С. С. Шварц, В. Г. Ищенко

ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

СВЕРДЛОВСК, 1971

АКАДЕМИЯ НАУК СССР ● УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 79. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1971

С. С. Шварц, В. Г. Ищенко

ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

Том III

ЗЕМНОВОДНЫЕ

СВЕРДЛОВСК

УДК 591.524 : 597.6/9

В предшествующих томах настоящей серии освещены пути приспособления к условиям Субарктики млекопитающих и птиц. Данное издание посвящено земноводным.

Материал по этой группе наземных позвоночных пока относительно беден, но имеющиеся сведения не только представляют интерес, но и могут быть использованы для анализа общих закономерностей приспособления животных к условиям Крайнего Севера. Во многих случаях эти закономерности проявляются на амфибиях даже с большей отчетливостью, чем на млекопитающих и птицах.

Авторы надеются, что синтез материалов по экологии субарктических земноводных будет стимулировать дальнейшее изучение этой интереснейшей группы.

Настоящую работу следует рассматривать как продолжение предшествующих выпусков, и поэтому авторы специально не останавливаются на характеристике природных условий Субарктики,— она дана в первом томе серии (Шварц, 1963).

ПЕЧАТАЕТСЯ ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ
РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКОГО СОВЕТА
УРАЛЬСКОГО ФИЛИАЛА АН СССР

Памяти
Павла Викторовича
ТЕРЕНТЬЕВА

ГЛАВА 1

Распространение земноводных в Субарктике. Замечания по внутривидовой систематике

Первые систематизированные сведения о северных амфибиях мы находим в капитальной сводке «Fauna Arctica» (1906). В статье известного герпетолога Вернера (Werner, 1906) приводятся интересные таблицы, в которых перечислены виды амфибий и рептилий, заходящие за Полярный круг. В Европе, согласно Вернеру, Полярный круг «пересекают» остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss.) и травяная (*Rana temporaria* L.). При этом для первой указано одно местонахождение — п-ов Канин, а для второй сделано примечание — «всюду». Для Азии указаны те же два вида, но переход *Rana arvalis* за Полярный круг не отмечен (северная точка — г. Туруханск, Западная Сибирь). *Rana temporaria* уже тогда была встречена во многих северных районах Восточной Сибири, а также в г. Обдорске (Салехард). О распространении сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi* (Dyb.) сказано: «Сибирь, от Екатеринбурга до Камчатки, от Иркутска до Верхоянска (66° 34′ с. ш.)». Из американской фауны Вернером отмечены *Bufo lentiginosus* Shaw. (=*Bufo americanus copei* Jar., a. Hensh.) и *Chorophilus triseriatus* Wied. (=*Pseudacris nigrita septentrionalis* Boulenger), — для районов оз. Большое Медвежье, а также *Rana cantabrigensis* Baird. (форт Юкон, Аляска). Для *Rana sylvatica* LeConte пребывание на Севере не указано, так как ее северные формы были описаны в качестве самостоятельного вида (*Rana cantabrigensis*).

К указанной таблице Вернер делает несколько интересных замечаний. Он пишет как о факте, который резко бросается в глаза, но не находит себе объяснения, что многие виды амфибий, распространенные как в Европе, так и в Азии, в Европе переходят Полярный круг, а в Азии — нет. И только один вид — *Rana temporaria* — достигает Полярного круга в азиатской части своего ареала, а *Rana arvalis* переходит за 60° с. ш. Помимо фактической ошибки (*R. arvalis* переходит за Полярный круг), естественной для уровня знаний прошлого века, следует отметить, что различия в распространении амфибий в разных секторах Субарктики объясняются различиями в климате. По словам Вернера, *Rana temporaria* рас-

пространена и в Америке, и здесь она в собственно Субарктику не заходит. Это замечание представляет лишь исторический интерес, так как оно относится к пятнистой лягушке (*Rana pretiosa* Baird. a. Girard). Упомянутые выше виды лягушек и жаб (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *R. cantabrigensis*, *Bufo lentiginosus*, *Chorophilus triseriatus*) автор считает представителями арктической фауны. Вернер делает справедливое замечание, что из всей мировой фауны лишь *Lacerta vivipara* Jacq., *Rana temporaria*, *R. cantabrigensis*, *Hynobius* (Salamandrella) *keyserlingi* могут быть с известной натяжкой названы арктическими формами, поскольку в южных районах Европы они встречаются лишь в горах.

Предполагается, что размеры субарктических амфибий и рептилий (в указанном понимании) меньше, чем более южных форм, но при этом подчеркивается, что фактических данных для обоснования этого предположения нет.

Интересны сведения, характеризующие более северные находки указанных видов. *Rana temporaria* в Норвегии встречается вплоть до мыса Нордкап, в России — до г. Архангельска, р. Печоры и о-ва Колгуева (Житков, 1904). *Rana arvalis* заходит на п-ов Канин (Житков, 1904). Следует особо отметить, что уже Вернер, как мы увидим дальше, совершенно справедливо подчеркивал равнинный характер распространения остромордой лягушки («*Rana arvalis* — животное равнин»). Самая северная точка нахождения углозуба, по Вернеру, — г. Верхоянск, *Rana cantabrigensis* — форт Юкон, форт Симпсон, оз. Б. Медвежье. Обыкновенная гадюка (*Vepera berus* L.), по Вернеру, лишь в одном месте пересекает Полярный круг (в Финляндии доходит до 67° с. ш.).

Вернер особо подчеркивает, что европейские виды амфибий и рептилий, проникающие далеко на Север, встречаются и высоко в горах. Так, гадюка встречается на высоте до 2750 *м* над ур. м. (Швейцария), живородящая ящерица — 3000 *м* (Балканы), *Rana temporaria* — 3000 *м* (Альпы).

Обобщая приведенные данные, Вернер отмечает, что только представители рода *Rana* переходят Полярный круг в Европе, Азии и Америке, а циркумполярных видов холоднокровных животных нет. Он с изумительной прозорливостью пишет далее, что хотя о заходах за Полярный круг в Азии имеются сведения лишь по *Rana temporaria*, они возможны также и для *Rana arvalis*. Затем, в заключении, он связывает различия в характере распространения амфибий и рептилий в Европе и в Азии с более суровым климатом Азии и тем самым снимает свой вопрос, поставленный им в начале статьи. Однако, как мы увидим далее, автор явно ошибается, когда он в категорической форме пишет, что у земноводных «приспособления к арктическому климату отсутствуют», и сводит биологическую специфику северных форм к длинной зимней спячке. Морфологических отличий между северными и более южными формами амфибий, согласно автору, нет.

Работа Вернера явилась синтезом ряда предыдущих исследова-

ний, к числу которых прежде всего следует отнести монографию Нильсона (Nilsson, 1842), работы Бедряги (Bedriaga, 1891, 1897), Буленже (Boulenger, 1882), Никольского (1905), Шрейбера (Schreiber, 1875), Житкова (1904). Первые указания в литературе о находках амфибий на Аляске встречаются в дневниках Л. А. Загоскина, опубликованных впервые в 1847—1848 гг. («Пешеходная опись», 1956) и в обширной монографии Копа (Cope, 1889). Проникновение *Rana sylvatica* дальше всех остальных видов земноводных на север в Америке (*Rana cantabrigensis*) обращало на себя внимание и более поздних авторов (Stejneger, Barbour, 1917; Wright, Wright, 1949; Logier, Toner, 1955). В то же время отмечалось проникновение к южным границам Субарктики (к северным границам канадских лесных формаций) и таких форм, как *Bufo americanus copei* (Logier, Toner, 1955), *Bufo woodhousei hemiophrys* — оз. Б. Медвежье (Gunther, 1858), *Pseudacris nigrita* (*Chorophilus triseriatus* Вернера) — оз. Б. Медвежье, форт Норманн, форт Резолюции (Boulenger, 1882; Preble, 1908), *Rana palustris* (Preble, 1902). Из североамериканских видов рептилий ни один не подходит к северным границам леса.

Таким образом, возможно проникновение в Субарктику в принимаемых нами границах (Шварц, 1963) видов *Rana sylvatica*, *R. palustris*, *Bufo americanus*, *B. woodhousei*, *Pseudacris nigrita* в Северной Америке и *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *Hynobius keyserlingi*, *Lacerta vivipara* — в Евразии. Однако лишь *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *R. sylvatica*, *Hynobius keyserlingi* образуют в Субарктике стабильные и относительно многочисленные популяции, причем дальше всех, по-видимому, проникает углозуб.

До недавнего времени существовало представление, что дальше всех в Субарктику проникает *Rana temporaria*, до 71° с. ш. (Hock, 1956). Столь далекое проникновение *Rana temporaria* на север в Европе понятно — сказывается влияние теплого морского течения на климат севера Скандинавского п-ова. Руководствуясь ландшафтными критериями, однако, более северным видом следует признать остромордую лягушку, так как в азиатской части ареала она проникает на север гораздо дальше травяной. Наши данные показывают, что в более холодных секторах Субарктики *Rana temporaria* не идет дальше широты Полярного круга (Полярный Урал), в то время как *Rana arvalis* обычна в северных районах лесотундры (р. Хадыта) и южных районах тундры (мыс Слинкина и мыс Боткина, Обская губа). *Hynobius keyserlingi* проникает в Субарктику, по-видимому, во многих ее секторах, однако данные об этом скудны. Имеются сведения о том, что он встречается на Колыме (Strauch, 1870) и, с другой стороны, в Архангельской области (Назаров, 1968). Нами он неоднократно встречен на Полярном Урале и Южном Ямале (Шварц, 1959; Топоркова, Шварц, 1960; Ищенко, 1964; Амстиславский и др., 1968).

Лесная лягушка, *Rana sylvatica*, обычна на Аляске, — в районах Нулато (Cope, 1889), Кианы, Беттлза, фортов Юкон и Фэрбен-

кса (Hock, 1956) и на п-ове Лабрадор, выходит на западное побережье залива Унгава (Hantzch, 1931; Hildebrandt, 1949). В Канаде этот вид обычен в районах фортов Гуд-Хоп, Норманн (Preble, 1908) и оз. Б. Медвежье (Gunther, 1858).

Сведения, отражающие таксономическую специфику субарктических популяций амфибий, скудны. Географическая изменчивость *Rana temporaria* изучена Л. Я. Топорковой (1966), в том числе и на нашем материале. Ею показано, что с продвижением на Север относительные размеры голени (в сравнении с длиной бедра) увеличиваются: при прижимании голеней к бедрам и расположении бедер перпендикулярно к продольной оси тела голеностопные суставы заходят друг за друга примерно у 79% особей (Топоркова, Зубарева, 1965). Л. Я. Топоркова отмечает также, что для травяной лягушки характерно и некоторое увеличение максимальных размеров тела. Так, самая крупная особь (из $n=139$) с Полярного Урала имела длину тела 84,4 *мм*, а с Южного и Среднего — соответственно 80,4 и 74,3 *мм* (Топоркова, 1966).

Специфичность северных популяций *Rana arvalis* оказалась выражена намного резче. Особи из-под городов Архангельска и Березова были описаны в качестве самостоятельного подвида *Rana arvalis* (*terrestris*) *issaitschikovi* Terentjev (Терентьев, 1927). Сведениями по географической изменчивости этого вида на Урале мы обязаны также Л. Я. Топорковой. Согласно ее данным, северные *Rana arvalis* характеризуются мелкими размерами тела по сравнению с более южными, что противоречит результатам наших исследований. Северные остромордые лягушки имеют относительно короткие конечности. При соединении бедер с голенями голеностопные суставы заходят друг за друга у 60—70% особей из южных популяций и лишь у 15—20% особей — из северных.

Северные популяции *Rana sylvatica* не выделяются в качестве самостоятельного подвида, однако из всех форм этого вида лишь *R. s. cantabrigensis* проникает в Субарктику. Географическая изменчивость лесной лягушки достаточно полно изучена Мартофом и Хамфри (Martoff, Humphries, 1959). Авторами установлено, что северные особи *Rana sylvatica* характеризуются меньшим количеством поперечных полос на голенях, более мелкими средними размерами тела, коротконогостью (голень составляет менее 47% длины тела, в то время как у южных лесных лягушек ее индекс равен 55% и более. Все это позволило авторам выделить особый, аляскинский тип *Rana sylvatica*. Более северные популяции характеризуются также относительно крупными размерами тела самцов по сравнению с самками.

Для *Hynobius keyserlingi* каких-либо отличий в окраске, размерах и пропорциях обнаружить не удалось. Создается впечатление, что особи с Южного Ямала, Полярного и Среднего Урала внешне практически не отличимы.

В характере изменчивости амфибий на Крайнем Севере трудно обнаружить общие тенденции, в противоположность птицам и мле-

копитающим (Шварц, 1963; Данилов, 1967) [1]. Поэтому мы ограничиваемся формальной характеристикой таксономических особенностей обследованных популяций. Как будет показано дальше, биологическое (в широком смысле слова) своеобразие субарктических популяций, выраженное достаточно отчетливо, не отражается в тех признаках, с которыми работают систематики. Отличия северных амфибий в размерах тела являются, по-видимому, прямым выражением их экологических особенностей и поэтому будут рассмотрены в следующих главах.

---

[1] Коротконогость — общая особенность всех субарктических *Rana*, но дать экологическую оценку этого признака трудно. Возможно, что он определяется характером роста северных амфибий.

ГЛАВА 2

Характер освоения субарктических территорий

Общее представление о распространении земноводных и пресмыкающихся в субарктической Палеарктике дает сводная таблица в книге П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949). Соответствующие данные по Америке достаточно полно изложены в сводке Логье и Тонера (Logier, Toner, 1955). Анализ представленных в этих сводках материалов показывает, что ни один из видов рептилий существенной роли в субарктических биоценозах не играет. Только живородящая ящерица (*Lacerta vivipara*) в отдельных секторах Субарктики (Европейский Север) проникает в южные ее районы[1]. О редкости этого вида даже в южной лесотундре свидетельствуют и наши данные (за 11 лет работы на Полярном Урале и п-ове Ямал нами было добыто только 4 экземпляра этого вида). Проникновения гадюки в зону лесотундры возможны, но в собственно тундровых и лесотундровых растительных ассоциациях она ни разу не встречена. Таким образом, говорить о путях приспособления рептилий к Субарктике нельзя, и эта группа из нашего обзора исключена[2].

---

[1] Заслуживает проверки указание Вернера на нахождение этого вида на о. Колгуев (Werner, 1906).

[2] Приводим краткие данные, позволяющие судить о некоторых биологических особенностях живородящей ящерицы при ее проникновении в Субарктику.

Этот вид встречен нами в нижнем течении р. Соби (левый приток р. Оби), на Полярном Урале, в районе ст. Красный Камень, и в среднем течении р. Аксарки (правый приток дельты р. Оби).

Все особи встречены на возвышенных, сухих, хорошо освещенных и прогреваемых местах, расположенных в непосредственной близости от леса. Во всех случаях это были крупные особи (длина тела варьирует от 53 до 68 *мм*, при весе тела от 3,2 до 7 *г*).

Сроки пробуждения от спячки и начала размножения нами точно не определены, но при вскрытии особи, пойманной 2 июля 1965 г. на Полярном Урале, было установлено, что это беременная самка, содержащая 9 эмбрионов с максимальной длиной 7,4 *мм*. Самцы, пойманные в середине июня в нижнем течении р. Соби, имели семенники размером 6—7,2 *см*. У добытых животных относительные размеры сердца варьируют от 2,86‰ (у беременной самки) до 3,44‰; почки — от 2,19 до 4,47‰, кишечника — от 70,8 до 111%. В течение лета животные довольно быстро накапливают резервные питательные вещества,— относительный вес печени от 27,8‰ в середине июня увеличивается до 38,1‰ к 10 июля.

Из земноводных 4 вида проникают в Южную Субарктику и образуют здесь стабильные популяции. Изучение путей их приспособления к условиям существования на Крайнем Севере — главная задача этой работы.

***Rana arvalis* Nilss.** Так как точные данные о распределении этого вида по биотопам в литературе почти полностью отсутствуют, наше описание основано на материале, полученном в результате исследований на Полярном Урале и п-ове Ямал.

Основная особенность проникновения остромордой лягушки в северные районы — это распространение ее исключительно на равнине [3]. Эта особенность выражена очень ярко — остромордая лягушка не только не идет в горы, но не проникает даже в долины горных рек в низовьях. Наши многолетние исследования на р. Соби показали, например, что на всем протяжении реки встречается только травяная лягушка и лишь в 10—15 *км* от устья встречены отдельные особи *Rana arvalis*.

Работы по изучению характера распределения остромордой лягушки по биотопам проводились в следующих пунктах: горная р. Собь, р. Аксарка (впадает в р. Обь в 50 *км* ниже г. Салехарда, глубоководная и медленно текущая река, берущая свое начало в предтундровом редколесье на широте Полярного круга); поросшие ивняком и ольхой острова в дельте р. Оби, близ пос. Лабытнанги (р. Выл-посл); р. Лонгот-юган (горная, текущая в р. Обь с Полярного Урала, с берегами, покрытыми лиственнично-березовым редколесьем, выходящим в тундру). Большой материал был собран на р. Хадыта-яха, левом притоке р. Оби, берущей свое начало на Центральном Ямале. Несмотря на то, что все течение реки приходится на зону северной лесотундры и тундры, в силу определенных физико-географических и почвенных условий берега р. Хадыты покрыты лесом, местами напоминающим тайгу. В древостое доминирующее положение занимают лиственница и береза. Лиственница и ель достигают 15-метровой высоты при максимальном диаметре около 50 *см*. В подлеске и по берегам водоемов много кустарников: ольха, ивы, карликовая береза, рябина, шиповник. Богато представлены злаки, осоки; обычна чемерица и раковая шейка. Зонтичные нередко достигают высоты человеческого роста. Максимального развития лесная растительность достигает в среднем течении реки — от фактории Хадыта до фактории Харвота (Шварц, Добринский, 1966). Нами обследованы также места обитания остромордой лягушки в районах мыса Слинкина, мыса Боткина и нижнего течения р. Ядаяхода-яха (левый берег Обской губы). Эти пункты расположены в зоне типичной тундры, лишь по берегам р. Ядаяхода-яха встречаются отдельные редкие деревья

---

[3] Даже в тайге этот вид не идет в горы выше 610 *м* (Терентьев, Чернов, 1949), а в Заполярье никогда не встречается уже на высоте 200—300 *м* над ур. м.

