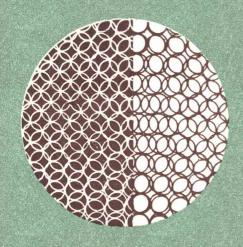
# ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ



СВЕРДЛОВСК - 1982

# ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ

#### УДК 591.526

Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

В сборнике представлены результаты многолетних исследований природных популяций животных Урала. Рассматриваются изменчивость внутрипопуляционных группировок по морфологическим, физиологическим, цитологическим и некоторым другим признакам. Оценивается роль этой изменчивости в динамике структуры и численности популяции (млекопитающих и амфибий). Работа представляет интерес для широкого круга биологов.

Ответственный редактор Л. Н. Добринский

## ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ · 1982

#### Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ

# ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

Реакции популяций мелких грызунов на изменения условий среды реализуются в процессе быстрой смены поколений. Поэтому возрастной состав этих животных сложен, динамичен и является одной из важных характеристик состояния их популяции.

Например, на рыжих полевках (Clethrionomys glareolus Schreb.) было показано, что возрастная структура их популяций различается на разных стадиях динамики численности [1, 2]. Кроме того, для этого же вида были отмечены перестройки возрастного состава в ответ на неблагоприятные условия среды [3, 4].

Для выявления общих и видоспецифических закономерностей популяционной регуляции у грызунов необходимо исследовать возрастную структуру популяций разных видов и в различных ландшафтно-географических зонах. В настоящей статье приводятся результаты изучения возрастного состава популяции полевки экономки (Microtus oeconomus Pall.) в условиях Субарктики.

#### Материал и методика исследования

Отлов и мечение полевок-экономок осуществляли на опытном участке пойменного осоково-вейникового луга площадью 1,13 га, расположенном в среднем течении р. Хадытаяхи (Южный Ямал). Участок был охвачен сетью деревянных ловушек на расстоянии 8 м друг от друга. Исследования проводили в летние месяцы 1977 и 1978 гг. В 1977 г. проведено пять серий отлова грызунов (15—25 июня, 8—13 июля, 18—23 июля, 30 июля—3 августа и 10—13 августа), в 1978 г.— семь серий (20—25 мая, 7—12 июня, 22—25 июня, 6—9 июля, 16—18 июля, 30 июля—3 августа и 15—18 августа). В дни отлова ловушки проверяли через каждые 3—5 ч. У пойманных животных регистрировали метку, пол, вес и состояние генеративных органов, а затем их выпуска-

ли в точке поимки. Мечение грызунов проводили общепринятым способом [5, 6].

Абсолютную численность животных разных групп в пределах опытного участка оценивали по данным мечения и повторных отловов методом, предложенным Джолли [7]. Размеры участков обитания полевок определяли по нанесенным на схему точкам отлова отдельных особей пограничным методом [8].

Индивидуальные скорости роста зверьков рассчитывали по формуле

$$C_{\iota} = \frac{\ln W_{\iota}(t) - \ln W_{\iota}(0)}{\Delta t},$$

где  $C_i$  — удельная скорость весового роста i-й особи (относительный прирост за сутки);  $W_i(0)$  — вес i-го животного в начале периода времени  $\triangle t$ , г живого веса;  $W_i(t)$  — вес i-го животного в конце периода, период времени  $\triangle t$ , сутки [9].

Поскольку вес полевок-экономок — ненадежная характеристика их возраста, а при работе с мечеными зверьками мы не имели возможности использовать какие-либо другие критерии оценки возраста, то были выделены лишь две возрастные группы: зимовавшие (особи прошлого года рождения) и прибылые (сеголетки). В группе прибылых можно было определить время рождения у тех особей, которые впервые отлавливались в начале репродуктивного периода (в июне): эти животные относились к первым сезонным генерациям (когортам). Кроме того, достаточно уверенно можно было определить время рождения тех сеголеток, которые при первой поимке весили не более 10—15 г, т. е. недавно перешли на самостоятельное питание.

