6. Вершинин В. Л. Смертность личинок и сеголеток бурых лягушек *Rana arvalis* Nilss., *R. temporaria* L. в зависимости от степени урбанизации.— В кн.: Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983, с. 89.

7. Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города.— В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 61—75.

8. Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора.— Экология, 1974, № 1, с. 73—78.

9. Иванова Н. Л. Об использовании личинок амфибий в качестве биологических индикаторов состояния водоема.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982, с. 79—80.

10. Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 146 с.

11. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.).— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 49—60.

12. Лебединский А. А. Земноводные в условиях урбанизированной территории (на примере г. Горького): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: АН СССР ИЭМиЭЖ, 1984.

13. Павлов Б. К. Генетико-популяционные аспекты оценки реагиро-

вания популяций на антропогенные факторы.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982, с. 122.

14. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях.— В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978, с. 13—31.

15. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 345 с.

16. Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М.: Сов. наука, 1949. 367 с.

17. Ушаков В. А., Лебединский А. А., Грефнер Н. М. Анализ размерновозрастной структуры популяции травяной лягушки на урбанизированной территории.— Вестн. зоологии, 1982, № 2, с. 67—68.

18. Шарыгин С. А. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

19. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 65).

20. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 277 с.

21. Шварц С. С., Ищенко В. Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968, т. 73/3, с. 127—134.

22. Щупак Е. Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки.— В кн.: Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1977, с. 36—37.

23. Grump M. Energy accumulation and amphibian metamorphosis.— Oecologia, 1981, vol. 49, N. 2, p. 167—169.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ СТРУКТУРЫ
И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ · 1987

Л. С. НЕКРАСОВА

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВИДОВОГО СОСТАВА КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ УРАЛА В КРУГЛОСУТОЧНЫХ УЧЕТАХ

Многие исследователи [3, 4, 6, 7, 8] показали, что на суточную активность кровососущих комаров оказывают влияние такие абиотические факторы, как температура воздуха, освещенность, скорость ветра. Кроме того, она зависит от собственных эндогенных ритмов насекомых. Взаимодействие этих факторов в разных географических районах и в разное время года различно. Задачей наших исследований было выяснить: 1) изменяется ли суточная активность кровососущих комаров в разное время их лёта; 2) как меняется и соотносится активность отдельных видов комаров.

Материал и методика

Круглосуточные учеты кровососущих комаров проводили 22—23 июня, 19—20 июля и 21—22 августа 1980 г. в северной тайге Ивдельского района Свердловской области у пос. Оус. Насекомых отлавливали в четырехстах метрах к западу от поселка на участке, характерном для бывших вырубок леса, на которых идет возобновление. Здесь были подросты сосны, лиственницы, березы, кусты шиповника, жимолости, можжевельника, густая травяная растительность. Учет нападающих на человека комаров проводили энтомологическим сачком в течение трех минут. Измеряли температуру и влажность воздуха, облачность и скорость ветра определяли визуально, сопоставляя затем с таблицами в книге А. Е. Меньчукова [2]. За 66 учетов было отловлено 2360 экз. кровососущих комаров: из них 1688 в июне, 626 в июле и 46 экз. в августе. Определен до вида 601 экз. (25,5 % от всех пойманных комаров).

Результаты исследований

Ход суточной активности кровососущих комаров в разные летние месяцы представлен на рис. 1.

Июнь — период белых ночей на севере Свердловской области. График лёта насекомых в июне оказался практически

Рис. 1. Суточная активность нападающих комаров в северной тайге Урала (пос. Оус, 1980 г.).

А — июнь, *Б* — июль, *В* — август. *Сплошная линия* — численность комаров, *пунктирная* — температура воздуха.

одновершинным (рис. 1 *А*). Утром с 6 до 8 ч активность была средней. С увеличением температуры воздуха до 14—16 °С, усилением ветра до 0,5—1 м/с наблюдалось снижение числа нападающих комаров. С 7 до 18 ч был период наименьшей активности насекомых из-за увеличения температуры воздуха, освещенности, усиления ветра. В 11 ч не отловили ни одного комара. Днем температура воздуха поднялась до 22,5 °С, ветер не превышал 0,8—1,3 м/с. С 19 ч число нападающих комаров увеличилось. Ветер стих, всю ночь было безветренно. Наиболее активными комары оказались в полночь. Даже при падении температуры воздуха до +5 °С лёт комаров не прекратился, хотя известно, что в северной тайге Западной Сибири комары не летали уже при температуре воздуха +6 °С [1], а оптимальная температура лёта насекомых в европейской северной тайге — +7—20 °С. Однако А. А. Шарков [7] отмечал начало лёта комаров уже при +3,8 °С. Таким образом, в июне комары были активны почти круглые сутки. Благодаря белым ночам в северной тайге и тундре [4, 5, 7] не было ночного спада численности, несмотря на снижение температуры воздуха.