и небольшие кустарники, за полосой которых простирается типичная мохово-лишайниковая и лишайниковая тундра.

Характер распределения по биотопам остромордой лягушки в этих пунктах одинаков, поэтому мы даем общее их описание.

Основной тип местообитаний — мелкие (с площадью водного зеркала до 150 *м*² при глубине до 0,5 *м*) замкнутые водоемы, расположенные в островках леса, в кустарниках и даже непосредственно в тундре (мыс Слинкина). Эти водоемы очень хорошо прогреваются. В частности, именно в таких водоемах встречаются лягушки на крайнем северном пределе своего распространения (Ядаяхода-яха, мыс Слинкина, мыс Боткина). В период пониженной численности лягушки обитают в водоемах только этого типа. В первый период работы у нас создалось впечатление, что они водятся только здесь. Оно оказалось ошибочным. В годы же с более высокой численностью лягушки живут в водоемах иных типов, в частности в мелководных частях больших и глубоких озер. Летом 1968 г. в прибрежных зарослях осок и хвощей на большом озере в пойме р. Хадыты было обнаружено много головастиков, встречались также и взрослые особи. Обитание лягушек в таких водоемах, видимо, имеет большое значение для поддержания численности популяции, так как мелкие водоемы даже в условиях Крайнего Севера нередко высыхают, что ведет к массовой гибели развивающихся личинок.

Различия в условиях развития головастиков в водоемах разных типов будут проанализированы нами в главе, посвященной размножению амфибий в Заполярье. И, наконец, третий тип водоемов, в которых обычно обитают личинки остромордой лягушки, — небольшие, но глубокие, до 1,5 *м*, замкнутые пруды. Они не высыхают, в прибрежной части хорошо прогреваются. Водоемы такого типа с большим количеством личинок остромордой лягушки замечены и среди леса в пойме р. Хадыты.

Численность остромордой лягушки в Заполярье низка. Лишь местами и в отдельные годы она становится довольно многочисленной. Так, в 1959 г. на участке поймы р. Хадыты (около 20—25 *км*) нами было поймано около сотни лягушек этого вида. Есть основания полагать, что это наблюдение характеризует максимальную численность лягушек на Крайнем Севере. В отличие от лесостепных районов, большинство водоемов, пригодных для икрометания, остаются незанятыми, а в период размножения поющие самцы встречаются значительно реже. Так, например, в 1967 г. на крайнем северном пределе распространения *Rana arvalis* (мыс Слинкина, Ядаяхода-яха) расстояние между токующими самцами измерялось километрами (в лесостепи нам приходилось наблюдать до сотни самцов на гектар).

Во всех без исключения случаях лягушки заселяют водоемы с богатой водной растительностью, служащей основным источником корма головастиков. Фауна гидробионтов подобных водоемов богата. Из насекомых преобладают жуки семейства Dytiscidae: *Eriglenus*

labiatus (Brahm), прудовики *Colymbetes dolabratus* Pk. и *C. payhulli* Er., лапландский плавунец (*Dytiscus lapponicus* Gyll.), полоскун (*Acilius sulcatus* L.), поводень (*Graphoderes bilineatus* Geg.), тинник (*Ilybius similis* Thoms.) и гребец (*Agabus serricornis* Pk.). Обычны также личинки стрекоз, пиявки. Из моллюсков встречаются катушки *Planorbis planorbis* L., *Pl. corneus*, прудовики *Limnaea pereger* (Mull.), *L. zebrella* (Dyb.), а также *Anisus acronicus* (Fir.). Из ракообразных обычны Ostracoda и в большой массе встречаются щитни (*Apus*).

Rana temporaria **L.** Обитают только в горных частях обследованных нами районов, а именно на Полярном Урале, где ее можно считать обычной. Этот вид доходит по горам до 67° 05′ с. ш. Взрослых особей в течение всего сезона можно заметить повсеместно, как близ временных водоемов, так и по берегам озер. Что касается головастиков и молодняка, то они встречались лишь в небольших лужах, канавах вдоль железной дороги и других временных водоемах. Все эти водоемы замкнутые (образованы или за счет снеготаяния, или в результате спада вешних вод) и являются слабопроточными лишь в первые дни их образования. Глубина их редко превышает 0,5 *м*. Интересны прямые наблюдения, показывающие, что и в условиях лесотундровой зоны возможна массовая гибель головастиков, вызванная пересыханием водоемов. В 1968 г., в условиях относительно холодного даже для Полярного Урала лета, травяные лягушки в обычно занимаемых ими водоемах икру не откладывали, а использовали для этой цели мелкие, быстро прогреваемые водоемы, которые летом, как правило, зарастают осоками, частично злаками. Именно эти водоемы в середине — конце июля пересохли, и головастики погибли.

Взрослые особи встречались также на островах в среднем течении р. Соби. Древостой на этих островах развит слабо и представлен отдельными лиственницами; обычны карликовая береза, ива, морошка, черника, голубика, щавель, полярный мак. В этих местах лягушки нередко попадают в рыбачьи сети на неглубоких местах реки. В заболоченных участках плоскогорий лягушек не обнаружено. Здесь необходимо отметить, что в условиях Южного, Среднего и отчасти Северного Урала на горных болотах, расположенных у верхней границы лесного пояса, травяная лягушка нередко встречается в очень больших количествах. На Полярном Урале на протяжении многолетних наблюдений *Rana temporaria* на горных болотах встречена не была, несмотря на наличие подходящих мест обитания, в том числе и постоянных водоемов. Очевидно, это связано с более коротким, «летним» периодом в этих местах из-за позднего схода снега и сопутствующих явлений.

Rana sylvatica **LeConte.** Наиболее обстоятельными сведениями по биологии лесной лягушки мы обязаны исследованиям, проведенным сотрудниками университета Аляски (Herreid, Kinney, 1967). Они пишут следующее: «Лесная лягушка, *Rana sylvatica*, исключительное земноводное. В Западном полушарии она проникает на

Север дальше любых других холоднокровных позвоночных». Авторы указывают, что *Rana sylvatica* встречается в водоемах разных типов. Это и озера с заболоченными берегами, и некрупные водоемы — от 2—10 до 30 *м* в поперечнике. Глубина некоторых из них доходит до 2 *м*. Характерное окружение водоемов — багульник, сфагнум, береза, ивы, ольха, хвощи. Дно водоемов нередко лишено подстилки (песок, гравий). Некоторые из них к моменту метаморфоза исчезают полностью. Производит впечатление то, что по характеру распределения по биотопам этот вид сходен с *Rana arvalis*.

Hynobius keyserlingi **(Dyb.).** Несмотря на то, что находки углозуба в тундре весьма многочисленны (см. гл. 1), конкретные сведения о типах заселяемых им в тундре водоемов отсутствуют.

Нами углозубы добыты по всему обследованному району, в том числе в водоемах, отличающихся от тех, в которых живут лягушки. В частности, на Полярном Урале углозуб был встречен лишь в наиболее глубоких частях водоемов. Особи, добытые в 1959 г. на р. Хадыте и в 1968 г. на р. Лонгот-юган, держались по берегам озер, окруженных тундровой растительностью. Здесь личинки углозуба встречались совместно в головастиками остромордой лягушки.

О численности углозуба в субарктических водоемах говорят такие данные. В 1959 г. на участке длиной около 10 *м* берега одного из озер в пойме р. Хадыты за 3 дня было добыто 14 особей. В 1967 г. на участке берега 25—30 *м* (озеро в пойме р. Лонгот-юган) в течение одного дня в ловчие сосуды попалось 10 углозубов. Для сравнения заметим, что на Среднем Урале в водоемах, заселенных углозубом, на участке берега 10—15 *м* за один день удается собрать до 100 особей.

Для того чтобы оценить специфичность условий существования амфибий на Крайнем Севере, необходимо привести некоторые сведения, характеризующие гидрологический режим водоемов, ими заселяемых [4].

В условиях Южного Ямала и Полярного Урала вскрытие водоемов и таяние снега происходит во второй декаде июня. В это же время прекращаются и заморозки, минимальная температура воздуха доходит до —2°, а почвы — до —4°. Таким образом, лишь в середине июня возможно пробуждение амфибий от зимней спячки. Температура воды во второй половине июня колеблется от +4 до +13°, в июле — от 0 до +22°, но обычно удерживается в пределах 10—15°. В третьей декаде августа уже отмечаются заморозки (до —4°) на почве и появляется снег. Таким образом, вегетационный период в этих районах длится примерно 65 дней. В отдельные годы он может значительно сокращаться. Так, в 1968 г. 5 июля по берегам водоемов снег лежал еще в больших количествах.

---

[4] Общая климатическая характеристика Субарктики и, в частности, обследованных нами районов дана в первом томе данной серии.

Водоемы Аляски, заселяемые *Rana sylvatica*, вскрываются значительно раньше — 26 апреля — 18 мая (Kessel, 1965). Суточные колебания температуры воды в конце мая — от +2 до +14°, в середине июня — от +7 до +22°, а в середине июля — от +8 до +26°. В некоторых водоемах в середине июля температура воды не опускается ниже +15°. В мае минимальная температура воды колеблется от +2 до +14°, максимальная — от +12 до +25°, в июле — соответственно от +3 до +7° в разных водоемах и от +20 до +27°. Последний заморозок в районе Фэрбенкса весной отмечался (данные за несколько десятилетий) 29 мая, а первый осенний — 26 августа. Таким образом, вегетационный период составляет около 90 дней.

В целом для субарктических водоемов, заселяемых земноводными, можно считать характерными резкие суточные колебания температуры, однако в Палеарктике средние температуры (судя по колебаниям суточным) заметно ниже и вегетационный период намного короче, что, естественно, должно найти отражение в специфике субарктических земноводных Палеарктики по сравнению с *Rana sylvatica*.

◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆

ГЛАВА 3

Питание

Для земноводных, заходящих в Заполярье, характерно отсутствие резко выраженной периодичности суточной активности. И на Полярном Урале, и на Южном Ямале травяные и остромордые лягушки встречались в любое время суток. Что касается сибирского углозуба, то он, по-видимому, сохраняет характерную для него в таежной зоне суточную циклику активности, так как все особи, добытые нами, попадались в ловчие цилиндры только в ночное время. Отсутствие суточной циклики активности лягушек должно отразиться на их рационе.

Уже первые наблюдения, проведенные нами на п-ове Ямал в 1957—1958 гг., показали, что кормовой рацион субарктических популяций остромордой лягушки своеобразен. Эти наблюдения были обобщены следующим образом: «Обращает на себя внимание относительно большая доля водных беспозвоночных в кормовом рационе лягушек. В их желудках в относительно большом числе, помимо наземных насекомых (жужелицы, листоеды и их личинки, гусеницы) и других беспозвоночных (моллюски, дождевые черви), были обнаружены пиявки и личинки стрекоз. Видимо, это следует рассматривать в качестве существенной биологической особенности субарктических амфибий. В степной зоне даже типичные водные виды амфибий (озерная лягушка) питаются преимущественно наземными насекомыми. В Заполярье типичный наземный вид в значительной степени кормится в воде» (Шварц, 1959, стр. 393).

Этот вывод нашел подтверждение в более обширном исследовании Л. Я. Топорковой и Э. Л. Зубаревой (1965). Их материалы представлены в табл. 1. Из 260 обследованных желудков остатки пищи были обнаружены только в 155, а именно в желудках тех особей, которые были пойманы после 20 июня, когда большинство травяных лягушек закончило размножение. Таким образом, у *Rana temporaria* в Заполярье «брачный пост» выражен довольно ярко.

Основу питания составляют наземные насекомые, в частности жужелицы и листоеды. Однако нередко в желудках встречаются

ТАБЛИЦА 1

Содержимое желудков *Rana temporaria*, отловленных на Полярном Урале

Отряд, семейство, род, вид	Колич. желудков, в которых встречено	Колич. экземпляров
Отр. Coleoptera — жуки		
Сем. Dytiscidae — плавунцы		
Acilius sulcatus L.	2	3
Hydaticus transversalis Pont.	6	9
Сем. Hydrophilidae — водолюбы		
Hydrobius fuscipes L.	1	1
Сем. Carabidae — жужелицы		
Amara aenea Deg.	32	112
A. plebeja Gyllh	8	36
Carabus sp.	4	4
Chlaenius sp.	16	25
Platysma sp.	4	4
Сем. Elateridae — щелкуны	1	1
Сем. Silphidae — мертвоеды		
Thanatophilus rugosus L.	1	1
Сем. Chrysomelidae — листоеды		
Chrysomela graminis L.	5	5
Ch. staphylea L.	3	4
Orsodacne cerasi L.	14	65
Melasoma tremulae F.	1	1
Cryptocephalus octopunctatus Scop.	2	2
Chrysomela sp.	1	1
Сем. Coccinellidae — божьи коровки	1	1
Отр. Plecoptera — веснянки	8	13
Отр. Diptera — двукрылые	3	5
Отр. Lepidoptera (личинки)	6	11
Кл. Arachnoidea — пауки (мелкие виды)	15	17
Моллюски — водные формы	3	12
Растительные остатки	11	—
Камни, песок	3	—

и водные животные (плавунцы и моллюски). В желудках 11 особей отмечены части растений: листья карликовой березы, хвоя ели и лиственницы. Водные формы составляют 14% от общего количества пищи, найденной в желудках. Из наземных форм 46,7% являются дневными и 53,3% — ночными (Топоркова, Зубарева, 1965).

Более тщательно были проанализированы желудки *Rana arvalis*, собранных нами в июле—августе 1959 г. в пойме р. Хадыта-яха и в июле 1967 г. в районе мыса Слинкина и в нижнем течении р. Аксарки. Собранный материал был обработан сотрудником нашей лаборатории Ю. И. Новоженовым, полученные при этом результаты сводятся к следующему (табл. 2). В желудках лягушек явно преобладают представители семейства жужелиц — не менее 24 видов. Они не обнаружены лишь в 16 желудках. В 68% желудков выявлены представители указанной группы. Среди них были очень крупные хищники рода *Carabus* (20—23 *мм* длиной), много

ТАБЛИЦА 2

Содержимое желудков *Rana arvalis*, отловленных на ямальском Севере

Отряд, семейство, род, вид	Колич. видов	Колич. желудков, в которых встречено	Колич. экземпляров
Отр. Coleoptera — жуки			
Сем. Carabidae — жужелицы			
Pterostichus	6—7	18	31
Patrobus	1—2	15	31
Calathus melanocephalus L.	—	3	7
Nebria gyllenhali Schonb.	—	2	9
Clivina fossor L.	—	3	3
Notiophilus biguttatus F.	—	3	3
Amara	1	2	2
Carabus	1	1	2
Agonum	1	2	4
Elaphrus	1	2	2
Bembidion	1	1	1
Leistus	1	1	1
Неопределенные виды	6—8	8	15
Сем. Staphylinidae — хищники	5—7	24	110—120
Сем. Cantharidae — мягкотелки			
Absidia pilosa Pk.	—	2	11
Rhagonycha limbata Thoms	—	3	4
Cantharis	2	3	3
Сем. Curculionidae — долгоносики			
Notaris aethiops F.	—	3	3
Lepyrus arcticus Pk.	—	1	1
Polydrosus	1	1	5
Otiorrhynchus	1	1	1
Неопределенные виды	3	5	9
Сем. Chrysomelidae — листоеды			
Phytodecta pallidus L.	—	2	2
Prasocurus phellandrii L.	—	2	2
Plagiodera versicolor Laich.	—	1	1
Chrysomela graminis L.	—	1	1
Lochmaea	1	1	1
Неопределенный вид	1	1	1
Сем. Elateridae — щелкуны			
Harminius undulatus Deg.	—	1	1
Неопределенные виды	2	2	3
Сем. Byrrhidae — пилюльщики			
B. pustulatus Forst	—	1	1
B. pilula L.	—	1	1
Сем. Dytiscidae — плавунцы			
Graphoderes	1	1	1
Ilybius	1	2	2
Agabus	1	1	1
Gaurodytes	1	1	2
Неопределенный вид	1	1	1
Сем. Hydrophilidae — водолюбы			
Неопределенный вид	1	1	2
Отр. Diptera — двукрылые			
Неопределенные виды	2—3	6	14
Сем. Syrphidae — журчалки	1	1	12

Таблица 2 (окончание)

Отряд, семейство, род, вид	Колич. видов	Колич. желудков, в которых встречено	Колич. экземпляров
Сем. Tipulidae — долгоносики	1—2	2	3
Сем. Culicidae — комариные	1—2	3	6
Сем. Muscidae — настоящие мухи	4—5	4	9
Отр. Lepidoptera — бабочки			
Неопределенные виды	1—2	2	2
Сем. Noctuidae — совки	1—2	2	3
Отр. Hymenoptera — перепончатокрылые			
Сем. Tenthredinidae — пилильщики	—	—	—
Lygaeonematus wesmaeli Tischb.	—	1	1
Неопределенные виды	2—4	4	6
Сем. Braconidae	5—10	10	12
Сем. Ichneumonidae — наездники	2—5	5	6
Неопределенные виды из паразитических перепончатокрылых	2—5	5	5
Отр. Homoptera — равнокрылые			
Сем. Cicadellidae — кобылочки	1—2	4	6
Отр. Trichoptera — ручейники			
Сем. Limnophilidae	1—2	2	2
Отр. Odonata — стрекозы			
Сем. Aeschnidae — коромысла	1	1	1
Пауки (мелкие виды)	—	16	30
Succinea — моллюски	1	2	2
Одни растительные остатки	—	5	—

видов из рода *Pterostichus*, по-видимому, наиболее типичных обитателей тундровых ландшафтов, и мелкие виды из родов *Elaphrus*, *Bembidion*, *Notiophilus* и других, встречающихся обычно по берегам пресных водоемов. В 48% желудков обнаружены представители другого семейства наземных жуков, хищников-стафилинид. Встреченные формы их характеризуются исключительно мелкими размерами (от 2 до 6 *мм*), крупные же виды составляют значительно меньшую долю содержимого желудков. Согласно Ю. И. Новоженову, отсутствие многоярусного растительного покрова и связанных с ним насекомых-фитофагов делает остромордую лягушку в условиях тундровых биоценозов пожирателем в основном хищных и паразитических насекомых (отряд Hymenoptera), в то время как в пище *Rana arvalis* в лесной и других зонах часто встречаются гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, прямокрылые, клопы, листоеды и другие вредители растительности, а также муравьи и значительно чаще моллюски (Терентьев, 1950; Шварц, 1948). Однако типичные обитатели древесно-кустарниковой и особенно травянистой растительности также входят в рацион питания полярной *Rana arvalis*. Особенно характерно их наличие в желудках лягушек, добытых в пойме р. Хадыты, где сформировался своеобразный оазис леса среди тундры. У особей из этого района встречены такие типичные для лесной зоны виды, как лиственничный пилильщик (*L.*

wesmaeli Tischb.), повреждающий подрост лиственницы, долгоносики *Lepyrus*, *Otiorrhynchus*, *Polydrosus* — всегда связанные с древесной растительностью, листоеды *Chrysomela graminis*, *Lochmaea* и ряд других фитофагов.