### Результаты и обсуждение

Плотность полевок-экономок на опытном участке в 1977 г. была высокая (от 73 до 127 экз. на 1 га), а ее значения сопоставимы с численностью, проводимой в литературе для лет пиков этого вида в Субарктике [10, 11]. В течение же лета 1978 г. численность зверьков резко снизилась (рис. 1). Таким образом, период исследований охватывал две фазы популяционного цикла численности — фазу пика (1977 г.) и фазу спада (1978 г.)

В год пика численности на протяжении лета на участке обитали в основном прибылые особи, тогда как во время ее падения преобладали перезимовавшие зверьки (см. рис. 1). Падение численности началось, когда количество перезимовавших полевок в начале лета было примерно вдвое больше, чем в тот же период года пика численности (66 экз. в июне 1978 г. против 35 экз. в июне 1977 г.). Различия возрастного состава полевок-экономок на разных стадиях движения численности выявляются, следовательно, даже при рассмотрении таких возрастных категорий, как сеголетки и особи прошлогоднего рождения.

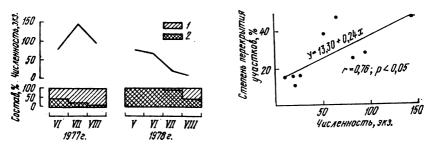


Рис. 1. Численность и возрастной состав населения полевок-экономок на опытном участке.

1 — доля прибылых зверьков, 2 — доля перезимовавших.

Рис. 2. Зависимость средней степени перекрытия участков обитания полевокэкономок от их абсолютной численности в пределах опытного участка площадью 1,13 га.

Известно, что способность к размножению в год своего рождения — характерная особенность первых генераций полевокэкономок из северных популяций [12]. Однако в год пика численности эта способность реализовалась у очень небольшогочисла сеголеток. Поэтому общее количество размножающихся самок сильно снизилось к концу лета, так как их убыль за счет гибели старших (зимовавших) особей не компенсировалась массовым вступлением в размножение молодняка первых пометов (табл. 1).

Прибылые полевки-экономки первых генераций в условиях Субарктики обычно быстро растут и достигают к концу лета размеров зимовавших особей [12]. По нашим данным, в год пика численности большинство сеголеток, родившихся в началелета, по достижении определенного веса (около 20 г) резко замедляли темп роста. Как показал анализ скоростей индивидуального роста полевок, достигших к концу июня этих размеров, средние значения данного показателя до середины августа не отличались от нуля (для самцов  $C = 2,2 \cdot 10^{-3} \pm 1,2 \cdot 10^{-3}$  при n = 12; для самок  $C = -1,3 \cdot 19^{-3} \pm 1,7 \cdot 10^{-3}$  при n = 9).

Из табл. 2 видно, что по меньшей мере около 40 %полевокэкономок, пойманных весной 1978 г. (год спада численности), родилось в начале прошлого репродуктивного сезона (при высокой плотности населения). Можно ожидать, что среди животных, пойманных впервые во второй половине лета 1977 г. или даже весной 1978 г. и переживших зиму 1977—1978 гг., также встречались особи, родившиеся в первой половине лета 1977 г., тем более что среди этих зверьков не отмечено ни одного, который бы имел в конце лета 1977 г. вес менее 20 г, т. е. только что перешел к самостоятельному питанию. Следовательно, в год спада численности группа перезимовавших полевок была сфор-

Таблица 1 Размножение самок Microtus oeconomus летом 1977 г.

	Общее колич. самок	Колич. беременных и кормящих самок			
Дата		Bcero*	Зимовавших**	Прибылых**	
15—25 июня	42 52 72 39 39	17 (40,5) 17 (32,7) 17 (23,5) 7 (17,9) 4 (10,3)	15 (88, 2) 14 (82, 4) 13 (76, 5) 4 (57, 1) 2 (50, 0)	2 (11,8) 3 (17,6) 4 (23,5) 3 (42,9) 2 (50,0)	

В скобках — процент от общего количества исследованных самок.
 В скобках — процент от количества размножающихся самок.

мирована в значительной степени животными, родившимися в начале сезона размножения года высокой численности.