В июле интенсивность нападения комаров в течение суток можно разделить на несколько периодов (рис. 1 *Б*). С 8 до 18 ч отмечался дневной период пониженной активности комаров. В 12 ч мы не отловили ни одной особи. В этот период температура воздуха колебалась от 18 до 21 °С, влажность воздуха — от 72 до 100 %, ветер достигал 2,5 м/с. В тайге при усилении ветра до 1,5 м/с комары становятся малоактивными или летают в приземном слое воздуха [7]. С 19 ч начался вечерний подъем численности комаров. Сумерки, снижение скорости ветра до 0,6 м/с, относительная влажность воздуха 90—92 % — все это способствовало усилению интенсивности нападения комаров.

Соотношение видов кровососущих комаров в суточных учетах (пос. Оус, 1980 г.)

Вид	Июнь	Июль	Август
Aedes vexans Mg.	104 / 31,90	59 / 25,77	2 / 4,35
A. pullatus Coq.	88 / 26,99	114 / 49,78	23 / 50,0
A. riparius D. K.	31 / 9,51	3 / 1,31	—
A. cataphylla Dyar.	31 / 9,51	6 / 2,62	1 / 2,17
A. excrucians Walk.	24 / 7,36	8 / 3,49	—
A. cantans Mg.	20 / 6,14	—	—
A. behningi Mart.	14 / 4,29	—	—
A. beklemishevi Den.	11 / 3,37	20 / 8,73	1 / 2,17
A. intrudens Dyar.	—	19 / 8,30	19 / 41,31
A. subdiversus Mart. (?)	1 / 0,31	—	—
Culiseta bergrothi Edw.	2 / 0,62	—	—
Всего	326 / 100	229 / 100	46 / 100

Примечание. Числитель — число комаров данного вида, знаменатель — % от общего числа комаров.

К 22 ч она достигла максимума. Затем был ночной спад численности кровососов. Этот период характеризовался снижением освещенности и температуры воздуха (до +8 °С), безветрием, повышением влажности воздуха до 100 %. С 2 ч начался подъем интенсивности нападения комаров. Наиболее активны они были в 3 и 5 ч. В 4 ч отметили некоторое снижение лёта насекомых из-за дождя. Утренний подъем численности комаров был больше вечернего. Итак, в июле лёт комаров характеризовался двумя подъемами (вечерним и утренним), ночным спадом и малой их дневной активностью.

Интересно, что наши данные по суточной активности комаров в июле хорошо совпадают с данными К. А. Сюткиной и Г. А. Котельниковой [6], полученными другим методом — с помощью колокола Мончадского. Эти исследователи провели почти 20 лет тому назад, в июле 1961 г., также у пос. Оус учеты, которые показали, что ни один из трех метеорологических факторов (температура и влажность воздуха, сила ветра) не был ведущим, четко определяющим изменение активности комаров в течение суток. Интенсивность нападения кровососущих комаров в 1961 г. характеризовалась вечерним усилением, затем резким спадом, переходящим в ночной минимум, утренним возрастанием активности и постепенным спадом до дневного минимума.

В конце августа комаров нападало мало (рис. 1 *В*). Утром и днем при ветре до 2 м/с, температуре воздуха 16—18 °С, влажности 85—100 % в пробах было от одного до трех комаров. Лишь в полдень (когда ветер стих до 0,5 м/с) отловили несколько больше насекомых. В вечерние сумерки кровососы повысили свою активность. В 21 ч пошел мелкий дождь. В это время за три минуты попало два комара. Через час дождь усилился и продолжался до 6 ч. Комары прекратили лёт.

Анализ данных по изменению числа нападающих комаров в течение суток в июне, июле и августе на севере Свердловской области выявил две особенности: 1) в течение лётного сезона от месяца к месяцу ход суточной активности насекомых различен; 2) в разные годы (например, июль 1961 г. и июль 1980 г.), но в один и тот же месяц суточная активность комаров почти одинакова.

Наибольшая численность нападающих комаров была в июне после массового их выплода (см. рис. 1). В августе она оказалась ниже, чем в июле. Снижение численности вызвано неблагоприятными условиями среды и старением популяции.