Ряд дополнительных сведений по питанию остромордой лягушки в Заполярье мы получили при обработке Ю. И. Новоженовым желудков *Rana arvalis*, собранных в июле 1968 г. в нижнем течении рек Соби и Лонгот-юган.

Следует отметить, что в желудках лягушек найдены такие типичные обитатели тундры, как мертвоед *Thanatophilus lapponicus* F., листоед *Chrysomela tolli* Jacobs. Кроме того, в состав рациона *Rana arvalis* входят и другие насекомые — мертвоеды *Th. dispar* Hbst. и *Phosphuga atrata* L., листоед *Plateumaris discolor* Pr., жужелицы *Diachila polita* Gyll., *Pelophila borealis* Ph., представители рода *Trechus*, *Agonum versutum* Gyll. Интересны находки в желудках лягушек божьих коровок *Anisisticta strigata* Thunb. Обращают на себя внимание клопы-водомерки (Hydrometridae), как водные формы, взрослые формы веснянок, большое количество листоверток (Tortricidae), пауки и сенокосцы. Листовертки встречены в желудках вместе с листьями, склеенными паутиной, что, на наш взгляд, свидетельствует о высокой способности заполярных лягушек к активным поискам корма.

Работа, проведенная Ю. И. Новоженовым, подтвердила частую встречаемость водных насекомых в желудках субарктических амфибий. Причем это не только гидрофилы, способные к миграциям, как например жуки-плавунцы (гребец, тинник, поводень), но и их личинки, а также личинки водолюбов и стрекозы (которые могут быть собраны только в воде) [1].

Еще одной особенностью питания *Rana arvalis* в условиях Субарктики является наличие в пище растительных остатков (Топоркова, Шварц, 1960). Первоначально попадающиеся в их желудках растительные остатки (хвоя ели и лиственницы, листья злаков, мох, семена покрытосеменных) не привлекали нашего внимания и рассматривались в качестве случайных попаданий (Терентьев, 1950). Однако из обследованных желудков 10% оказались полностью заполненными растительными остатками, причем в этих желудках совершенно отсутствовали остатки насекомых и другой животной пищи. На основании этого остается предположить, что либо растительная пища входит в рацион питания этого вида, либо она используется для профилактики от внутренних кишечно-желудочных паразитов. Высокая активность амилаз северных амфибий (Шварц, 1968, см. также заключительный раздел этой главы) делает первое предположение весьма вероятным. Во всяком слу-

[1] Можно было бы предполагать, что лягушки поедают водных насекомых, обсохших на берегу при спаде воды. Однако этот фактор на юге должен иметь большее значение, чем на севере, чего в действительности не наблюдается. С другой стороны, водные насекомые обнаруживаются в желудках лягушек в период подъема воды (ранней весной).

чае, встречаемость лягушек, желудки которых набиты хвоей лиственницы, полностью исключает возможность объяснения описанных наблюдений случайностью.

ТАБЛИЦА 3

Относительные размеры внутренних органов северных и южных *Rana arvalis*

Место сбора	*n*	Вес тела, *г*	Индекс печени, ‰	Индекс кишечника, %	Индекс поджелудочной железы, ‰
Река Хадыта, июль—август 1959 г. . . .	90	14,3	62,1±2,4 (28,4—124,0)*	175,7±4,4 (72—286)	2,80±0,14 (1,29—4,30)
Пос. Ямбура, июль 1956 г.	7	15,6	54,2±2,2 (45,1—63,9)	152,4±8,7 (128—180)	— —
Река Аксарка, июль 1967 г.	20	11,1	49,4±2,5 (32,6—77,7)	176,7±6,0 (132—216)	3,38±0,23 (2,08—5,74)
Мыс Слинкина, июль 1967 г.	7	14,7	59,6±5,0 (35,1—75,6)	155,6∓12,8 (111—214)	2,80±0,25 (2,15—3,68)
Курганская область . .	—	—	41,5±3,4	206	2,50±0,13

* В скобках указаны лимиты.

Что касается питания углозуба, то здесь мы не располагаем полными данными, но предварительный анализ показал, что из четырех обследованных желудков в трех обнаружены остатки жуков, в двух — моллюски, в одном — дождевой червь и в одном — личинки комаров. Последняя находка представляет особый интерес, так как свидетельствует о том, что и углозубы могут питаться в воде вне периода размножения. А при обследовании желудков 300 углозубов, собранных под г. Свердловском в мае (период размножения) 1959 г., не обнаружено ни одной водной формы.

Специфика питания (в широком смысле слова — энергетического обмена) отражается и на некоторых морфо-физиологических особенностях северных лягушек. Очень важной такой особенностью являются исключительно большие размеры печени (Шварц, 1959). Даже в среднем индекс печени *Rana arvalis* Заполярья примерно в полтора раза выше, чем у лесостепных популяций этого вида, а максимальные его значения перекрывают соответствующие показатели более южных форм на 200% и более. Соответствующие данные сведены нами в табл. 3. Если сравнить только половозрелых самцов, то для лесостепных районов индекс печени равен 33,7‰, а для заполярных — 76‰, показатели для сеголеток — 40,5 и 57‰. Таким образом, для *Rana arvalis* характерны не только крупные относительные размеры печени, но и более высокие темпы увеличения ее при увеличении размеров тела. То же самое

ТАБЛИЦА 4

Относительные размеры внутренних органов северных и южных *Hynobius keyserlingi*

Место сбора материала	*n*	Вес тела, *г*	Индекс печени, ‰			Индекс кишечника, % *			Индекс поджелудочной железы, ‰		
			lim	*M*±*m*	*C*, %	lim	*M*+*m*	*C*, %	lim	*M*+*m*	*C*, %
Южный Ямал, июль 1959, 1967 гг. . . .	16	4,68	104—108	154,4±6,3	16,4	92—136	107,6±3,9	11,4	0,78	1,24±0,10	27,4
Свердловская область, июнь 1959 г. . . .	25	4,52	55—136	92,3±4,2	23,5	59—147	92,3+4,7	23,2	1,06—6,0	2,44±0,22	47,7

* По отношению к общим размерам.

справедливо и для *Rana temporaria* с Полярного Урала. В возрасте 4+ (62—80 *мм*) печень весит 0,5—1,75 *г*, индекс ее равен 137‰; в возрасте 5+ (80—86 *мм*) вес печени колеблется от 0,9 до 2,11 *г*, индекс равен 163‰.

Оценить биологическое значение огромного веса печени заполярных лягушек помогает определение содержания в ней гликогена (эта работа была проведена Г. Б. Ливчак). Оказалось, что печень лягушек, добытых на широте Полярного круга в начале августа, содержит от 9,1 до 18,35% гликогена (к весу сырой печени). Эти цифры приближаются к максимальным, характерным для животных вообще. Между весом печени и содержанием в ней гликогена имеется хорошая корреляция (Шварц, 1959). В печени с относительным весом 62‰ содержание гликогена оказалось равным 9,1%, а в печени с относительным весом 153‰ — 18,35%. Таким образом, огромный индекс печени заполярных лягушек находится в связи с большим содержанием в ней гликогена, что свидетельствует о повышенной способности амфибий Заполярья к депонированию питательных веществ.

Для субарктических лягушек характерны не только крупные размеры печени, но и очень быстрое увеличение ее к концу лета. Накопление гликогена и соответствующее увеличение веса печени в лесостепных районах становится хорошо заметно к концу августа. На севере этот процесс происходит значительно раньше. Нами подобран мате-

риал, позволяющий сравнить сезонные изменения веса печени у лягушек хадытинской популяции. В 1959 г., 9 июля, крупные лягушки (средний вес тела 14,7 *г*, $n=11$) имели индекс печени, равный 47,31‰. Особи, добытые в период с 28 июля по 6 августа, имели при том же среднем весе (14,7 г, $n=25$) средний индекс печени 77,6±3,99‰.

Биологическое значение этих особенностей понятно: в Субарктике уже в начале августа возможны резкие снижения температу-

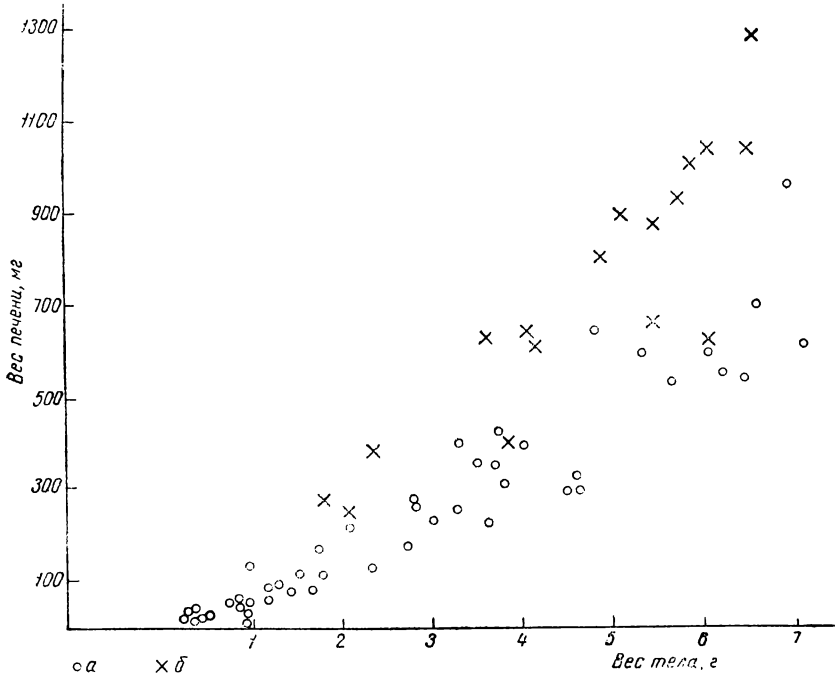

Рис. 1. Размеры печени южных (*а*) и северных (*б*) *Hynobius keyserlingi*.

ры, препятствующие нормальному кормлению. В этих условиях накопление организмом быстро мобилизуемых энергетических резервов жизненно необходимо. Встречаемость лягушек с исключительно низким весом печени (до 12‰) служит этому прямым доказательством (при плохой погоде животные, естественно, используют запасы гликогена).

Для углозубов Заполярья также характерен высокий индекс печени (табл. 4). Пределы колебаний индекса печени у свердловских углозубов — от 55—137‰, у ямальских — от 104 до 198,5‰. Однако северные популяции отличаются лишь по значению индекса печени, но не по характеру ее аллометрического роста (рис. 1). У свердловских углозубов зависимость между весом печени и весом

тела выражается уравнением $y=71{,}6x^{1,15}$, а у тундровых — $y=123{,}7x^{1,14}$.

Другой интересной особенностью субарктических популяций лягушек является очень короткий кишечник (см. табл. 3). Сравнение лягушек четырех субарктических популяций с лягушками из лесостепных районов делает этот вывод достаточно обоснованным, однако его экологический смысл не вполне ясен, в особенности если учесть возможность использования в качестве пищи растений. Не ясны

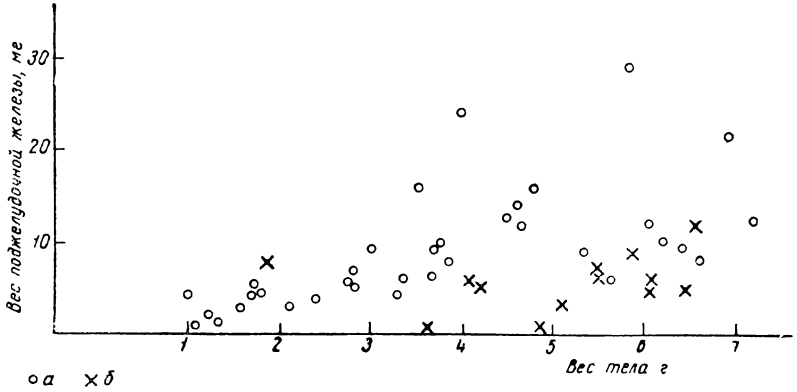

Рис. 2. Размеры поджелудочной железы южных (*а*) и северных (*б*) *Hynobius keyserlingi*.

также причины отличий северных лягушек по размерам поджелудочной железы. Для *Rana arvalis* из лесостепных районов индекс поджелудочной железы равен $2{,}5\pm0{,}13^0/_{00}$ (Шварц, 1960). В северных популяциях этот индекс варьирует от $2{,}8\pm0{,}14^0/_{00}$ (р. Хадыта, мыс Слинкина) до $3{,}38\pm0{,}23^0/_{00}$ (р. Аксарка). Углозуб характеризуется резко пониженным индексом поджелудочной железы (рис. 2) в тундровых популяциях ($1{,}24\pm0{,}10^0/_{00}$) по сравнению с таежными ($2{,}44\pm0{,}22^0/_{00}$).

Биологическая специфика субарктических амфибий отчетливо проявляется при изучении их пищеварительных ферментов.

Исследования ряда авторов показали, что при изменении температуры активность ферментов разных видов (в том числе и близких) изменяется в разной степени. Это является доказательством существования межвидовых различий на субклеточном уровне (Abrahmson, Maher, 1967). Существуют ли аналогичные различия между формами одного вида, обитающими в резко различных климатических условиях?

Для решения этого вопроса мы изучали активность амилаз поджелудочной железы двух популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis*), северной (п-ов Ямал, южная тундра, 67° с. ш.) и южной (район г. Свердловска, северная лесостепь, 57° с. ш.). Использовалась колориметрическая методика определения активности ами-

лазы (Коржуев, Коштоянц, 1934; Шварц, 1948а, 1960; Caraway, 1959). Фермент экстрагировался из тканей поджелудочной железы глицерином (извлекается 93—97% амилазы) и доставлялся в лабораторию [2]. Активность отцентрифугированного экстракта определяется на основе реакции крахмала на иод и выражается в условных единицах. Единица амилазы (е. ам.) — число кубических сантиметров 1%-го раствора крахмала, который в условиях опыта полностью расщепляется до декстрина одним кубическим сантиметром фермента. Недостаток методики заключается в том, что относительное увеличение амилолитической активности экстракта может быть связано с повышенной концентрацией фермента в клетках или с высокой эффективностью его работы (Knox, 1958). В данном случае этот недостаток несуществен, так как главная цель работы заключалась в изучении изменений активности фермента при изменении температуры. Активность амилазы в условиях температурного оптимума (35°) принималась равной 100%; ее падение при снижении температуры выражалось в процентах к оптимуму.

ТАБЛИЦА 5

Относительная амилолитическая активность экстрактов поджелудочной железы северной и южной популяций *Rana arvalis*

Температура, °С	Северная	Южная
	Экспозиция, 20 *мин*	Экспозиция, 40 *мин*
35	100% (4000±50 е. ам.) n=20	100% (2000±90 е. ам.) n=23
25	86,4±4,3% n=20	66,0±7,3% n=23
15	60,7±2,9% n=11	Нет данных
5	53,7±2,9% n=20	35,0±2,6% n=23

Полученные результаты (табл. 5) показывают, что сравниваемые популяции остромордой лягушки отчетливо отличаются не только абсолютной активностью фермента [3], но и реакцией на изменение температуры. У северных лягушек снижение температуры влечет за собой менее резкое снижение активности фермента. Статистическая достоверность этих отличий близка к абсолютной (t=4,7). Амилолитическая активность поджелудочного экстракта северных популяций при 5° примерно столь же высока, как и у южных в условиях оптимума. Экологический смысл этих отличий понятен: в условиях тундры резкое снижение активности ферментов при снижении температуры привело бы животных к гибели.

Эти выводы подтвердились и при работе с сибирским углозубом (*Hynobius keyserlingi*). Мы имели возможность определить актив-

[2] Предыдущие исследования показали, что активность фермента при этом существенно не изменяется. Нам не удалось отметить падения активности экстрактов, хранившихся даже несколько месяцев при комнатной температуре, по сравнению со свежими экстрактами.

[3] При анализе табл. 5 необходимо учитывать, что по условиям опытов мы вынуждены были увеличить экспозицию при работе с южными лягушками вдвое.

ность амилазы лишь у двух особей этого вида, добытых в тундре. Она оказалась равной 15 000 и 10 000 е. ам. при температуре 35°, а при 5° снизилась соответственно до 66 и 50%.

Интересно отметить, что активность амилазы леопардовой лягушки (*Rana pipiens*) снижается при снижении температуры еще более резко, чем у южной популяции остромордой лягушки — при 10° до 10% к оптимуму (Abrahmson, Maher, 1967).

Анализ полученных данных показывает, что внутривидовая дифференциация животных распространяется и на внутриклеточный уровень.

Приведенные данные показывают, что и характер питания, и морфо-физиологические особенности, связанные с энергетическим обменом субарктических популяций амфибий, в высшей степени специфичны.

◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆

ГЛАВА 4

Биология размножения

«Вечером 11-го огласили весну лягушки, и с тем вместе лежавшие до того глубокие снега в лесах исчезли как бы волшебством. На прогалинах и солнцепеках показалась зелень 26 апреля; 1 мая мы встречали щами из крапивы; к 7-му вырезались листочки на тальниках; 9-го развернулись почки ольховника...

Из дневника лейтенанта Загоскина во время путешествия по Русской Америке в 1843—1844 гг.

«4 мая. Утро, пасмурно. Ост-норд-ост свежий; с полден зюйд-ост свежий, облачно и просияние солнца; ввечеру тихо. В сутки прибыло воды до 5 фут, но когда в 7 часов вечера запоры прорвало и понесло лед безостановочно, то и вода спала. Ввечеру впервые услыхали крик лягушек».

Там же.

По вполне понятным причинам биологическая специфика субарктических популяций земноводных должна с особой отчетливостью проявляться в характере их размножения и развития. В сводке 1950 г. П. В. Терентьев указывает на существование различий в скорости метаморфоза у различных географических популяций травяной лягушки. Так, лягушки из района Хибин проходят метаморфоз за 114 дней, Ленинграда — за 150, Звенигорода — 154, Москвы — 171 день. Комментируя эти данные, автор добавляет, что прудовая лягушка *Rana esculenta* под Москвой развивается за 128 дней, а в ФРГ — за 214. «Складывается впечатление, что чем севернее расположено место обитания лягушек, тем быстрее протекает развитие и метаморфоз. Однако это плохо согласуется с теми непосредственными наблюдениями, которые удается проводить в одной местности. Понижение температуры и увеличение глубины воды задерживает развитие. Возможны разные объяснения этого противоречия. Либо приведенные числа слишком неточны, либо у ряда видов икрометание затягивается или повторяется. Не исключено наличие особой адаптации к более суровым условиям жизни» (Терентьев, 1950, стр. 63).

В это же время Мур (Moore, 1949) на основе наблюдений в природе и некоторых экспериментальных данных пришел к выводу, что способность амфибий приспосабливаться к разной географической среде оказывается связанной прежде всего с их способностью развиваться при различной температуре (речь идет об эмбриональном развитии), со скоростью развития, с температурным коэффициентом развития и размерами яиц. К весьма близким выводам пришли и мы на основе наблюдений, проведенных над остромордой и (в меньшей мере) травяной лягушкой на Полярном Урале и Ямале (Шварц, 1959). Нами были получены данные, которые ясно показывали, что несмотря на способность лягушек развиваться в условиях Субарктики при самой низкой температуре воды, скорость их развития приближается к максимальной. Полученные результаты говорили о том, что заключение П. В. Терентьева о возможности особой адаптации к более суровым условиям жизни подтверждается. В настоящее время получены уже довольно многочисленные данные, которые позволяют существенно конкретизировать это важное заключение. Исследования проведены главным образом на четырех видах: *Rana sylvatica*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *Hynobius keyserlingi*. Основные работы, касающиеся биологии размножения этих видов, принадлежат Херрейду и Киннею (Herreid, Kinney, 1966, 1967), которые работали с *Rana sylvatica*, а также Л. Я. Топорковой и Э. Л. Зубаревой (1965), изучавшим *Rana temporaria*. К числу их относятся и наши исследования над *Rana arvalis* и *Hynobius keyserlingi*. Рассмотрим данные, которые были получены в перечисленных исследованиях, и позволили сделать некоторые обобщающие выводы.

Херрейд и Кинней изучали биологию лесной лягушки в районе Фэрбенкса на Аляске. Как и следовало ожидать, в разные годы размножение лягушек происходит в несколько различные сроки. Учитывая данные, приведенные авторами, а также наблюдения Кесселя (Kessel, 1965), можно прийти к выводу, что период размножения лесной лягушки на Аляске — конец апреля — третья декада мая включительно (табл. 6). Заслуживает внимания то, что в один и тот же год, в одном и том же районе в водоемах разного гидрологического режима начало размножения падает на несколько различные сроки. Так, наблюдения, проведенные в 1964 г., показывают, что это различие достигает нередко порядка 10—14 дней. Среднее число яиц в кладке (в отдельных комках) — 778 (от 42 до 1570). Сопоставляя эти данные с материалами других исследователей (Wright, Wright, 1949; Bellis, 1957), наши авторы приходят к выводу, что на Аляске число откладываемых отдельными самками яиц меньше, чем на юге. Пытаясь объяснить эти различия, они ссылаются на известную зависимость между количеством откладываемых яиц и размерами особей, полагая при этом (как нам кажется, без достаточных оснований), что в условиях Субарктики лягушки представлены более мелкими особями (Wright, Wright, 1949; Martoff, Humphries, 1959). Среднее число оплодотворенных яиц в

ТАБЛИЦА 6

Сроки пробуждения от спячки *Rana sylvatica* — Колледж, Аляска. (По Кесселю, 1965)

Год наблюдений	Дата первого брачного крика	Средняя температура последней трехдневки перед токованием, °С	Глубина снега, *см*	Примечание
1952	12 мая	0	1	
1953	26 апреля	+8	—	
1954	5 мая	+9	—	
1955	3 мая	+5	—	
1956	30 апреля	+6	2—3	
1957	24 апреля	+2	7—8	
1958	27 апреля	+8	1—2	На глубине 7—8 *см* температура подстилки дна в водоеме равна +1,7°
1959	7 мая	+5,5	1—2	Температура почвы близ водоемов на глубине 7—8 *см* +0,2°
1960	3 мая	+10	1—2	То же, —0,3°
1961	5 мая	+8	—	Под слоем соломы в 15—20 *см* температура почвы на глубине 3 *см* равна 0°
1962	18 мая	+7	—	То же, +0,5°
1963	11 мая	+8	1—2	

отдельных мотках авторы определяют в 78,4% от общего числа и указывают, что в некоторых водоемах оно может быть значительно меньше. Экспериментальные исследования показали, что если оплодотворение икры происходит при температуре +5° С, то процент оплодотворенных яиц меньше, чем в том случае, когда оплодотворение происходит при +22° С. Мы не уверены в том, что они получили бы столь же четкие результаты в том случае, если бы различия в температурных условиях развития икры были бы менее резкими. К этому стоит добавить, что ранней весной, когда начинается размножение амфибий, температура воды редко достигает +22° С, даже в южных районах. В работе приводится интересный график, показывающий, что эмбриональное развитие субарктических популяций лесной лягушки с повышением температуры среды существенно ускоряется (рис. 3). Анализ этого графика показывает, что при температуре +3,4° С нормальный эмбриогенез лесной лягушки невозможен, — он заканчивается приблизительно на стадии 18 (появление мускульных сокращений, конец эмбрионального периода). При температуре +5,6° С отдельные головастики проходят метаморфоз, но смертность очень велика, достигает 90—95%. Чем ниже температура среды, тем большее значение имеет даже незначительное ее повышение. Это хорошо отражается в температурных коэффициентах Q_{10}. В температурном диапазоне 5—10° Q_{10}=8,8; 10—15° —5,2; 15—20° —4,8; 20—25° —1,4. Авторы отмечают, что эти данные хорошо согласуются с результатами, полученными

в исследованиях над северными популяциями *Rana temporaria* (Witschi, 1956): 10—15° — Q_{10}=6,1; 21—27° — Q_{10}=1,4. Заслуживает быть особо отмеченным, что при температуре 7,5° развитие *Rana sylvatica* на Аляске протекает вполне нормально, смертность головастиков низка. В экспериментальных условиях было показано, что эмбрионы лесной лягушки на ранних стадиях развития хорошо пе-

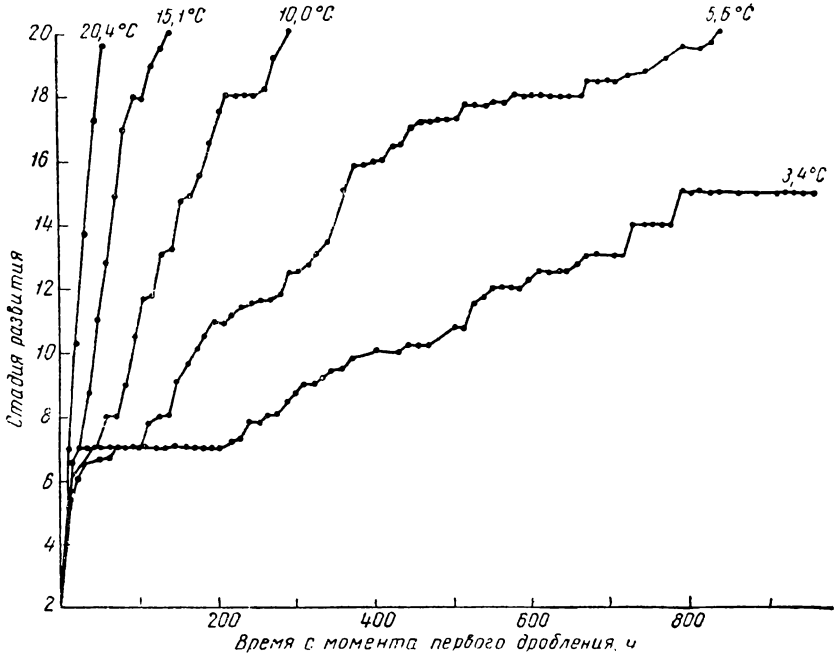

Рис. 3. Влияние температуры на скорость личиночного развития *Rana sylvatica*. По Херрейду и Киннею (Herreid, Kinney, 1967).

реносят резкое понижение температуры воды. Так, например, при снижении температуры воды до —0,15° смертность повышается лишь на 35%, а снижение температуры воды до —0,5° в период 1—17 *ч* убивает около 60% эмбрионов на ранних стадиях развития. Эмбрионы на стадии развития 9—10 способны выдерживать подобные снижения температуры воды весьма длительный период. Сходные результаты были получены авторами при работе с эмбрионами более поздних стадий развития.

Реакция головастиков на температуру изучалась авторами в экспериментальных условиях в термопреференсприборе (рис. 4). Анализ представленной диаграммы показывает, что хотя большинство головастиков предпочитает температуру около +20°, значительное их число чувствует себя вполне нормально и при температуре около +10°. Наибольших размеров головастики достигают на ста-

диях 28—29, после чего и вес, и длина головастиков существенно уменьшаются (начальный период метаморфоза). Наибольшие размеры головастиков изученных популяций 2,8—6,0 *см*. Общая скорость развития *Rana sylvatica* в обследованных районах определяется авторами в 45—61 день (скорость развития в разных водоемах и в одном и том же водоеме в разные годы оказалась различной). Многочисленные исследования показывают, что в более южных районах популяции этого вида развиваются с различной скоростью, крайние данные — 44—85 дней. В лабораторных условиях при температуре 18—20° головастики *Rana sylvatica* покидают воду на 50 — 60-й день (Adolph, 1931; Moore, 1939). Таким образом, скоростью развития головастики *Rana sylvatica* на Аляске существенно не отличаются от более южных популяций этого же вида. Совершенно очевидно, что, несмотря на короткий период размножения, в условиях Аляски лягушки успевают завершить метаморфоз в течение одного сезона и, как правильно отмечают авторы, возможность их зимовки на стадии головастиков исключается. Эти данные хорошо согласуются с результатами полевых наблюдений Хильдебрандта (Hildebrandt, 1949) над популяциями *Rana sylvatica* из Лабрадора. Суммируя результаты своих исследований, Херрейд и Кинней приходят к выводу, что важнейшие биологические особенности, позволяющие субарктическим популяциям лесной лягушки поддерживать нормальную численность в суровых условиях среды, сводятся к следующему: высокая холодостойкость личинок, в особенности на ранних стадиях развития; высокая скорость развития; высокий Q_{10}, особенно при низкой температуре среды; раннее начало размножения (немедленно после вскрытия водоемов).

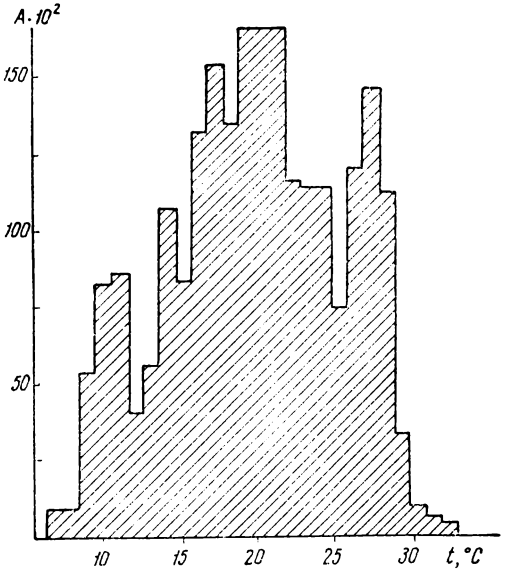

Рис. 4. Выживаемость головастиков *Rana Sylvatica* при разных температурах. По Херрейду и Киннею (Herreid, Kinney, 1967).

A — отношение наблюдавшегося числа головастиков к ожидаемому.

В известном противоречии со сказанным находится заключительное замечание авторов о том, что аляскинские популяции *Rana sylvatica* существенно не отличаются от южных ни по скорости развития, ни по холодостойкости. Они также сомневаются в том,

что увеличение скорости развития в конкретных условиях, в которых проходили их исследования, может иметь существенное биологическое значение, поскольку и при данной скорости развития головастики успевают пройти метаморфоз в августе, а замерзание водоемов на Аляске происходит в сентябре. Мы будем еще иметь возможность вернуться к анализу интереснейших данных, представленных в статье Herreid, Kinney (1967). Здесь же необходимо отметить, что их вывод о том, что субарктические популяции *Rana sylvatica* существенно не отличаются по скорости развития от южных, не кажется нам обоснованным. В самом деле, согласно их данным, головастики этих популяций проходят свое развитие при температуре 14—17°, т. е. явно ниже оптимальной. Тем не менее общая скорость развития субарктических популяций по крайней мере не ниже (а согласно некоторым данным, выше), чем у южных популяций. Отсюда можно заключить, что скорость развития субарктических популяций выше, чем у южных. Ведь такой комплексный показатель, как скорость развития, нельзя рассматривать в отрыве от условий, в которых он проявляется.

Сведениями по биологии субарктических популяций травяной лягушки мы обязаны главным образом Л. Я. Топорковой и Э. Л. Зубаревой (Топоркова, Зубарева, 1965). В районе их исследований (Полярный Урал) травяные лягушки зимуют в р. Соби и в устьях ручьев, впадающих в реку. Зимовка длится 240—280 дней. Так, в 1958 г. в последней декаде августа лягушки не встречались, снег выпал 24 августа. В 1959 г. первая лягушка была замечена 4 июня. Температура воздуха в первую декаду июня (декаду перед пробуждением) за эти годы не превышала +10°, нередко опускалась ниже нуля.

В массе лягушки появляются 10—12 июня. В это время их можно встретить в одиночку и группами, прыгающими по снегу от реки к небольшим водоемам, расположенным в пойме. Первыми появляются самцы. В 1960 г. 10 июня было поймано 10 самцов, 11-го — одна самка и один самец, 12-го — 11 самцов и 2 самки, 14-го — 5 самцов и 2 самки, 18-го — 10 и 7, соответственно. Самцы количественно преобладают в течение всего времени размножения. Как только лягушки появились в водоемах, сразу начинается спаривание, которое длится три-четыре дня. Некоторые спариваются еще на снегу.

Икрометание в 1959 г. началось 14 июня, а в 1960 г. — 15-го. Большинство лягушек заканчивает икрометание в течение 5 дней, однако у некоторых особей оно продолжается до конца июня. В 1960 г. еще 27 июня наблюдалось икрометание в водоеме с температурой воды +4° при температуре воздуха +13°. Откладка икры проходит обычно в небольших пойменных водоемах, глубина которых не превышает 1 *м*, а температура воды в период икрометания от +6 до +13°. Икра откладывается в мелких, хорошо прогреваемых солнцем местах (глубиной 10—20 *см*), заросших травой или кустарником. Места икрометания внутри водоема из года в

год более или менее постоянны. Кладок в одном месте обычно 10—36, а в 1960 г. в одном из водоемов на площади 0,5 $м^2$ насчитывалось 60. Кладки располагались в несколько слоев, и наблюдавшаяся гибель икры в нижних слоях происходила, по-видимому, из-за недостатка кислорода. Места икрометания лягушки начинают покидать 16—19 июня и заканчивают 27—30-го. Скученность кладок, на наш взгляд, также можно рассматривать в качестве приспособления к условиям развития при более низких температурах воды, так как температура внутри кладки на 1° выше температуры воды (Herreid, Kinney, 1967). Согласно нашим наблюдениям, а также данным Е. Л. Щупак (1969), в условиях Среднего Урала, на границе тайги и лесостепи в открытых и хорошо прогреваемых водоемах *Rana arvalis* откладывает икру в виде отдельных мотков. В лесных водоемах наблюдается значительная скученность кладок — до 30—40 мотков в одном месте. В условиях Субарктики одиночные кладки *Rana arvalis* и *Rana temporaria* встречаются реже.

Подсчет количества икринок в обеих гонадах у 24 самок показал, что перед откладкой оно колеблется от 840 до 2178 (независимо от размеров самки). По данным П. В. Терентьева (1950), у травяных лягушек более южных широт количество яиц в кладке колеблется от 1155 до 4005. Следовательно, травяные лягушки Заполярья не отличаются высокой плодовитостью. То же свойственно травяным лягушкам из Печоро-Илычского заповедника, где количество икры в кладке не превышает 2167 штук (Теплова, 1957).

Наблюдения над развитием икры проводились в 1959—1960 гг. в восьми водоемах, расположенных в пойме р. Соби. Некоторые из них слабопроточные, но большинство мелкие и замкнутые, образованные за счет скопления весенних вод. К августу они мелеют, зарастают осоками, но полностью не высыхают. Температура воды в период развития личинок колеблется от 0 до +22°, обычно 10—15°. Таким образом, развитие травяной лягушки на Полярном Урале идет в условиях, далеких от оптимума, установленного экспериментально для этого вида в 21—26° (Rümokoph, 1958).