Таким образом, изменения численности полевок-экономок связаны с перестройками возрастной структуры их популяции: снижение числа зверьков в пределах опытного участка сопровождалось общим «постарением» их населения. В фазе спада численности основную его часть составляли перезимовавшие животные, средний возраст которых больше, чем в обычные годы, когда большинство особей первых генераций не доживает до зимы. Предпосылкой таких изменений возрастной структуры популяции в год, следующий за пиком численности, является, по-видимому, усиление внутрипопуляционных взаимодействий при высокой плотности населения полевок. Об этом косвенно можно судить по тому, что средняя степень перекрывания участков обитания особей (отношение площади, перекрытой участками других животных, к площади участка данного зверька) увеличивались с ростом численности (рис. 2). Возрастание возможности внутрипопуляционных контактов с ростом численности описано для разных видов грызунов и может считаться общим для этой группы животных явлением [13]. Результатом такого усиления внутрипопуляционных взаимодействий явилось то, что рост и развитие (созревание) молодых полевок-экономок затормозились, а продолжительность их жизни увеличилась. Все это и привело к тому, что после пика численности произошло изменение возрастного состава популяции в сторону преобладания особей более старшего возраста. Сходное явление описано для рыжих полевок умеренной зоны [1-3]. Гливич [2] считает, что подобные перестройки возрастного состава группы перезимовавших полевок происходят регулярно и служат одним из механизмов, формирующих двухлетний цикл численности в островной популяции рыжих полевок. По ее схеме,

Группа животных	Самцы	Самки	Оба пола
Помеченные в 1977 г.  в первой половине лета  во второй половине лета Всего  Не меченные до весны 1978 г	12 (37,5)* 3 (9,4) 15 (46,9) 17 (53,1)	16 (39,0) 4 (9,8) 20 (48,8) 21 (51,2)	28 (38,4) 7 (9,6) 35 (47,9) 38 (52,1)
Bcero	32 (100,0)	41 (100,0)	73 (100, 0)

<sup>•</sup> В скобках - количество, %.

в годы с более «старой» по составу группой перезимовавших зверьков создаются неблагоприятные условия для выживания молодняка, появившегося в начале сезона размножения. Полевки же, родившиеся во второй половине лета (когда численность перезимовавших сокращается), имеют большую выживаемость. Поэтому на следующий год к размножению приступают уже «более молодые» полевки, что ведет к лучшей (по сравнению с прошлым годом) выживаемости первых летних генераций (когорт), более высокой численности в середине и конце лета и вследствие этого — к понижению выживаемости молодняка, появляющегося на свет в конце лета. Вновь происходит «постарение» группы переживших зиму животных, и цикл повторяется.

По нашим данным, подобное наблюдается и в субарктических популяциях полевок-экономок. Отличие, однако, состоит в том, что «постарение» группы перезимовавших зверьков после пика численности обусловлено не столько повышением смертности особей последних летних генераций, сколько торможением скорости роста и ограничением вступления в размножение молодняка первых генераций при высокой численности. Следствие этого - общее снижение количества размножающихся животных к концу лета (а значит, уменьшение числа сеголеток, родившихся во второй половине лета) и увеличение продолжительности жизни прибылых зверьков, появившихся на свет в начале генерационного периода. На следующий год после пика численности молодые животные появились только во второй половине лета, когда численность взрослых полевок сильно снизилась. Поэтому их было немного, и они не приступали к размножению вплоть до середины августа.

Существование связи изменений численности с возрастным составом экспериментально показано на темных полевках (Microtus agrestis L.) Лесли и Рэнсоном [14]. В их опытах численность искусственно сформированных групп грызунов снижа-

лась быстрее (несмотря на наличие размножения), если эти

группы содержали более старших по возрасту животных.

По-видимому, явление «постарения» популяции перед падением численности — общая черта популяционных циклов мелких грызунов, однако конкретные механизмы, приводящие к такому изменению возрастного состава, могут быть разными у разных видов.

#### ЛИТЕРАТУРА

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

2. Gliwicz J. Age structure and dynamics of number in an island popula-

tion of bank voles.— Acta theriol., 1975, vol. 20, N 4, p. 57-69.

3. Оленев Г. В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности. В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ

АН СССР, 1979, с. 23—32.

4. Оленев Г. В. К вопросу о популяционных механизмах приспособлений к экстремальным условиям среды.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск,

1980, c. 20—21.