В июле видовой состав насекомых был богаче (см. таблицу). В пробах этого месяца мы встретили 10 видов комаров, в июле — 7, в августе — 5. В июне — июле массовыми оказались два вида *A. vexans* и *A. pullatus*. Они составили 58 и 76 % всех нападающих комаров. В августе преобладали *A. pullatus* и *A. intrudens*.

Рассмотрим суточную активность отдельных видов комаров. В июне массовые виды *A. vexans* и *A. pullatus* были активны почти круглые сутки. Динамика активности разных видов отличалась (рис. 2). Так, *A. vexans* активно нападал всю ночь, *A. pullatus* имел два пика (в 24 и 5 ч). По сравнению с этими видами, например, *A. beklemishevi* даже в июне встречался лишь утром и днем.

В июле активность разных видов комаров несколько изменилась. Доминировали *A. vexans* и *A. pullatus*, как и в июне. Однако преобладал *A. pullatus*. Его было почти в два раза большем, чем *A. vexans* (см. таблицу). Теперь суточную активность всех нападающих комаров определял ритм *A. pullatus*. Измени-

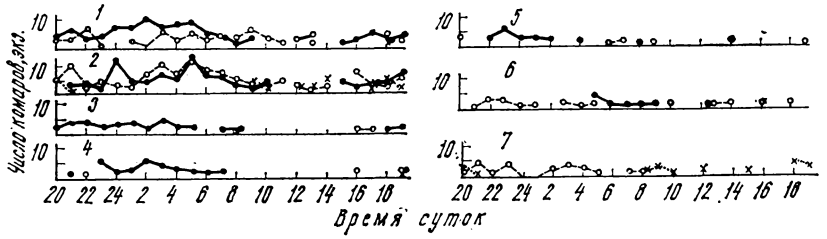


Рис. 2. Суточная активность некоторых видов комаров.

Сплошная линия — активность в июне, *штриховая* — в июле, *пунктирная* — в августе. *1* — *A. vexans*, *2* — *A. pullatus*, *3* — *A. riparius*, *4* — *A. cataphylla*, *5* — *A. excrucians*, *6* — *A. beklemishevi*, *7* — *A. intrudens*.

лась активность и *A. vexans*. В июле, как и в июне, комары этого вида нападали и ночью, но с перерывом в полночь. *A. beklemishevi* в июле встречался уже утром и вечером. Таким образом, разные виды в течение суток и каждый вид в течение лётного сезона ведут себя по-разному. Общую картину суточной активности комаров создает не только соотношение этих видов, но и те небольшие изменения их реакций на абиотические факторы.

Мы сравнили суточную активность кровососущих комаров в Ивдельском районе Свердловской области с такими же данными, полученными в других местах северной тайги [1, 5, 7]. Оказалось, что в одни и те же месяцы года графики, отражающие лёт комаров, были похожи, но сдвинуты один по отношению к другому на несколько часов. Следовательно, прежде чем рекомендовать меры борьбы (с учетом суточной активности комаров), желательно изучить активность насекомых в каждом регионе в разные месяцы их лёта. Данные из других местностей экстраполировать следует осторожно.

Таким образом, у кровососущих комаров при повторяемости картины суточной активности в разные годы выявлена ее изменчивость на протяжении всего периода лёта. Кроме метеорологических факторов, определяющих интенсивность нападения комаров на человека, их активность определяется и принадлежностью к тому или иному виду.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кухарчук Л. П. Кровососущие комары (*Culicinae*).— В кн.: Биологические основы борьбы с гнусом в бассейне Оби. Новосибирск, 1966, с. 9—52.

2. Меньчуков А. Е. В мире ориентиров. М.: Недра, 1973. 319 с.

3. Мончадский А. С. Нападение комаров на человека в природных условиях Субарктики и факторы, его регулирующие.— В кн.: Паразитологический сборник. Л., 1950, т. 12, с. 123—166.

4. Николаева Н. В. Факторы, определяющие активность нападения кровососущих комаров на севере Западной Сибири.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980, с. 15—26.

5. Остроушко Т. С. Кровососущие комары бассейна Печерского

Щугора (Северный Урал).— В кн.: Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск, 1980, 65—80.

6. Сюткина К. А., Котельникова Г. А. О фауне кровососущих двукрылых в районе строительства железной дороги Ивдель — Обь (Северное Зауралье).— Зоол. журн., 1965, т. 44, № 1, с. 60—66.

7. Шарков А. А., Лобкова М. П., Усова З. В. Кровососущие комары и мошки Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карелия, 1984. 115 с.