Для характеристики развития субарктических *Rana temporaria* мы воспользуемся наблюдениями, описанными в работе Л. Я. Топорковой и Э. Л. Зубаревой (1965).

«Вылупление головастиков из икринок происходит через 5—15 дней после откладки икры (табл. 7). Интересно отметить, что в водоемах, где икрометание задерживалось, эмбриональное развитие ускоряется, несмотря на то, что температура воды не выше, чем в других водоемах (водоем № 3, 1960 г.). Однако нельзя отрицать тормозящего влияния низких температур на скорость эмбрионального развития: в водоеме № 3 в 1959 г. и в водоеме № 4 в 1960 г. средние по максимуму температуры воды в период эмбрионального развития держались на низком уровне, и головастики в них вылупились относительно поздно. В первом водоеме головастики вылупились на 11-й день, а во втором — на 15-й. Но как бы ни была низка температура в водоемах, где идет развитие, оно

ТАБЛИЦА 7

Длительность эмбрионального развития *Rana temporaria* в различных водоемах (Полярный Урал, 1959—1960 гг.)

№ водоема	Дата появления икры		Дата появления головастиков		Длительность эмбрионального периода, дни		Средняя максимальная температура воды, °С	
	1959	1960	1959	1960	1959	1960	1959	1960
1	15 июня	16 июня	20 июня	28 июня	5	12	13,6	10,8
2	14 июня	15 июня	19 июня	25 июня	5	10	18,2	11,8
3	22 июня	27 июня	4 июля	3 июля	11	6	9,5	10,1
4	—	17 июня	—	2 июля	—	15	—	9
5	—	17 июня	—	25 июня	—	8	—	10,6

заканчивается к первым числам июля. Поздние сроки вылупления головастиков приводят к ускорению по крайней мере первых стадий личиночного развития. Табл. 8 и 9 показывают, что у головастиков, вылупившихся 4 июля в водоеме № 3, задние конечности появляются на 21-й день при средней температуре воды 16,2°, а у тех, которые вылупились 19 июня в водоеме № 2, где средняя температура была 16,6°, задние конечности появляются на 27-й и на 32-й день — в водоеме № 1 при температуре воды 15,2°.

ТАБЛИЦА 8

Продолжительность личиночного развития *Rana temporaria* до появления задних конечностей (Полярный Урал, 1959)

№ водоема	Дата вылупления головастиков	Дата появления задних конечностей	Время развития до появления задних конечностей, дни	Средняя максимальная температура воды, °С
1	18 июня	21 июля	32	15,2
2	19 июня	16 июля	27	16,6
3	4 июля	24 июля	21	16,2

Личиночный период длится 35—40 дней. В водоеме № 2 головастики появились 19 июня, а 24 июля здесь уже встречались лягушата с рудиментами хвоста 5—9 *мм*. 27 июля в водоемах были сеголетки. По данным А. Г. Банникова (1957), продолжительность личиночного периода у травяной лягушки составляет 50—60 дней. Следовательно, личиночное развитие *Rana temporaria* в Заполярье идет в полтора раза быстрее, чем на более низких широтах. В условиях Полярного Урала выход молодых на сушу происходит в конце июля — начале августа. Самой ранней датой окончания метаморфоза за эти годы зафиксировано 27 июля, в этот день возле водоемов стали попадаться сеголетки. Последние головастики закончили метаморфоз 4 августа. Таким образом, от икрометания до выхода молодых на сушу проходит 43—50 дней, т. е. развитие идет с максимальной для вида скоростью. Не вызывает сомнения, что сокращение сроков метаморфоза выработалось у травяных лягу-

ТАБЛИЦА 9

Рост *Rana temporaria* в личиночный период (Полярный Урал, 1959 г.)

Дата	*n*	Вес, *г*	Длина, *мм*			
			тела	хвоста	передних конечностей	задних конечностей
Водоем № 1						
19 июня	25	0,0079±0,0004 (30,2) *	9,0±0,16 (8,8)	—	—	—
25 июня	25	0,0176±0,0014 (38,8)	12,6±0,22 (7,9)	—	—	—
30 июня	25	0,0388±0,0054 (69,4)	5,4±0,16 (14,8)	10	—	—
5 июля	17	0,090±0,009 (44,4)	7,3±0,25 (15,0)	11	—	—
10 июля	25	0,157±0,017 (55)	8,8±0,44 (25)	17	—	—
16 июля	25	0,573±0,026 (24,6)	13,7±0,2 (7,4)	20	—	—
21 июля	25	0,654±0,036 (27,6)	13,4±2,5 (22,1)	21	—	2,8
23 июля	7	0,967±0,43 (11,3)	16,7±1,6 (24,1)	26	—	9,5
21 июля	23	0,790±0,020 (15,4)	15,6±0,3 (9,6)	22	7	11,0
Водоем № 2						
19 июня	25	0,0093±0,0004 (21,6)	10,2±0,10 (4,90)	—	—	—
24 июня	25	0,0480±0,0038 (3,96)	15,9±0,44 (13,8)	—	—	—
29 июня	25	0,0980±0,0056 (28,3)	19,1±0,38 (10,0)	—	—	—
4 июля	25	0,140±0,011 (41,5)	8,0±0,28 (17,5)	13	—	—
10 июля	23	0,450±0,370 (40,0)	14,4±0,62 (20,9)	17	—	—
14 июля	20	0,747±0,035 (21,6)	15,6±1,00 (28,9)	22	—	—
19 июля	25	1,070±0,006 (2,82)	16,3±0,31 (10,0)	29	8,3	11
21 июля	7	0,870±0,034 (9,20)	15,5±0,80 (30,1)	25	8,3	12
23 июля	7	0,787±0,320 (1,01)	16,2±0,56 (8,65)	19	9,3	20
24 июля	23	0,566±0,190 (15,8)	15,6±0,27 (8,26)	9	9,5	23
27 июля	25	0,657±0,028 (21,6)	16,5±0,28 (14,5)	4	10,0	19
Водоем № 3						
4 июля	25	0,0064±0,0005 (40,6)	8,8±0,22 (12,5)	—	—	—
10 июля	25	0,022±0,0011 (25,4)	12,8±0,18 (8,01)	—	—	—
14 июля	25	0,050±0,0044 (44,0)	5,7±0,22 (19,4)	11	—	—
19 июля	25	0,321±0,020 (31,4)	11,2±0,38 (17,2)	23	—	—
24 июля	25	0,722±0,026 (18,1)	14,8±0,28 (9,45)	17	—	2,1
27 июля	25	0,831±0,014 (8,45)	15,4±0,36 (11,7)	23	—	3,3

* В скобках указан коэффициент вариации.

шек в процессе приспособления к суровым условиям существования на Крайнем Севере.

Закончившие метаморфоз лягушки имеют длину тела 18—21 *мм*, при весе 0,54—0,55 *г*. Перезимовавшие одну зиму (1+) лягушки в июне имеют размер 18,5 *мм*, в июле 23—24 *мм*. В размножении участвуют особи не менее 50 *мм* длиной (минимальная длина тела размножающихся самцов 52,5 *мм*, при длине семенника 9,2 *мм*, самок — 53,4 *мм*). Самый крупный самец имел тело длиной 83 *мм*,

при весе 58,8 *г*, самка, соответственно, 85,4 *мм* и 39 *г*. В 1959 г. самцов было в полтора, а в 1960 г. в два раза больше, чем самок».

Мы будем иметь возможность привлечь материалы Л. Я. Топорковой для заключительного анализа по данной главе. Здесь же ограничимся некоторыми замечаниями, которые касаются действия температуры на скорость развития. На основании своих данных Л. Я. Топоркова утверждает, что нельзя отрицать тормозящего влияния на скорость развития низких температур, мотивируя это тем, что в водоеме № 3 в 1959 г. и в водоеме № 4 в 1960 г. средние по максимуму температуры воды держались на низком уровне и головастики вылупились поздно: в первом водоеме они вышли на 11-й день, во втором — на 15-й. Нам кажется, что этот вывод недостаточно обоснован. Прежде всего судить о средней температуре воды в водоеме по средним максимальным температурам трудно,— ведь максимальная температура воды в дневные часы бывает в яркие солнечные дни, следовательно, в дни безоблачные, когда вода ночью сильно остывает, вряд ли приведенные авторами температуры вообще можно рассматривать в качестве средних. С другой стороны, и те цифры, которые приводят Л. Я. Топоркова и Э. М. Зубарева, отнюдь не свидетельствуют о строгой прямолинейной зависимости между температурой воды в водоеме и скоростью эмбрионального развития. Мы приводим цифры, взятые из табл.7, в несколько иной форме (какой температуре воды, по данным Л. Я. Топорковой и Э. М. Зубаревой, соответствует какая скорость развития). Получается следующая таблица:

9°	—15 дней	11,8°	—10 дней
9,5	—11 »	13,6	— 5 »
10,1	— 6 »	18,2	— 5 »
10,8	—12 »		

Нам кажется, что эти данные говорят о том, что температура водоемов в Субарктике не является главным фактором, определяющим скорость развития.

Во избежание недоразумений, необходимо добавить, что мы не сомневаемся в том, что повышение температуры воды ускоряет развитие субарктических популяций лягушек. Однако вопрос нужно ставить иначе, чем это делает Л. Я. Топоркова и чем, как мы уже говорили, это делают авторы, работающие на Аляске. Вопрос должен быть поставлен так: отличается ли скорость роста и развития северных лягушек при низкой температуре от таковой у южных популяций при более высоких температурах среды. И, что в конечном итоге то же самое, оказывает ли на северные популяции понижение температуры столь же резкое воздействие, что и на южные популяции того же вида.

В исследованиях по *Rana arvalis* мы сконцентрировали главное внимание на изучении вопросов общей скорости развития,

различий в скорости развития и роста головастиков в разных водоемах и скорости роста сеголеток. Начало размножения амфибий (в особенности остромордой лягушки, которая, как уже указывалось, проникает в районы с наиболее резко выраженным субарктическим климатом) определяется довольно легко — датой вскрытия водоемов. Соответствующие данные, приведенные в главе 2, показывают, что начало размножения остромордой лягушки в Заполярье падает на первую декаду июня. Окончание метаморфоза и выход сеголеток на сушу, согласно нашим многолетним наблюдениям, приходится на конец июля — начало августа. Эти данные показывают, что общая продолжительность развития остромордой лягушки даже на крайнем северном пределе распространения, в условиях тундры, равняется примерно 60 дням, что соответствует максимальной или приближается к максимальной скорости развития этого вида в южных районах [1].

К этому общему заключению следует сделать лишь несколько дополнений. В наших расчетах мы безосновательно принимаем дату вскрытия водоемов за время размножения. В действительности это не так. Размножение начинается не ранее чем через несколько дней после вскрытия водоемов, а в некоторых случаях и значительно позже. Так, например, в районе мыса Слинкина (самая северная точка нахождения этого вида) еще в начале июля 1967 г. остромордая лягушка не приступила к размножению, хотя пение самцов слышалось нами неоднократно. По-видимому, средней датой начала размножения остромордой лягушки на Крайнем Севере следует считать третью декаду июня.

Наблюдения, проведенные в нашей лаборатории Е. Л. Щупак, показали, что в условиях экологического оптимума вида (лесостепное Зауралье) *Rana arvalis* откладывает икру в первой декаде мая (при температуре воды около 16°) и заканчивает метаморфоз в течение июля. Так, в 1968 г. первый выход молодняка на сушу отмечался 3 июля, а последний — 31-го. Таким образом, в южных районах общая продолжительность метаморфоза колеблется от 70 до 80 дней. Если бы северные *Rana arvalis* развивались с той же скоростью, то их выход на сушу совпал бы с периодом замерзания водоемов. Если же учесть связь скорости развития с температурой, то в обследованных нами районах лягушки вообще не смогли бы пройти метаморфоз. Это находит прямое подтверждение в некоторых наблюдениях, проведенных в 1968 г. Во всех обследованных нами районах в начале июля лягушки еще не начали размножение. Однако развитие шло быстро, и поэтому можно предполагать, что большинство головастиков успело пройти метаморфоз, но часть их погибла. Наблюдения сотрудника нашей лаборатории В. С. Балахонова, проведенные в районе Малой Оби, севернее По-

[1] В экспериментальных условиях (при комнатной температуре и повышении плотности популяций) отдельные особи субарктических *R. arvalis* развиваются с рекордной скоростью; проходят личиночное развитие за 28—30 дней (Шварц, Пястолова, 1970, 1970а).

лярного круга, показали, что 10 сентября часть головастиков почти закончила метаморфоз (в это время они имели хорошо развитые обе пары конечностей и хвост) и остались в водоемах, покрывшихся 11 сентября льдом.

К этому следует добавить, что сеголетки, выходящие на сушу непосредственно перед заморозками, выживают реже, чем более быстро развивающиеся индивиды, так как в первый период после окончания метаморфоза им необходимо энергично расти и накапливать резервные питательные вещества, необходимые для зимовки и активной жизни ранней весной. Осеннее накопление резервных веществ является у амфибий одним из важнейших эколого-физиологических приспособлений, на что мы неоднократно обращали внимание (Шварц, 1959, см. также гл. 3). Ускорение процесса развития северных популяций лягушек, несмотря на низкие температуры воды, доказывается этими данными однозначно.

Сходная картина наблюдается при сокращении вегетационного периода при продвижении в горы *Rana temporaria*. Установлено, что при продвижении в горы от 400—600 до 2000 *м* над ур. м. продолжительность всего метаморфоза снижается с 5 до 2 месяцев (Aebli, 1966).

Мы не знаем, какие конкретные причины определяют скорость развития северных лягушек при низких температурах. Известно, однако, что повышение температуры стимулирует тиреотропную активность гипофиза (Uhlenhuth, 1919; Etkin, 1964), а при низких температурах ткани амфибий теряют чувствительность к тироксину (Etkin, op. cit.). Возможно, что у северных популяций лягушек эта реакция выражена менее резко, что ведет к ускорению развития при низких температурах.

Как указывалось, *Rana arvalis* использует для размножения различные типы водоемов (прежде всего неглубокие, окаймленные кустарниками или тундрой) длиной 5—20 *м* и шириной 2—12. Глубина их не превышает 1 *м*. В некоторых случаях водоемы расположены в лесу (пойма р. Хадыты). Крупные озера лягушками, как правило, не заселяются, однако в пойме р. Хадыты в 1968 г. головастики в большом количестве были встречены в прибрежных частях большого озера, выходящего в тундру.

Для большинства водоемов мы можем дать лишь глазомерную оценку численности головастиков — она примерно соответствует средней (но не наивысшей) в более южных районах. На одном из водоемов, расположенных в низовьях р. Хадыты, был проведен абсолютный учет численности головастиков. Этот водоем имел круглую форму с площадью водяного зеркала 120—125 $м^2$ и объемом около 7 $м^3$, при максимальной глубине в центре 1 *м*. Водная растительность была расположена не далее 1 *м* от берега (кормовая полоса для головастиков), в остальной части дно открытое, песчаное. Окружение водоема — низкоствольный ольшаник, в травостое преобладают злаки. По берегам водоема растут осоки. Пруд был спущен и были подсчитаны все головастики, обитавшие в нем.

Их оказалось 1473 особи. Эти данные мы имеем возможность сравнить с аналогичными данными по лесостепи. Е. Л. Щупак и нами установлено, что в водоеме, имеющем среднюю численность головастиков для условий лесостепи, на 3000 *л* (площадь водоема 15 $м^2$, при глубине 0,2 *м*) приходится около 3000 головастиков (водная растительность имеется во всех участках водоема). Эти данные указывают, что плотность головастиков на севере несколько меньше, чем в более южных районах.

Замечена относительная синхронность роста и развития головастиков в одном географическом районе. В конце июля 1968 г. нами определена средняя длина головастиков из трех точек (р. Хадыта и протока р. Оби Выл-Посл в районе пос. Лабытнанги). Средняя длина головастиков в пробе варьирует от 7,89±0,37 *мм* до 12,37±0,20 *мм*. В каждой точке нами было выбрано по два водоема, находящихся в непосредственной близости один от другого, но различающихся гидрологически и гидробиологически. Полученные результаты заслуживают внимания. У фактории Хадыта были обследованы два сообщающихся пруда, расположенных на расстоянии 15 *м* друг от друга. В одном из них численность головастиков очень высока, 24 июля они имели среднюю длину тела 9,37±0,18 *мм* (C=15,7%); в другом — головастиков было значительно меньше, и средняя длина тела их равнялась 11,9±0,15 *мм* (C=8,4%). Аналогичная пара водоемов была выбрана примерно в 10 *км* вверх по течению р. Хадыта-яха. Один из них — уже описанный нами спущенный пруд. 27 июля средняя длина тела головастиков в нем равнялась 9,42±0,14 *мм* при C=16,1%. Другой водоем — крупное озеро, в котором головастики обнаружены в прибрежной части, средняя длина тела которых в это же время оказалась 12,37±0,20 *мм*, при C=9,9%. Эти данные позволяют полагать, что в пределах обширного географического района, включая северные районы лесотундры и южные районы тундры, скорость роста и развития определяется главным образом особенностью конкретного водоема и плотностью населения головастиков.

В частности, головастики относительно крупнее при более низкой плотности, даже в тех случаях, когда они развиваются при более низкой температуре воды (в большом озере температура воды всегда значительно ниже, чем в небольшом водоеме, окруженном лесом, особенно если учесть то, что за исключением небольшой прибрежной полосы дно озера — это слой вечной мерзлоты). В пределах одной популяции, как ясно из указанных цифр, изменчивость размеров головастиков относительно невелика. Согласно данным Е. Л. Щупак, коэффициент вариации длины тела головастиков в разных водоемах лесостепной зоны колеблется от 8,3 до 21,3% (в среднем по 7 определениям он равен 14,7%). В условиях Севера он варьирует от 8,4 до 18,4%.