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

6. Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек. В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 9—46. 7. Jolly G. M. Explicity estimates from capture-recapture data with both

death and immigration-stochastic model.— Biometrika, 1965, vol. 52, N 1, p. 225—247.

8. Никитина Н. А. О методике изучения индивидуальных участков у грызунов с помощью живоловок. Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 4, с. 598-

9: Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

10. Švarc S. S., Boľšakov V. N., Olenev V. G., Pjastolova O. A. Population dynamics of rodents from northern and mountainious geographical zones.— In: Energy flow through small mammal populations. Warszawa: PWN, 1969, p. 205-220.

11. Whitney P. Population ecology of two sympatric specres of subarctic microtine rodents.— Ecol. Monogr., 1976, vol. 46, N 1, p. 85-104.

12. Пястолова О. А. Полевка-экономка. — В сб.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971, с. 127—149.

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

14. Leslie P. H., Ranson R. M. The mortality, fertility and rate of natural

increase of the vole (Microtus agrestis L.) as observed in laboratory.-J. Anim. Ecol., 1940, vol. 9, N 1, p. 27-52.

## динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий $\cdot$ 1982

#### Г. В. ОЛЕНЕВ

# ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ, ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ИХ РОЛЬ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ (НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ)

Сезонная цикличность жизнедеятельности популяции, в частности, изменение численности, может сопровождаться изменением ее генетической структуры, являющейся результатом изменения ее возрастной структуры. Этот вопрос достаточно подробно обсужден С. С. Шварцем [1].

Следует отметить, что в соответствующих разделах популяционной экологии вопросы о роли возрастной структуры в динамике численности популяции, несмотря на их неоднократное обсуждение [2—4], выяснены недостаточно. Имеющиеся теоретические построения ограничены количеством четких полевых наблюдений и конкретным фактическим материалом.

При изучении возрастной структуры популяций грызунов (животные-эфемеры) важное значение имеет четкое выделение отдельных возрастных группировок — генераций (в иностранной литературе часто используется термин «когорта»). Генерации можно считать элементарными внутрипопуляционными возрастными группировками.

В данной работе для нас особенно важны механизмы формирования и функционирования возрастной (генерационной) структуры, ее роль в жизни биотопических группировок и популяции в целом.

Для выяснения вопросов, касающихся возрастной структуры популяции, нами предпринято изучение популяций пяти видов мелких грызунов, преимущественно рыжей полевки (вид-доминант), обитающих на территории Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина, расположенного в подзонеюжной тайги.

Работу проводили на одном из типичных для обитания полевок участков — частично изолированном полуострове, включающем несколько станций, расположенном на одном из озер Южного Урала. Площадь облавливаемого участка 1,5 га. На этом участке применяли метод мечения и последующих ежемесячных неоднократных отловов животных (два раза в месяц по 3—4 суток) с апреля по октябрь и зимой, в декабре, в течение пяти лет (1975—1979 гг.). Каждое животное отлавливали от 1 до 15 раз. У отлавливаемых животных регистрировали пол, вес тела, генеративное состояние по внешним признакам (развитость семенников, подсосные пятна, лактация, вагинальные пробки, беременность) [5]. Возраст меченых животных определяли с точностью  $\pm$  5 суток, что позволило достаточно надежно выделять отдельные генерации. Всего помечено 500 особей рыжей полевки.

Параллельно в сходных биотопах в это же время давилками отловлено 2800 зверьков, у которых анализировали следующие показатели: возрастные изменения зубов, вес тела, вес семенников, индексы сердца, печени, надпочечников, тимуса, вес и число эмбрионов, число пятен и групп пятен в рогах матки, состояние линьки [6]. Эти показатели использовались для деления грызунов по комплексу признаков [7] на генерации, а затем проводили проверочное сопоставление результатов, полученных на забитых и меченых животных, что давало дополнительную уверенность в правильности определения принадлежности зверьков к той или иной генерации.

Таким образом, в итоге мы могли судить о динамике изменений морфофизиологических показателей в отдельных генерациях и изменениях самой возрастной структуры.