8. Чагин К. П. Активность нападения комаров на человека и ее суточный ритм в природных условиях Приморского края.— Энтомол. обозрение, 1948, т. 30, № 1—2, с. 109—123.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оценке влияния условий среды на динамику структуры и численность популяций важно проводить анализ, располагая обширными данными многолетних стационарных наблюдений и специальных экологических исследований по составу и изменчивости отдельных внутрипопуляционных группировок животных. Характер групповой структурированности во многом видоспецифичен, что хорошо показывают представленные в сборнике работы, характеризующие динамику экологической структуры ряда видов грызунов, остромордой лягушки и кровососущих комаров. Кроме того, можно полагать, что в основе реакции популяций как на отдельные факторы, так и на их комплексное воздействие (климатические изменения, количество и качество корма, плотностно-зависимые явления при разном уровне питания и пр.) лежат достаточно глубокие межвидовые различия. Они связаны с биологическими и экологическими особенностями отдельных групп и видов животных. У мелких грызунов в разных условиях изменяются скорость роста и развития молодняка, а затем сроки и интенсивность размножения отдельных генераций. Морфофизиологическое своеобразие внутрипопуляционных группировок бесхвостых амфибий формируется в период личиночного развития.

В целом представленные в сборнике материалы показывают, что реакция популяции на то или иное воздействие факторов среды не только зависит от характера и силы этого воздействия, но во многом определяется внутрипопуляционными особенностями возрастной и пространственной структуры, а также функциональными возможностями отдельных морфофизиологически своеобразных группировок. Сочетанность воздействия отдельных факторов среды, в свою очередь, трансформирует экологическую структуру популяции, изменяет функцию воспроизводства популяции, уровень элиминации в отдельных группировках, определяя подъем или спад численности. Эти материалы имеют большое значение для разработки теоретических основ мероприятий по борьбе с вредными видами животных, повышению продуктивности полезных видов и охране природы.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3
Н. Е. Колчева, Г. В. Оленев. Особенности динамики численности и возрастной структуры популяции лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* L.) на Южном Урале . . 5
Н. Л. Добринский. Влияние кормового фактора на динамику основных морфофизиологических показателей рыжей полевки 16
Л. М. Сюзюмова, Н. Л. Иванова, С. И. Гребенникова. Роль питания личинок и плотности их поселений в формировании морфофизиологически своеобразных групп сеголеток остромордой лягушки 26
В. Г. Ищенко, А. В. Леденцов. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций остромордой лягушки 40
Л. М. Сюзюмова, С. И. Гребенникова. Особенности крови у сеголеток остромордой лягушки в зависимости от продолжительности личиночного развития, сроков жизни на суше и сезонных изменений активности . . 52
Е. Л. Щупак, Э. З. Гатиятуллина. Внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки 65
В. Л. Вершинин. Некоторые особенности фенетической структуры группировок остромордой лягушки в условиях промышленного города 74
Л. С. Некрасова. Динамика численности и видового состава кровососущих комаров северной тайги Урала в круглосуточных учетах 80

УДК 599.323.4+599.32

Особенности динамики численности и возрастной структуры популяции лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* L.) **на Южном Урале.** Колчева Н. Е., Оленев Г. В.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

Анализируется возрастная структура и ее связь с численностью на разных фазах популяционной динамики. Рассматриваются вопросы о происхождении, участии в размножении и продолжительности жизни отдельных когорт. Отмечается низкая репродуктивная активность сеголеток и их ранняя консервация.

Динамика численности в популяции лесных мышей в основном зависит от исходной (весенней) численности и демографической структуры группировки перезимовавших, а также значительно варьирующих сроков созревания и участия в размножении молодняка.

Табл. 1. Ил. 2. Библиогр. 14 назв.

УДК 591.13+599.32.4.

Влияние кормового фактора на динамику основных морфофизиологических показателей рыжей полевки. Добринский Н. Л.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

В зимне-весенний период проведен эксперимент в природе с целью выяснения влияния длительной подкормки на величину и характер динамики веса тела, индексов внутренних органов и относительного веса жировых запасов рыжих полевок.

Установлено, что наименьшее воздействие избыточное количество доступного корма оказывает на величину и характер динамики индексов почки и сердца. Наиболее чутко реагируют на изменение кормовых условий органы так или иначе связанные с репродуктивной функцией (надпочечник, семенник, печень). Это же характерно и для жировых запасов полевок. Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод о влиянии кормового фактора на длительность периода размножения рыжих полевок.