Обратим теперь внимание на приведенные данные, характеризующие среднюю длину тела головастиков разных популяций.

ТАБЛИЦА 10

Размеры тела головастиков северных *Rana arvalis* (1968 г.), *мм*

Водоем	Дата	n	lim	$M+m$	C_v, %
Фактория Хадыта, водоем № 1	24 июля	62	6,5—13,6	9,37±0,19	15,7
	8 августа	39	8,2—14,0	10,86±0,21	12,2
Фактория Хадыта, водоем № 2	25 июля	47	9,0—14,5	11,99±0,15	8,4
	8 августа	4	15,8—16,6	16,10±0,17	2,1
Река Хадыта, водоем лесной	27 июля	124	5,7—13,2	9,42±0,14	16,1
	10 августа	1294	6,0—17,0	11,98±0,05	13,8
Река Хадыта, озеро	28 июля	39	10,0—14,9	12,37±0,20	9,9
	10 августа	43	9,5—18,2	14,69±0,30	13,3
Выл-Посл	31 июля	15	4,8—10,7	7,89±0,38	18,4

Дополнительные сведения содержатся в табл. 10. Они делают очевидным, что средние размеры головастиков, находящихся на одной из важнейших стадий развития (стадия 27, начало дифференциации задних конечностей), колеблются от 10 до 15 *мм*. Аналогичные исследования, проведенные в лесостепи Е. Л. Щупак, показали, что головастики этой стадии развития на юге имеют среднюю длину тела около 12 *мм*, при весе тела 387,5 *мг*. Это говорит о том, что ускоренное развитие северных популяций *Rana arvalis* происходит на фоне нормальной для вида скорости роста. Учитывая же низкую температуру воды, а также то обстоятельство, что из обследованных нами популяций по меньшей мере две характеризовались большей длиной, чем южные головастики аналогичной стадии развития, можно быть уверенным в том, что северные популяции характеризуются не только большой скоростью развития, но и роста. Этот вывод находит себе подтверждение и при изучении размеров сеголеток, покидающих водоемы. Как указано в главе 5 (см. табл. 12), длина сеголеток субарктических популяций *Rana arvalis* колеблется от 15,0 до 18,5 *мм* при $M=17{,}2$ *мм* и среднем весе тела 0,470 *г* (от 320 до 680 *мг*). Аналогичные данные по лесостепи: длина тела выходящих на сушу сеголеток колеблется от 14,0 до 19,0 *мм* в разных водоемах при весе тела от 297 до 686 *мг* ($M=431$ *мг*). Так как не только полевые наблюдения, но и эксперименты, проведенные нашей лабораторией, ясно показывают, что между размерами сеголеток и длиной головастиков последней стадии развития существует очень четкая положительная корреляция, то эти данные можно рассматривать в качестве убедительного свидетельства «нормальной» скорости роста северных головастиков в течение всего периода развития.

Время начала размножения сибирского углозуба в условиях Субарктики совпадает с таковым для остромордой лягушки. К сожалению, у нас нет данных о плодовитости этого вида в обследованных нами районах Субарктики, но нахождение личинок на разных стадиях развития позволяет судить о скорости их роста и раз-

вития. На границе тайги и лесостепи (Свердловская область) личиночное развитие до выхода сеголеток на сушу длится у *Hynobius keyserlingi* около 90 дней. Икрометание происходит в конце апреля, а первый молодняк выходит на сушу 20 июля, при общей длине около 30 *мм* (Ищенко, 1962). На Полярном Урале и в низовьях р. Лонгот-юган (67° с. ш.) 21 июня личинки имели хорошо дифференцированные обе пары конечностей и хорошо развитые наружные жабры при длине тела 7,5—7,8 *мм* и хвоста 11,0—11,5 *мм*. В середине августа личинки при общей длине 28—29 *мм* уже готовы к выходу на сушу (имеются лишь следы наружных жабр.) Таким образом, весь период личиночного развития *Hynobius keyserlingi* в условиях Заполярья длится не более 60 дней. Это говорит о том, что и для сибирского углозуба характерно ускоренное развитие в условиях низких температур воды при нормальной скорости роста.

◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆

ГЛАВА 5

Скорость роста и возрастная структура популяций

Возрастная структура популяций животных отражает условия их существования и представляет поэтому значительный биологический интерес. Однако изучение возрастной структуры популяций наталкивается на серьезные затруднения, вытекающие из необходимости точного определения возраста обследуемых животных. Как известно, достаточно надежных методов определения возраста амфибий не существует. Попытки использовать в качестве показателя возраста сухой вес хрусталика, сделанные как нами, так и Л. Я. Топорковой, не дали обнадеживающих результатов. Остается единственная возможность — использовать для определения возраста кривую распределения животных в популяции по размерам (по длине тела). Естественно, что этот метод нельзя считать надежным и точным, но, пожалуй, в настоящее время он единственный доступный для герпетологов. Мы использовали его при изучении возрастной структуры популяции детально обследованных поселений остромордой лягушки в лесостепной зоне Зауралья (Ильменский заповедник).

ТАБЛИЦА 11

Возрастной состав лесостепной популяции *Rana arvalis* в различные годы

Возрастная группа	Длина тела, *мм*	Количество особей каждого возраста, %			
		от всей популяции		от популяции без сеголеток	
		1966	1967	1966	1967
0+	18—28	39,1	5,8	—	—
1+	30—36	16,2	7,2	26,5	7,7
2+	37—42	30,9	22,4	50,8	24,2
3+	43—47	8,3	38,1	13,7	40,4
4+	48—50	3,5	18,1	5,8	18,7
5+	51—57	2,0	8,4	3,2	9,0

Нам удалось достаточно отчетливо выделить 5 возрастных групп лягушек (табл. 11). При анализе этой таблицы необходимо учитывать следующее: техника сбора материала была такова, что число лягушек разных возрастов практически точно отражает их относительное обилие в природе, за исключением лягушек текущего года рождения (сеголеток). Сеголетки (по сравнению с живот-

ными более старшего возраста) придерживаются иных мест обитания, и, следовательно, их обилие отражает скорее усилия, затраченные на их добывание, чем относительную (по отношению к старшим возрастам) численность. Поэтому в представленной таблице процентное соотношение разных возрастных групп в популяции вычислено как с учетом сеголеток, так и без сеголеток. Для дальнейшего анализа мы будем пользоваться второй частью таблицы, которая более точно соответствует картине, наблюдавшейся в природе.

Нетрудно заметить, что в условиях экологического оптимума (а о том, что лесостепь создает оптимальные условия для развития данного вида, мы многократно имели возможность убедиться) в разные годы относительное обилие разных возрастных групп существенно различно. Так, в 1966 г. наиболее многочисленны были двухлетки, а в 1967 г. — трехлетки. С другой стороны, обращает на себя внимание значительно большее количество лягушек старших возрастных групп в 1967 г. по сравнению с предыдущим годом.

Обнаруживается также ясная связь численности животных отдельных генераций в разные годы. Так, например, лягушки генерации 1964 г. были очень многочисленны, поэтому в 1966 г. численно доминирующей была группа 2+. Соответственно этому же в 1967 г. наиболее многочисленными, явно доминирующими, были лягушки возраста 3+, т. е. та же самая генерация 1964 г. Это обстоятельство исключительно важно, так как свидетельствует о том, что конкретная возрастная структура обследованной популяции лягушек в значительной мере определяется не только теми условиями, которые складываются в год обследования, но и условиями размножения лягушек за несколько лет. С другой стороны, та же самая таблица ясно показывает, что животные разных возрастов по-разному реагируют на изменения условий существования в разные годы. Отчетливо видно, что в 1967 г. животные старшей и самой старшей возрастных групп были относительно более многочисленны. Более того, старшая возрастная группа даже увеличилась в числе (возросло относительное обилие животных старшей возрастной группы). Однако эти изменения (исключительно интересные сами по себе) все-таки не нарушают закономерность, на которую мы особенно обращаем внимание, — связь структуры популяции в определенном году с интенсивностью размножения животных за несколько лет до этого. Поэтому не следует удивляться, что животные младших возрастных групп могут быть представлены в относительно меньшем числе, чем животные старших возрастов. На первый взгляд это может показаться удивительным, так как естественно, что обычно в процессе онтогенеза популяции животные старших генераций отмирают. Поэтому, если бы размножение каждый год шло с одинаковой интенсивностью и смертность сеголеток в разные годы была бы примерно равной, то животные каждой последующей возрастной группы должны были бы быть

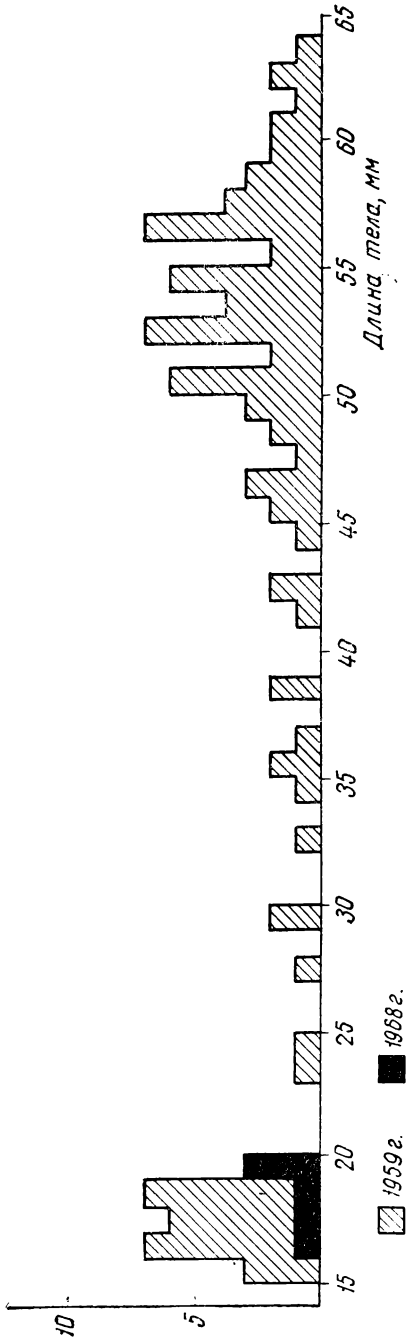

Рис. 5. Распределение *Rana arvalis*, добытых в пойме р. Хадыты, по размерам тела.

все менее и менее многочисленными. Как легко усматривается из приведенной таблицы, в действительности это не так, и отсюда можно сделать вывод, что интенсивность размножения в отдельные годы оказывается решающим фактором, определяющим возрастную структуру популяций лягушек. Однако животные самой старшей возрастной группы оказываются во все обследованные годы в явном меньшинстве, что несомненно отражает их повышенную смертность и косвенно указывает на среднюю максимальную продолжительность жизни в природе. Согласно результатам наших исследований, в условиях лесостепи громадное большинство лягушек не доживает до 6-го года жизни.

Данные, характеризующие динамику возрастного состава *Rana arvalis* в лесостепи, служат нам основой для анализа неизмеримо более скудных материалов, которые удалось получить на Севере. Весь анализированный в данном разделе материал представлен в табл. 12 и на рис. 5.

Сравнение группы сеголеток генерации 1959 г. с перезимовавшими молодыми в 1968 г. ясно показывает, что различия в условиях существования, складывающиеся в разные годы, детерминируют различия в скорости роста животных: больше половины сеголеток 1959 г. укладываются в диапазон изменчивости размеров тела особей,

перезимовавших в 1968 г. Однако и быстро растущая генерация 1959 г. по размерам явно уступает одновозрастным молодым из лесостепных районов. Это может служить ясным указанием на замедленную скорость роста амфибий на Крайнем Севере после метаморфоза. Косвенным образом это подтверждается и анализом общей таблицы, отражающей возрастную структуру популяций *Rana arvalis*. Как уже указано, наиболее обильные сборы были проведены в 1959 г., и они служат главным источником информации по интересующему нас вопросу. Из таблицы ясно видно, что относительное обилие животных младших возрастных групп значительно меньше, чем в лесостепи. Следует подчеркнуть, что выделенные в таблице возрастные группы являются условными, выделенными по размерам тела. Лишь для младших возрастов они более или менее точно отражают реальный возраст. Группа сеголеток выделяется абсолютно достоверно. В наших сборах есть один-единственный экземпляр *Rana arvalis*, добытый в 1968 г. до выхода сеголеток на сушу, который по размерам и общему облику мог быть принят за сеголетка. Это значит, что лишь отдельные, резко отставшие в росте индивиды, могут быть в возрасте 1+ спутаны с сеголетками. Такие особи в популяции составляют явное меньшинство и не нарушают общей картины. Таким образом, можно полагать, что группу сеголеток мы выделили правильно.

ТАБЛИЦА 12

Количество особей разных возрастов *Rana arvalis*, добытых на Ямальском Севере

Место и время сбора	0+(15—18,5 *мм*)	1+	2+	3+	4+	5+ и старше
Река Хадыта, июль — август, 1959 г.	29	5	7	9	13	41
Река Хадыта, июль 1968 г.	—	6	—	3	—	4
Река Аксарка, июль 1967 г.	—	—	1	7	2	17
Мыс Слинкина, июль 1967 г.	—	1	—	—	2	3
Река Собь (низовья), июль 1968 г.	—	1	—	3	6	3
Река Лонгот-юган, низовья, август 1968 г.	—	1	—	—	—	6

Почти с той же достоверностью может быть выделена и группа животных в возрасте 1+. Уже в возрасте 2+, а тем более 3+ различия в скорости роста индивидов препятствуют строгому отделению старших групп. Это делает наглядным анализ представленной огивы (рис. 6). Она ясно показывает, что в распределении по размерам тела лягушек в диапазоне от 24 до 48 *мм* практически невозможно добыть двух лягушек одинаковых размеров. Это нетрудно понять, если исходить из высказанного ранее предположения об очень сильном варьировании скорости роста отдельных особей, в зависимости от конкретных условий их развития.

Тем не менее на огиве просматриваются сгущения точек (разделенные разрывом в 2—2,5 *мм*), что наблюдается в следующих диапазонах длин тела: 22—30, 32—38, 41—46 и 48—51 *мм*. Эти сгущения мы условно принимаем за возрастные и на этой основе выде-

ляем указанные в таблице возрастные группы до возраста 4+. Можно полагать, что существенные ошибки в данном случае появляются у лягушек в возрасте 3+ и 4+.

Нетрудно заметить, что животные указанных возрастных групп по размерам уступают равновозрастным животным лесостепной зоны (ср. табл. 11 и 13). Это еще раз может подтвердить высказанное ранее предположение о замедленной скорости роста лягушек на Севере после их перехода к сухопутному образу жизни. Однако наибольший интерес представляет та часть табл. 13 и соответствующей ей огивы, которая касается старших возрастных групп, так как свидетельствует о резком преобладании в популяции старших животных. Здесь мы имеем полную возможность покинуть зыбкую почву гипотез и стать на твердый фундамент фактов. В северных популяциях *Rana arvalis* резко преобладают наиболее крупные особи. Сопоставление табл. 11 с табл. 13 показывает, что лягушки, превышающие по размерам максимальную группу лесостепной популяции, составляют в популяции на Крайнем Севере более 50%. Такое преобладание лягушек старших возрастных групп не может быть объяснено благоприятным годом в период их рекрутирования в популяцию. Это подтверждается тем, что буквально во все годы работы большинство добытых лягушек относилось к числу наиболее крупных. Уяснить это можно только следующим образом. Рост лягушек на Крайнем Севере замедлен, а с возрастом еще более замедляется, увеличивается роль конкретных условий существования, в которых происходит развитие особи, и поэтому выделение по размерам животных старше четырех лет становится невозможным, и все лягушки крупнее 50 *мм* попадают в одну возрастную группу (при этом учитываются животные, собранные в течение нескольких лет.). В связи с тем, что во все годы работы (а не только в 1959 г., когда это проявилось наиболее отчетливо) лягушки указанной старшей возрастной группы составляли более 50% популяции, отсюда можно сделать вывод, что они включают по меньшей мере 5 возрастных групп, так как превышают по обилию четыре предшествующих года. Отсюда следует вывод: на Крайнем Севере *Rana arvalis* доживает по меньшей мере до 10 лет и достигает при этом более крупных размеров тела,чем лягушки из южных популяций.

ТАБЛИЦА 13

Возрастной состав Хадытинской популяции *Rana arvalis* (без учета сеголеток)

Возрастная группа	Количество особей каждого возраста, % от общего числа особей	Длина тела, *мм*
1+	6,9	22—30
2+	5,6	32—38
3+	8,3	41—46
4+	16,7	48—51
5+ и старше	62,5	52—63

К сказанному следует добавить, что из 1524 лягушек лесостепи лишь 80 было более 50 *мм* длиной, что составляет 5,25% от всего количества.