Работа в заповедных условиях практически полностью исключала антропогенное воздействие на популяцию, что давало возможность объективно исследовать популяционный процесс вне влияния человека.

В процессе работы в пределах одной популяции выявлены две, отличающиеся по структуре, численности и ряду других параметров, биотопические группировки (БГ), приуроченные к двум типам биотопов: «влажным» (слегка заболоченный берег лесного ручья с зарослями черемухи, ольхи, смородины, хмеля; в травянистом ярусе преобладают страусопер, лабазник, крапива, будра, гравилат и др.) и «сухим» (смешанный сосново-березовый лес с островками мертвокровного липняка, с отдельными экземплярами осины, с подлеском из рябины и шиповника; в травянистом ярусе доминируют вейник, папоротник, распространены также костяника, кровохлебка, встречаются земляника, бубенчик, медуница, буквица и др.).

Изучали динамику численности и динамику возрастной структуры, кроме того, учитывали и влияние абиотических факторов, которое неизбежно преломляется через условия конкретных биотопов. В них отмечена определенная сдвинутость фенологических сроков (например, различие в сроках схода снежного покрова может составлять более двух недель). Существенны были также различия по влажности, температуре, количеству

Возрастная структура биотопических группировок (влажные и сухие биотопы) и узловые моменты динамики их численности

		Vorum amorana		Численность			
Год	ъr	Колич. участву- ющих в размно- жении генераций сеголеток ИПФФГ	Начало размно- жения І ФФГ	исходная (весенняя) I ФФГ	макси- мальная	конечная (осенняя)	
1975	Сухие Влажные	Полное неуча- стие Полное неуча- стие	25. III 5. IV	11,4	41,4 —	2,1	
1976	Сухие Влажные	I и часть II (в основном самцы) I и II	1.V 25. IV	5,7 5	23,5 25	11,4 22	
1977	Сухие Влажные	I, II и часть III I, II и III	1. IV 25. IV	12, 1 22	52, 1 71	11,4 18	

Примечание. В сухих биотопах дана абсолютная численность, особи/га; во влажных — относительная, особи на 100 ловушко-суток. В 1975 г. общее число генераций равно четырем.

и качеству кормов и т. д., т. е. каждый биотоп отличался своими специфическими особенностями, что не могло не отразиться на структуре БГ. Условия формируют оптимальную возрастную структуру, которая способствует наиболее полной реализации репродуктивных возможностей в конкретной экологической обстановке. Это также повышает общую адаптированность популяции и способствует поддержанию популяционного гомеостаза.

За период наших исследований прослежен полный цикл изменения численности популяции с фазы резкого падения (1975 г.) до пика (1977 г.) с общей двухгодичной флуктуацией.

В ходе исследования отмечены закономерные изменения возрастной структуры отдельных биотопических группировок. Анализ этих изменений выявил их четкую связь с численностью популяции (см. таблицу).

Число генераций по годам не изменялось, исключение составил лишь засушливый 1975 г. [5, 8, 9]. Подъем численности в отдельных БГ в основном определялся степенью участия в размножении разных генераций.

Обычно в пределах конкретного сезона несколько смежных генераций играют одинаковую роль и несут в популяции сходную функциональную нагрузку. Следствием этого является их однородность по большинству морфофизиологических и других показателей. Они отражают сходство в физиологическом состоя-

тнии отдельных особей, что позволяет объединить эти генерации в отдельные «физиологические функциональные группы» (ФФГ).

I ФФГ — перезимовавшие животные, как правило, в подавляющем большинстве размножающиеся. Им свойствен бурный весенний рост и активное вступление в размножение. Скорость возрастных изменений зубов, являющаяся показателем интенсивности роста, развития и полового созревания [10], в этот период значительно возрастает по сравнению с предшествующим зимним периодом их жизни и равна 2,2 единицы (скорость возрастных изменений зубов в зимний период условно принята за единицу).

II ΦΦΓ — сеголетки; обычно последние осенние генерации, которые в данное время еще не размножаются. После краткого периода роста на первом этапе постнатального развития (от выхода из гнезда до 10—15-дневного возраста) зверьки прекращают расти и в заторможенном состоянии (уместно использование термина С. С. Шварца «законсервированная молодость») переживают зиму и становятся І ФФГ. Скорость возрастных изменений зубов в период от рождения до «ухода в зиму» равняется 1,2 единицы.