Табл. 4. Библиогр. 4 назв.

УДК 591.17+393

Роль питания личинок и плотности их поселений в формировании морфофизиологически своеобразных групп сеголеток остромордой лягушки. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л., Гребенникова С. И.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

В экспериментальных условиях изучалось влияние кормового фактора на рост и развитие личинок остромордой лягушки, содержащихся в условиях различной групповой плотности. Показано, что кормовой фактор оказывает более дифференцированное воздействие на морфогенез отдельных систем, чем плотность. Поэтому в пределах популяции реакция различных физиологических групп может широко варьировать на качественные изменения в корме.

Табл. 3. Ил. 1. Библиогр. 41 назв.

УДК 591.526:597.8

Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций остромордой лягушки. Ищенко В. Г., Леденцова А. В.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

В течение 1980—1985 гг. была изучена динамика численности размножающихся животных и определен возрастной состав популяции остромордой лягушки. Определены роль отдельных генераций в формировании численности популяции и ее динамики, а также время полового созревания особей в обследованной популяции. Установлено отсутствие возрастно-специфической смертности как в зимней спячке, так и в активной жизни отдельных генераций. Показано, что смертность при переходе из одного календарного возраста в другой на разных этапах существования популяции неодинакова, определяется не изменениями численности популяции, а внешними факторами.

Табл. 3. Ил. 4. Библиогр. 19 назв.

УДК 591.17+597

Особенности крови у сеголеток остромордой лягушки в зависимости от продолжительности личиночного развития, сроков жизни на суше и сезонных изменений активности. Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

В экспериментальных условиях сеголетки, личиночное развитие которых проходило в разные сроки, имеют отличия по количеству эритроцитов и лейкоцитов в периферической крови и соотношению клеточных элементов лейкоцитарного профиля. Более четко эти отличия выражены у сеголеток месячного возраста и у личинок, приступающих к метаморфозу. Сезонное угнетение кроветворения у сеголеток одного возраста, но разных сроков личиночного периода, проявляется в разные календарные сроки. Гематологические особенности сеголеток природных популяций во многом зависят от экологических условий роста личинок в отдельных водоемах. Они накладывают отпечаток на гематологические изменения, связанные с продолжительностью развития животных на стадиях личинки. Показатель активности эритропоэза определен по числу встреченных клеток — эритроидных предшественников на 200 лейкоцитов периферической крови.

Табл. 5. Ил. 2. Библиогр. 24 назв.

УДК 591.5:597.8

Внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки. Щупак Е. Л., Гатиятуллина Э. З.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

На большом природном материале показана значительная внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки, выражающаяся как в разнообразии размеров яиц внутри кладок, так и между кладками в пределах водоемов. Обсуждаются возможные последствия такой изменчивости для выживания особей в нестабильных условиях внешней среды.

Табл. 1. Ил. 4. Библиогр. 39 назв.

УДК 591:597.6

Некоторые особенности фенетической структуры группировок остромордой лягушки в условиях промышленного города. Вершинин В. Л.— В кн.: Влияние среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

Анализируется встречаемость дорзомедиальной светлой полосы и некоторые другие особенности группировок *Rana arvalis* Nilss., в разной степени подверженных антропогенному воздействию.

Установлена высокая смертность на ранних этапах личиночного развития в условиях загрязнения, изоляции и фенотипической специфики группировок остромордой лягушки в городской черте, причем некоторые из фенетических особенностей отражают адаптивные изменения в генетической структуре группировок.

Табл. 3. Ил. 1. Библиогр. 23 назв.

УДК 591.5+595.771

Динамика численности и видового состава кровососущих комаров северной тайги Урала в круглосуточных учетах. Некрасова Л. С.— В кн.: Влияние среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987.

В ходе круглосуточных учетов кровососущих комаров в северной тайге Свердловской области выявлены видовые различия лёта комаров, оценена его сезонная изменчивость.

В июне — июле наиболее массовыми видами оказались *Aedes vexans* и *A. pullatus*. Они нападали почти круглые сутки, но графики их лёта различались. В июле суточная активность комаров обоих доминирующих видов изменилась, причем преобладал *A. pullatus*. Его ритм в основном определял ход суточной активности комаров в июле. В августе преобладали *A. pullatus* и *A. intrudens*. При изменчивости картины суточной активности кровососущих комаров на протяжении периода лёта выявлена ее повторяемость в разные годы.

Табл. 1. Ил. 2. Библиогр. 8 назв.