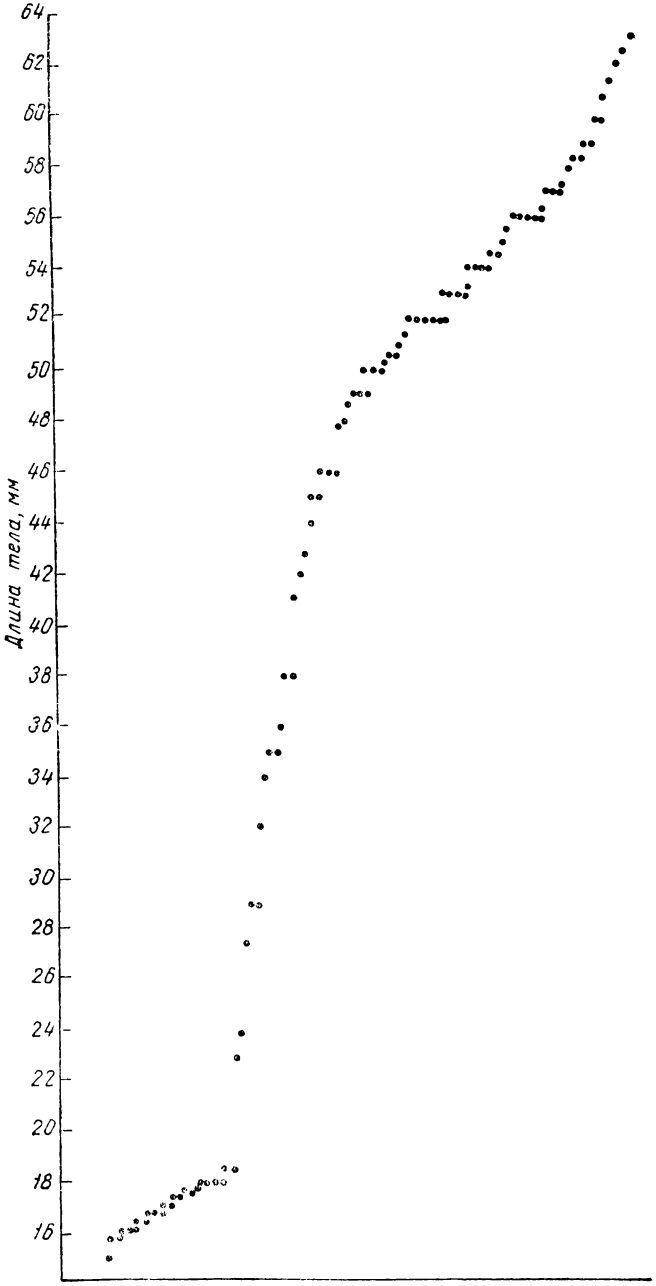

Рис. 6. Общая характеристика *Rana arvalis*, добытых в пойме р. Хадыты.

Этот вывод находится в соответствии с результатами наблюдений многих авторов, которые показали, что снижение общего уровня метаболизма пойкилотермных животных приводит к увеличению продолжительности жизни, например, исследования на ящерицах *Sceloporus*, на ряде видов рыб и членистоногих (Brawn, 1943; Miller, 1946). Показано также, что экспериментальное повышение уровня метаболизма у пойкилотермных животных (опыты на членистоногих) приводит к значительному сокращению продолжительности жизни (Pearl, 1928; MacArthur, Baillie, 1929). Трудно сомневаться в том, что в отдельные периоды жизненного цикла метаболизм северных амфибий может быть значительно выше, чем у южных (см. гл. 3), в целом же уровень обмена веществ популяций лягушек на Крайнем Севере, безусловно, ниже, чем в более южных районах. Достаточно вспомнить хотя бы о длительном периоде спячки. Отсюда повышение продолжительности жизни, а следовательно, и повышение периода увеличения в размерах, периода роста; отсюда и более крупные размеры тела, и резкое преобладание животных наибольшей размерной группы.

Преобладание в популяции крупных особей, несомненно, имеет очень важное приспособительное значение. Новейшие исследования показали (McDiarmid, 1968), что крупные лягушки более подвижны, что повышает возможность контактов в брачный период при низкой численности. Они более устойчивы к неблагоприятным воздействиям среды и отличаются повышенной плодовитостью. По понятным причинам все эти особенности крупных земноводных имеют на пределе их распространения особое значение.

ГЛАВА 6

Некоторые морфофизиологические особенности северных амфибий, связанные с общим уровнем метаболизма

О морфофизиологических особенностях северных амфибий, связанных со спецификой питания и размножения, было сказано в предыдущих главах. Здесь мы коснемся анализа трех показателей, отражающих уровень метаболизма животных.

Интересной экологической интерпретации поддается материал, характеризующий отличия южных и северных популяций *Rana arvalis* по содержанию гемоглобина. В лесных районах среднее содержание гемоглобина у половозрелых особей составляет 47,4%. У обследованных нами популяций остромордой лягушки из районов Заполярья содержание гемоглобина колеблется от 42,5±1,9% у неполовозрелых особей до 54,5±1,9 — у половозрелых. Различия статистически достоверны и биологически несомненно существенны. Они полностью соответствуют тезису о повышенной двигательной активности крупных животных (гл. 5).

Материал, накопленный нашей лабораторией (Шварц и др., 1968), показал, что у пойкилотермных, так же как и у гомотермных, виды (а также внутривидовые формы), отличающиеся большей двигательной активностью, отличаются повышенным содержанием гемоглобина в крови. Отсюда можно заключить, что северные амфибии, по крайней мере в отдельные периоды своей жизни, характеризуются относительно высокой подвижностью. К сожалению, конкретных наблюдений, подтверждающих это или противореча-

ТАБЛИЦА 14

Сравнительная характеристика северных и южных половозрелых *Rana arvalis*

Место сбора материала	Вес тела, г	Индекс сердца, ‰	Индекс почки, ‰	Колич. гемоглобина в крови, %
Южный Ямал (n=99) . .	15,3	2,91±0,08	3,22±0,07	54,5±1,9
Курганская область	—	3,10±0,15	3,20±0,15	47,4

ТАБЛИЦА 15

Интерьерная характеристика северных популяций *Rana arvalis* (взрослые)

Популяция	n	Вес тела, *г*	Индекс сердца, ‰			Индекс почки, ‰		
			lim	M±m	C_v, %	lim	M±m	C_v, %
Хадыта, июль—август 1959 г.	90	14,3	1,26—5,85	2,91±0,11	29,3	1,84—6,35	3,38±0,11	23,9
Ямбура, июль 1956 г.	7	15,6	2,32—4,59	3,28±0,26	21,0	1,58—4,44	2,87±0,52	36,2
Аксарка, июль 1967 г.	12	14,8	2,60—4,55	4,44±0,16	15,7	3,02—4,91	3,53±0,15	14,6
Мыс Слинкина, июль 1967 г.	5	13,7	3,14—3,80	3,43±0,10	7,65	2,92—3,78	3,38±0,15	11,4

щих этому, у нас нет. Однако в литературе имеются указания об относительно высокой способности северных *Rana sylvatica* поддерживать нормальную активность при пониженной температуре среды (Johansen, 1962). Возможно, что повышенное содержание гемоглобина связано с этой особенностью субарктических популяций.

Менее ясные данные получены при изучении относительных размеров сердца и почек. Изучение ряда видов амфибий в условиях лесостепи показало, что повышенная двигательная активность связана у них с резким увеличением размеров сердца. Так, например, у *Bufo viridis* в районах, где она совершает далекие миграции, индекс сердца приближается к индексу сердца птиц (Шварц, 1954), что давало основание полагать, что между северными и южными амфибиями в этом отношении могут быть обнаружены существенные отличия. Это предположение не подтверждается. Данные, представленные в табл. 14, показывают, что средние размеры сердца северных *Rana arvalis* практически не отличаются от таковых у лесостепных лягушек. Однако субарктические популяции отличаются между собой довольно значительно (табл. 15). Возможно, что это отражает относительно быструю морфофизиологическую реакцию животных на конкретные условия существования в период обследования. Во всяком случае представленные материалы делают очевидным, что субарктические популяции рассматриваемого вида не отличаются наследственно закрепленными повышенными размерами сердца по сравнению с южными. К вполне аналогичному выводу мы приходим при сравнении размеров почек.

Возрастные изменения размеров указанных органов существенны, но полностью подчиняются закономерностям, установленным ранее на южных амфибиях: относительные размеры сердца и почки с увеличением размеров тела падают (табл. 16, 17). Однако конкретные условия среды в разных популяциях могут внести в это

ТАБЛИЦА 16

Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов в хадытинской популяции *Rana arvalis*

Весовая группа, *г*	*n*	Вес тела, *г*	Длина тела, *мм*	Индекс сердца, ‰	Индекс печени, ‰	Индекс почки, ‰	Индекс кишечника, %
0,3—0,7 (сеголетки)	29	0,476	17,3	—	62,2±2,91	—	143,8±8,7
1—3	7	2,70	25,0	3,60±0,13	45,7±3,45	4,18±0,21	194,3±7,6
5—10	21	8,52	46,7	3,44±0,09	63,5±2,78	3,79±0,16	162,7±7,7
12—19	46	15,3	55,2	2,72±0,07	61,3±2,34	3,12±0,12	178,8±5,8
20—25	2	21,8	61,5	2,23±0,73	89,3±5,1	2,92±0,82	186,0±10,0

правило существенные коррективы. По-видимому, мы столкнулись с этим при изучении популяции *Rana arvalis* из района р. Аксарки (табл. 18). У лягушек этой популяции изменения относительных размеров сердца и почек с возрастом не происходит. Поскольку при сравнении амфибий разного возраста мы сравниваем животных разных лет рождения, то эти материалы можно рассматривать в качестве указания на очень значительные изменения морфо-физиологических особенностей животных при изменении условий среды. В самом деле, двухгодовалые лягушки с р. Аксарки имеют такой же индекс сердца, как более крупные лягушки с р. Хадыты. Крупные же лягушки с р. Аксарки обладают значительно более крупным сердцем, чем равные им по размерам

ТАБЛИЦА 17

Возрастные изменения относительных размеров печени и кишечника *Rana arvalis* из лесостепных районов (Курганская область)

Группа	Индекс печени, ‰	Индекс кишечника, %
Сеголетки	40,5±1,5	143,5±7,3
Половозрелые	33,7±1,7	218,±11,3

ТАБЛИЦА 18

Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов *Rana arvalis* из района р. Аксарки

Группа	*n*	Вес тела, *г*	Индекс сердца, ‰	Индекс печени, ‰	Индекс почки, ‰	Индекс кишечника, %	Индекс поджелудочной железы, ‰
Неполовозрелые . .	8	5,47	3,46± ±0,096	45,5± ±3,36	3,53± ±0,232	176,9± ±10,9	3,74± ±0,418
Половозрелые . . .	12	14,8	3,44± ±0,156	52,1± ±3,25	3,53± ±0,148	175,3± ±9,4	3,17± ±0,239

особи с р. Хадыты. Подобных различий между популяциями (с учетом возрастной изменчивости рассматриваемых признаков) при работе в южных районах нам констатировать не удавалось (несмотря

на более значительный материал). Отсюда можно заключить, что условия, складывающиеся в разные годы на Севере, накладывают на морфо-физиологический облик лягушек значительно более сильный отпечаток, чем на юге. К аналогичным выводам мы приходим при сравнении размеров почек указанных популяций, но в данном случае различия выражены резче. У молодых лягушек р. Аксарки индекс почки меньше, чем у молодых хадытинских особей, а у взрослых наблюдается обратная картина.

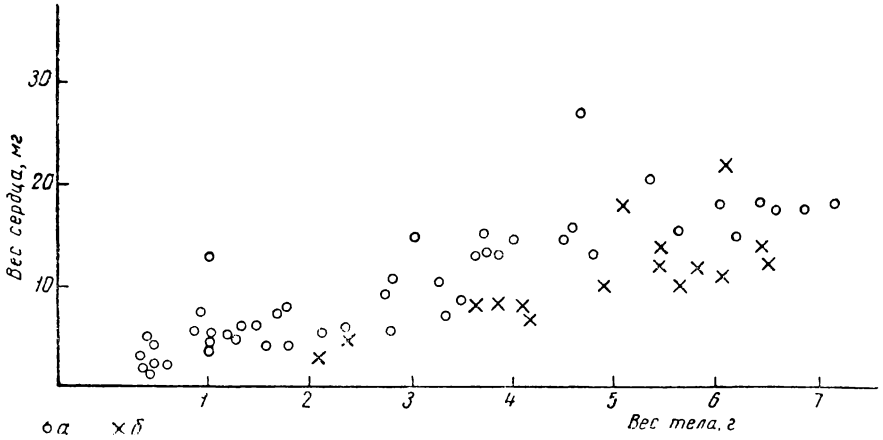

Рис. 7. Размеры сердца южных (*а*) и северных (*б*) *Hynobius keyserlingi*.

О быстром изменении рассматриваемых интерьерных особенностей северных амфибий говорят и сезонные изменения веса их сердца и почек. Соответствующий материал подобрать довольно трудно, так как по понятным причинам допустимы лишь сравнения животных одинаковых размеров, а амфибии Заполярья никогда не встречаются в таком обилии, как в более южных зонах. Тем не менее некоторые наблюдения по этому вопросу заслуживают внимания. 9 июля 1959 г. у 11 особей весом 14,7 *г* средний индекс сердца и почки был равен $3{,}16 \pm 0{,}18^0/_{00}$ и $3{,}23 \pm 0{,}24^0/_{00}$, а через 20 дней соответствующие показатели у 25 особей того же размера оказались равными $2{,}71 \pm 0{,}11^0/_{00}$ и $3{,}21 \pm 0{,}11^0/_{00}$. И с подобными изменениями конституции лягушек за столь короткий срок нам при работе на юге сталкиваться не приходилось.

Более резко выражена морфо-физиологическая специфика субарктических популяций *Hynobius keyserlingi* (табл. 19). Из представленного материала видно, что и сердце, и почка у животных этого вида, обитающих на Севере, достоверно меньше, чем у южных. Экологический смысл этих различий кажется ясным. Можно полагать, что на Севере углозуб теснее связан с водой, не совершает далеких перемещений, что и отражается на его конституции. Заслуживает внимания и то, что различия между северными и южными

углозубами проявляются при сравнении животных любого возраста (рис. 7, 8).

ТАБЛИЦА 19

Сравнительная характеристика северных и южных *Hynobius keyserlingi*

Место сбора материала	*n*	Вес тела, *г*	Индекс сердца, ‰	Индекс почки, ‰
Южный Ямал . .	16	4,68	2,11±0,12 (1,43—3,63) *	1,68±0,15 (1,24—3,63)
Свердловская область	27	4,52	3,20±0,16 (1,95—5,81)	3,33±0,22 (1,52—6,31)

* В скобках указаны лимиты.

Физиологическая специфика северных амфибий проявляется также при изучении зависимости реактивности мышц от температуры среды. Перспективность подобных исследований демонстри-

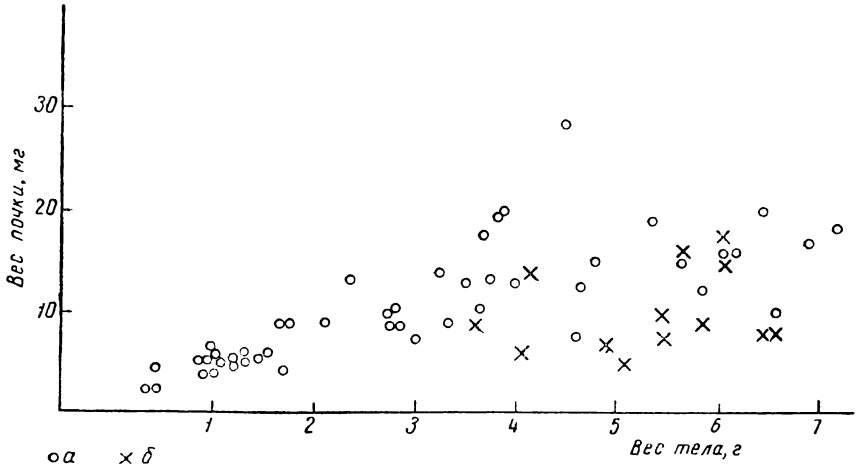

Рис. 8. Размеры почки южных (*а*) и северных (*б*) *Hynobius keyserlingi*.

руется недавней работой Миллера и Делингера (Miller, Dehlinger, 1968). Этими авторами изучена возбудимость при различных температурах нервно-мышечного препарата двух видов лягушек — лесной (*Rana sylvatica*) из окрестностей Фэрбенкса (Аляска) и леопардовой (*Rana pipiens*), добытой в западных районах Центральной Мексики. Лесные лягушки были представлены особями длиной 4—4,5 *см*, а общие размеры леопардовых лягушек колебались от 7 до 9 *см*. Тетанические сокращения икроножной мышцы регистри-

ровались на осциллоскопе. Миллером и Делингером установлено, что максимальные тетанические сокращения изолированной икроножной мышцы с уменьшением температуры среды у *Rana sylvatica* увеличиваются в 1,5—2 раза, в то время как в тех же условиях (при изменении температуры от +25 до 0° С) у леопардовой лягушки они уменьшаются. Более того, мускулы *Rana sylvatica* остаются чувствительными на раздражение седалищного нерва до тех пор, пока не замерзают (при понижении температуры до минус 3—5° С), тогда как у *R. pipiens* они становятся нечувствительными и к нервной, и к прямой стимуляции уже при 0° С, хотя замерзание мышц происходит у обоих видов при одной и той же температуре. Особенностью изученных этими авторами северных лягушек является то, что препараты их икроножных мышц восстанавливали полностью или частично свою возбудимость, будучи замороженными в течение более получаса.

Миллер и Делингер не дали соответствующей экологической интерпретации полученным результатам, но исследования названных авторов показали, что между близкими видами (*Rana sylvatica* и *Rana pipiens*) наблюдаются существенные различия в реакции нервно-мышечного препарата на снижение температуры. Для более северного вида характерно сохранение реагентности мышц на раздражение при значительных понижениях температуры среды, что подтверждается и некоторыми полевыми наблюдениями (Johansen, 1962).

По нашей просьбе студент Уральского государственного университета Д. С. Чичерин изучил аналогичные различия между северной и южной популяциями одного вида. Работа проводилась в лаборатории субклеточной экологии (зав. Р. С. Орлов) Института экологии растений и животных УФАН СССР. В нашем материале северные *Rana arvalis* представлены особями длиной 2,5—5 *см*, добытыми летом 1969 г. в пойме р. Хадыты (Южный Ямал). Представители более южной популяции, добытые осенью того же года под г. Свердловском, имели длину тела 4—5 *см*. Кроме того, были обследованы особи *Rana ridibunda* длиной 7—9 *см*, добытые той же осенью в окрестностях г. Фрунзе.

Перед опытом все лягушки выдерживались при температуре +4° С в течение 15 дней. Северные лягушки случайно некоторое время находились при температуре ниже нуля, но тем не менее все они остались живыми.

В ряде опытов при помощи микроэлектродов измеряли потенциал покоя портняжной мышцы лягушки. Отпрепарированную мышцу помещали в ванночку с раствором Вудбери и жестко закрепляли. В мышцу вводили стеклянный микроэлектрод, и с его помощью отводились потенциалы покоя, величины которых регистрировались на экране катодного осциллографа. Температура раствора поддерживалась постоянной и была равна +18° С.