III  $\Phi\Phi\Gamma$  — сеголетки; обычно это особи первых весенних генераций по сравнению с II  $\Phi\Phi\Gamma$ , не прекращающие роста, бурно развивающиеся и часто еще с незавершенным ростом вступающие в размножение. Скорость возрастных изменений зубов у них самая высокая и равняется 2,4 единицы.

Роль описанных выше ФФГ в популяции строго специфична, как и их дальнейшая судьба. І и ІІІ ФФГ, несмотря на различия в возрасте и происхождении, по всем показателям взрослые. Размножаясь, они способствуют наращиванию численности (еще до зимы и те и другие элиминируют со всеми признаками глубокой старости). ІІ ФФГ (сеголетки) — самые молодые по всем показателям особи — является основой популяции следующего года, становясь І ФФГ и начиная цикл обновления популяции. Функция ІІ ФФГ — пережить с наименьшими потерями осеннезимне-весенний период, весной дать потомство и передать «эстафету жизни» следующим поколениям.

Таким образом, в популяции каждая ФФГ выполняет специфическую функцию. Специфика генерации, входящих в ФФГ, есть следствие (отражение) функций, которые выполняет в данное время ФФГ, поэтому физиологический возраст входящих в каждую группу особей разных генераций одинаков. Под специфичностью функций (функциональной особенностью) группировок в первую очередь понимается участие животных в размножении, это неизбежно отражается на большинстве используемых в качестве индикаторов морфофизиологических и иных показателей.

Объединение генераций в ФФГ позволяет, кроме четкой оценки специфики генераций, более полно подойти к оценке осо-

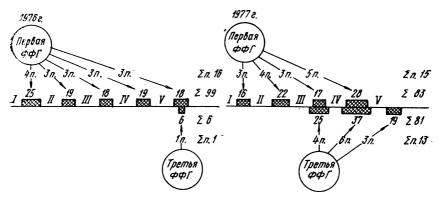


Рис. 1. Вклад различных ФФГ в наращивание численности популяции на уровне отдельных генераций: по количеству рожденных особей; меченые животные, природная популяция. (В данной схеме не рассматривается роль половозрелых самцов различных генераций и смертность рожденных зверьков.)

I-V— генерации. Арабскими цифрами обозначено число родившихся детеньшей, отражающее вклад  $\Phi\Phi\Gamma$  в каждую генерацию, цифрами с буквой «п» обозначено количество пометов.

бенностей размножения популяции в конкретных условиях года и к выяснению некоторых механизмов формирования структуры популяции, в том числе и в различных биотопах.

По количеству входящих в III ФФГ генераций можно просто оценить вклад сеголеток в наращивание численности, особенно при оценке межгодовых различий по этому показателю.

На рис. 1 на примере двухлетних наблюдений за мечеными животными (что давало возможность учитывать количество пометов от каждой самки; средняя величина помета также была известна) хорошо заметны годовые различия по вкладу различных ФФГ в наращивание численности (подробнее см. [11]). Анализ этого материала позволил установить, что на прирост численности влияет функциональная активность I и III ФФГ.

Отмечена определенная обратная зависимость между продолжительностью размножения I и III ФФГ. В год интенсивного размножения I группы слабо размножаются особи III группы.

Сама структура  $\Phi\Phi\Gamma$  имеет в динамике численности популяции важное значение. Группа перезимовавших (І  $\Phi\Phi\Gamma$ ) обычно рассматривается зоологами как относительно однородная группа. Однако, по нашим данным, она характеризуется значительной разнородностью, являясь продолжением ІІ  $\Phi\Phi\Gamma$ . Нами также выявлена широкая изменчивость соотношения генераций в этой группе. Так, ранее считалось, что после перезимовки в весенней выборке зверьки первых генераций практически отсутствуют. Более того, даже осенью они составляют 1—3 % [12, 13 и др.]. Точнее, путем анализа меченых животных нам удалось выявить в группе перезимовавших особей (І  $\Phi\Phi\Gamma$ , весенние