Опыты на нервно-мышечном препарате лягушек проводились в следующем порядке: препарат помещали в ванночку с раствором

Рингера, температура которого была равна плюс 20—25° С. Раздражение прямоугольными импульсами от электронного стимулятора подавалось на нерв через серебряные электроды. Амплитуду и длительность импульсов раздражения подбирали наименьшие для данной температуры. Порог во всех опытах подбирали для одиночных сокращений. Сокращения мышцы регистрировались тензодатчиками и через усилитель подавались на самопишущий прибор Н-320. Регистрировались различные величины тетанических сокращений при изменении частоты раздражающих импульсов от 1 до 50 в 1 *сек*. После регистрации сокращений при комнатной температуре температура раствора в ванночке понижалась на 5° С. Подбирались амплитуда и длительность порогового импульса и при вариациях частоты этих импульсов записывались тетанические сокращения.

ТАБЛИЦА 20

Зависимость амплитуды и длительности порогового раздражения нервно-мышечных препаратов лягушек от температуры

Температура, ° С	Амплитуда	Длительность
Особи с п-ова Ямал		
25	0,184	2,7
20	0,222	1,8
15	0,332	5,2
10	0,260	3,7
5	0,327	5,3
0	0,272	8,0
—1	0,600	21,0
—2	0,612	22,7
Особи р-на г. Свердловска		
25	0,200	1,0
20	0,200	0,3
15	0,200	0,3
10	0,600	15,0
5	1,300	30,0
0	1,400	30,0
Особи р-на г. Фрунзе		
25	0,133	0,4
20	0,175	0,6
15	0,291	7,0
10	0,375	14,2
5	0,580	15,2
3	1,000	30,0
2	1,100	30,0

Потенциалы покоя были измерены на портняжных мышцах четырех особей остромордой лягушки с Южного Ямала и четырех особей озерной лягушки (*Rana ridibunda*). По первым результатам можно судить, что величины потенциалов покоя сравниваемых групп имеют размах от 60 до 90 *мв* и существенно не отличаются.

Эксперименты на нервно-мышечных препаратах вначале проводились без записи сокращения мышцы. Целью их было установление нижних границ температур, при которых мышцы способны отвечать на раздражения. Получены следующие результаты: наименьшая температура для четырех северных остромордых лягушек —2° С. При температуре —3° С ответа на раздражение не было. Самые низкие температурные показатели у семи экземпляров озерной лягушки +3° С (у двух особей) и +2° С (у пяти особей). Затем регистрировались тетанические сокращения мышц на разные частоты раздражающих импульсов. Здесь были получены такие данные: у северных лягушек две мышцы реагировали на температуру 0° С, одна — на — 1° С и пять — на — 2° С. У свердловских две мышцы реагировали на температуру 0° С, а у двух фрунзенских

(озерных) — на температуру +2° С. В этих опытах учитывались амплитуда (*в*), длительность (*мсек*) и частота (*мсек*) раздражающих импульсов при разных температурах. Частота стимуляции изменялась ступенеобразно от 1 до 50 *имп/сек* через 5—10 *имп/сек*.

При температуре от 25 до 10° С гладкий тетанус вызывался частотой импульсов в 10—20 *имп/сек*, при температурах 5° С и ниже — частотой 5 и даже 1 *имп/сек*. Латентный период ответа с понижением температуры увеличивался для всех исследованных препаратов трех обследованных популяций (табл. 20).

Сравнение данных возбудимости препаратов исследованных лягушек показывает, что препараты северных популяций обладают сравнительно инертной, но более устойчивой системой возбудимости. Возможность сократительного ответа в условиях температур ниже нуля заставляет предполагать наличие специализированной структуры механизма сопряжения возбуждения с сокращением. В той же лаборатории Р. С. Орлова была проведена регистрация внутриклеточной электрической активности клеток сердечной мышцы. Было установлено, что при температуре 0° сохраняется амплитуда клеточных потенциалов действия, наблюдается усиление амплитуды сокращений и возрастание скорости расслабления. Заслуживают внимания данные, показывающие, что диапазон приспособительных возможностей клеток сердечной мышцы у субарктических популяций остромордой лягушки оказался чрезвычайно широким и в зоне высоких температур. Клетки сохраняют сократимость и потенциалы действия вплоть до 40—45°.

Исследования устойчивости к действию высоких температур, проведенные на икроножных и портняжных мышцах, показали, что у субарктических *Rana arvalis* возбудимость и сократимость в течение 30—40 *мин* сохраняются при температуре 35°; предел выносливости — 36° (возбудимость и сократимость сохраняется в течение 5—10 *мин*). Физиологические пределы выносливости мышц лягушек того же вида из лесостепи оказались значительно ниже: возбудимость и сократимость сохранялись лишь при температуре 32—33°. Возможно, что эти данные указывают на общее повышение приспособляемости лягушек, адаптированных к экстремальным условиям существования.

В настоящее время трудно сказать, какие конкретные механизмы лежат в основе установленных различий между субарктическими и «южными» популяциями *Rana arvalis*, но сам факт этих различий говорит о том, что внутривидовая адаптивная радиация распространяется и на внутриклеточные процессы.

◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆◆

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ К УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ

В Субарктику проникают 4 вида земноводных и образуют здесь стабильные и относительно многочисленные популяции (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *R. sylvatica*, *Hynobius keyserlingi*).

Все эти виды обладают отчетливо выраженными приспособлениями к условиям существования в Субарктике. Важнейшие из них следующие.

1. Способность использовать в качестве одного из основных источников корма водных насекомых. Способность использовать растительные корма (этот вывод требует проверки и уточнения).

2. Повышенная (по сравнению с южными популяциями тех же видов) способность к созданию резервов быстро мобилизуемого резервного питательного вещества — гликогена — в печени. Исключительная скорость накопления гликогена в благоприятных условиях существования.

3. Способность пищеварительных ферментов (амилаз) сохранять высокую активность при резком снижении температуры (до +5°). Это показывает, что биологическая дифференциация субарктических амфибий проявляется и на субклеточном уровне. Об этом же свидетельствует и способность мускулатуры субарктических лягушек сохранять нормальную возбудимость при значительном понижении температуры среды (ниже нуля).

4. Высокая сопротивляемость эмбрионов и личинок резкому снижению температуры.

5. Исключительно высокая скорость развития в условиях низких температур при сохранении типичной для вида скорости роста личинок.

6. Замедленная скорость роста после метаморфоза, увеличение средней продолжительности жизни и, как следствие этого, резкое преобладание в популяции крупных животных, отличающихся некоторыми морфо-физиологическими особенностями (в том числе повышенная концентрация гемоглобина), связанными с повышением двигательной активности.

Перечисленные особенности северных земноводных позволяют

им формировать в южных районах Субарктики стабильные и многочисленные популяции, достигающие в отдельные годы довольно высокой численности. Это позволяет думать, что роль амфибий в биоценозах лесотундры и южной тундры более существенна, чем это представляется в настоящее время.

Изучение путей приспособления амфибий к условиям существования на Крайнем Севере представляет большой общебиологический интерес. Оно показывает, что в процессе освоения отдельными популяциями вида новой среды обитания происходит комплексное изменение важнейших морфо-физиологических особенностей животных, которые лишь в незначительной степени отражаются на признаках, учитываемых даже современными методами систематики. Этот вывод имеет существенное значение для понимания закономерностей микроэволюционного процессса и для оценки возможности использования таксономической структуры вида в качестве зеркала эволюции.

С другой стороны, весьма показательно совпадение морфо-физиологических путей приспособления разных видов к тождественным условиям существования. В этом отношении заслуживают особого внимания не только общие приспособления разных видов амфибий, но и возникновение сходных адаптаций у представителей разных классов. Здесь достаточно отметить, что повышенная способность создания в организме энергетических резервов, увеличение скорости развития, расширение ассортимента доступных кормов, повышение активности пищеварительных ферментов в равной степени характерны для субарктических популяций млекопитающих, птиц и амфибий. Это указывает на общие законы приспособления животных разных групп к экстремальным условиям существования.

♦♦♦♦♦♦♦♦♦♦♦♦

ЛИТЕРАТУРА

Амстиславский А. З., Береговой В. Е., Большаков В. Н., Гашев Н. С., Добринский Л. Н., Ищенко В. Г., Оленев В. Г., Павлинин В. Н., Покровский А. В., Шварц С. С. Новые данные о распространении позвоночных животных на Урале и в Зауралье. — Мат-лы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, 1968, вып. 2 (Свердловск, УФАН СССР).

Банников А. Г. Об особенностях в сроках размножения и развития бесхвостых земноводных различных биологических групп. — Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, 1957, т. 65, вып. 6.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2. Птицы. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 56.

Житков Б М. По Канинской тундре. (Отчеты экспедиции Императорского русского географического общества на Канин п-ов в 1902 году). — Зап. Импер. рус. геогр. о-ва по общей географии, 1904, т. 41, № 1.

Ищенко В. Г. К биологии сибирского углозуба на Урале. — Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск, 1962 (Томск. гос. ун-т).

Ищенко В. Г. О находке сибирского углозуба на Севере. — Вопросы герпетологии. Изд-во ЛГУ, 1964.

Коржуев А. П., Коштоянц Х. С. Материалы к сравнительной физиологии пищеварительных ферментов. — Зоол. ж., 1934, т. 13, вып. 3.

Назаров А. А. Сибирский углозуб в Европе. — Природа, 1968, № 2.

Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи. — Зап. Импер. Академии наук по физ. - матем. отд., 1905, т. 17, № 1.

Пешеходная опись части русских владений в Америке, произведенная лейтенантом Л. Загоскиным в 1842, 1843 и 1844 гг. М. (Изд. 1 — СПб, 1847—1848 гг.), 1956.

Теплова Е. Н. Амфибии и рептилии Печеро-Илычского заповедника. — Труды Печоро-Илыч. гос. заповедника, 1957, вып. 6.

Терентьев П. В. Опыт обзора русских видов рода *Rana*. — Труды 2-го съезда зоологов СССР, 1927.

Терентьев П. В. Лягушка. М., изд-во «Сов. наука», 1950.

Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М., изд-во «Сов. наука», 1949.

Топоркова Л. Я. Географическая изменчивость аллометрического роста у двух видов рода *Rana*. — Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (УФАН СССР).

Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. Материалы по экологии трявяной лягушки на Полярном Урале.— Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Труды Ин.-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 38.

Топоркова Л. Я., Шварц С. С. Земноводные за Полярным кругом. — Природа, 1960, № 10.

Шварц С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека. — Зоол. ж., 1948, т. 27, вып. 5.

Шварц С. С. О значении постоянной температуры тела животных для скорости переваривания. — Природа, 1948а, № 6.
Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных. — Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 3.
Шварц С. С. К биологии амфибий за Полярным кругом. — Труды Салехард. стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1 (Тюмень).
Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. — Проблемы флоры и фауны Урала. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14.
Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1. Млекопитающие. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 33.
Шварц С. С. Влияние температуры на активность амилаз северных амфибий. — Докл. АН СССР, 1968, т. 179, № 5.
Шварц С. С., Добринский Л. Н. Животный мир Хадыты. — Природа, 1966, № 1.
Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия. Экология, 1970, № 1.
Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II. Разнообразия действия. Экология, 1970, № 2.
Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 58.
Щупак Е. Л. Динамика биомассы в процессе онтогенеза популяции остромордой лягушки. — Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, вып. 3. Свердловск, 1969 (УФАН СССР).
Abrahmson J., Maher M. The effects of temperature upon pancreatic amylase in selected reptiles and amphibians. Canad. J. Zool., 1967, v. 45, N 2.
Adolph E. F. The size of the body and the size of the environment in the growth of tadpoles. — Biol. Bull., 1931, v. 61.
Aebli H. von. Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tailern des Kantons Glarus (Schweiz). — Rev. suisse de Zool., 1966, nag 73, N° 1.
Bedriaga J. von. Die Lurchfauna Europas. I. Anura, Froschlurche. Moscau, 1891.
Bedriaga J. von. Die Lurchfauna Europas. 2. Urodela, Schwanzlurche. Moscau, 1897.
Bellis F. An ecological study of the wood frog *Rana sylvatica* LeConte. Ph. D. thesis, Univ. Minn., 1957.
Boulenger G. A. Catalogue of the Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum. Lond., 1882.
Brawn C. J. Age and growth of Montana grayling. — J. Wild. Managmt., 1943, v. 7.
Caraway W. T. A stable storch substrate for the determination of amylase in serum and other body fluids. — Amer. J. Clinic. Pathol., 1959, v. 32, N 1.
Cope E. D. The Batrachia of North America. — Bull. U. S. Nat. Mus., 1889, N 34.
Etkin W. Metamorphosis. — In: J. A. Moore (ed.) Physiology of the Amphibia. A. P., N. Y. — Lond., 1964.
Fauna Arctica, Bd 4. Jena 1906.
Gunther A. Catalogue of the Batrachia Salientia in the collection of the British Museum (Natural History). Lond., 1858.
Hantzch B. Contribution to the knowledge of extreme northeastern Labrador. — Canad. Field — Naturalist, 1931, v. 45, N° 4.
Herreid C. F., Kinney St. Survival of Alaskan woodfrog (*Rana sylvatica*) larvae. — Ecology, 1966, v. 47, N° 6.
Herreid C. F., Kinney St. Temperature and development of the wood frog *Rana sylvatica*, in Alaska. — Ecology, 1967, v. 48, N° 4.
Hildebrandt H. Notes on Rana sylvatica in the Labrador peninsula. — Copeia, 1949, N 3.

Hock R. Alaskan Zoogeography and Alaskan Amphibia. Proc. Fourth Alaskan Science Conference (1953), N. Y., 1956.
Johansen K. Observations on the wood frog Rana sylvatica in Alaska. Ecology, 1962, v. 43, N° 1.
Kessel B. Breeding dates of *Rana sylvatica* at College, Alaska. Ecology, 1965, v. 46, N° 1-2.
Knox. W. E. Adaptive enzymes in the regulation of animal metabolism. — In: Prosser C. L. (ed.), Physiological Adaptation. Am. Physiol. Soc. Washington D. S., 1958.
Logier E. B. S., Toner G. C. Check — List of the Amphibians and Reptilies of Canada and Alaska. — Contr. on the Roy. Ontario Museum of Zool. and Paleont., 1955, N° 41.
MacArthur J. W., Baillie W. H. Metabolic activity and duration of life. 2. Metabolic rates and their relation to longevity in *Daphnia magna*. — J. exp. Zool., 1929, v. 53.
Martoff B. S., Humphries R. L. Variation in Rana sylvatica. — Amer. Midl. Natur., 1959, v. 61.
McDiarmid Roy W. Population variation in the frog genus Phrynohyas Fitzinger in Middle America. — Contr. Sci. Los Angeles County Museum, 1968, N° 134.
Moore J. A. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of amphibia. — Ecology, 1939, v. 20.
Moore J. A. Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber. — Evolution, 1949, N° 3.
Moore J. A. Patterns of evolution in the genus *Rana*. — In: Jepsen Gl., Mayr E., Simpson G. G. (eds), Genetics, Paleontology and Evolution. N. Y., 1963.
Miller R. B. Notes on the Arctic grayling, Thymallus signifer Richardson from Great Bear Lake. — Copeia, 1946, N° 3.
Miller L. K., Dehlinger P. I. Neuromuscular function at low temperatures in frogs from cold and warm climates, Compar. Biochem. and Physiol. 1969, v. 28, № 2.
Nilsson S. Skandinavisk Fauna. 3. Amfibierna. 2 nd Ed. Lund., 1860. (1-st ed. — 1842).
Pearl R. The rate of living. N. Y., 1928.
Preble E. A. A biological investigation of the Hudson Bay region. — N. Amer. Fauna, 1902, N° 22.
Preble E. A. A biological investigation on the Athabaska — Mackenzie region. — N. Amer. Fauna, 1908, N° 27.
Rüibal R. An Altitudinal and Latitudinal clines in *Rana pipiens*. — Copeia, 1958, N° 3.
Rümokopf. Beitrage zur Okologie mitteleuropische Salientia. Zs. Morphol. und Ökol. Tiere, 1958, Bd 47, N° 1.
Schreiber E. Herpetologia Europaea. Jena, 1912 (1-st ed. — 1875).
Stejneger L., Barbour T. A Check — List of North American amphibiens and reptiles, Cambridge, 1917.
Strauch A. Revision der Salamandriden — Gattungen. Ibid., 1870, v. 16, N° 4.
Uhlenhuth E. Relation between metamorphosis and other developmental phenomena in amphibians. — J. Gen. Physiol., 1919, N° 1.
Werner A. Die nordlichsten Amphibien und Reptilien. — Fauna Arctica, Jena, 1906, Bd 4.
Witschi E. Development of the Vertebrates. W. B. Sauders Co., Philadelphia, 1956.
Wright A. H., Wright A. A. Handbook of Frogs and Toads. 3rd ed. N. Y., 1949.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1. Распространение земноводных в Субарктике. Замечания по внутривидовой систематике 3
Глава 2. Характер освоения субарктических территорий 8
Глава 3. Питание 14
Глава 4. Биология размножения 25
Глава 5. Скорость роста и возрастная структура популяций 40
Глава 6. Некоторые морфофизиологические особенности северных амфибий, связанные с общим уровнем метаболизма 47
Заключение 55
Литература 57

Станислав Семенович Шварц,
Владимир Георгиевич Ищенко

ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ
В СУБАРКТИКЕ

(Труды Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР, вып. 79)

РИСО УФАН СССР
Г. СВЕРДЛОВСК, К-49
ПЕРВОМАЙСКАЯ, 91

Художник А. Лебедев
Редактор изд-ва Р. Б. Гилилова. Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Корректор М. И. Зубринская

РИСО УФАН СССР № 488—25(70). НС 19040. Подписано в печать 19/II 1971 г. Формат 60×90/16. Объем 3,75 л. Уч.-изд. л. 4. Цена 41 к. Тираж 1100. Заказ 483.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.