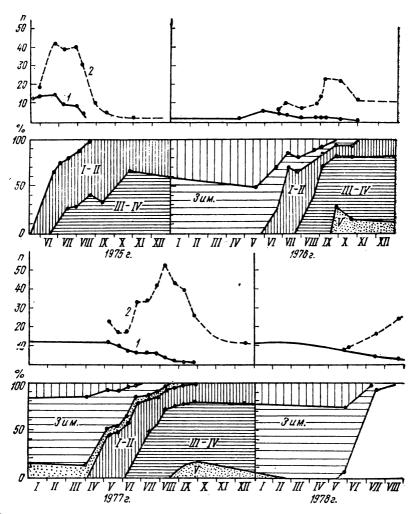


Рис. 2. Динамика численности и сопряженная с ней возрастная структура популяции рыжей полевки (меченые животные).

I — количество зимовавших зверьков, особей/га, 2 — количество зимовавших и сеголетков в сумме; I — V — генерации. Эим.— зимовавшие зверьки. I ФФГ.

пробы) присутствие зверьков первых (I и II) генераций (рис. 2). Обычно они составляют 10—25 % (в год после засухи 50 % зверьков первых генераций). Представители первых генераций относятся к первому поколению («дети» перезимовавших, но прошлого года.) Наличие представителей первого поколения в

 $<sup>^1</sup>$  Все эти особи в год рождения в размножение не вступали и относились поэтому ко II  $\Phi\Phi\Gamma$ .

**г**руппе перезимовавших должно иметь большое значение в повышении разнокачественности I  $\Phi\Phi\Gamma$ .

Надо полагать, что благодаря этому создается возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений в течение сезона размножения, но и прямо от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года.

Из рис. 2 следует, что основную долю в группе перезимовавших всегда составляют особи III и IV генерации; V генерация этого вида в условиях Урала обычно самая малочисленная (ее представители после перезимовки встречаются в популяции не каждый год).

Кроме того, показана чрезвычайная разнородность отдельных генераций по происхождению (см. рис. 2), так как «родителями» одной генерации являются особи сразу из нескольких генераций, относящихся, как правило, к разным поколениям. Степень этой неоднородности существенно колеблется по годам.

Так, в сезон размножения 1975 г. была сильнейшая засуха; все четыре генерации сеголеток составляли ІІ ФФГ (ни одна особь всех генераций сеголеток не размножалась), являясь одним — первым — поколением («дети» только перезимовавших).

Разнородность сеголеток определялась лишь разнородностью І ФФГ (перезимовавшими 1974 г. рождения). Здесь важно, что даже в редких случаях полного неразмножения сеголеток сами сеголетки могут являться потомками пяти генераций (уже имеющихся в І ФФГ). Следовательно, разнородность І ФФГ является своеобразным «буфером», наличие которого особенно важно в экстремальных условиях, когда сеголетки не размножаются. Таким образом, разнородность группы перезимовавших есть мощный резерв поддержания генетической разнокачественности популяции.

Йная экологическая обстановка сложилась в 1977 г. (пик численности). Сеголетки первых трех генераций активно размножались, т. е. присутствовала ІІІ ФФГ. Кроме первого поколения («дети» перезимовавших), в популяции имеется и второе поколение («дети» сеголеток — «внуки» перезимовавших). Популяция, уходящая на зимовку, очень разнородна: І и ІІ генерации — потомки пяти генераций перезимовавших, ІІІ и ІV генерации — потомки пяти генераций перезимовавших и двух генераций сеголеток (семи генераций), V генерация — уже в основном потомки І, ІІ и ІІІ генераций сеголеток (потомки трех генераций).

Особенности возрастной структуры І ФФГ определяются (формируются) в предшествующий сезон размножения. Причем соотношение генераций в течение осенне-зимне-весеннего периода существенно не меняется (т. е. процентное соотношение к лету обычно остается таким же, каким оно было после окончания размножения). Например, в октябре 1976 г. соотношение генераций было следующим, %: І и ІІ — 13,6, ІІІ и ІV — 68,2,

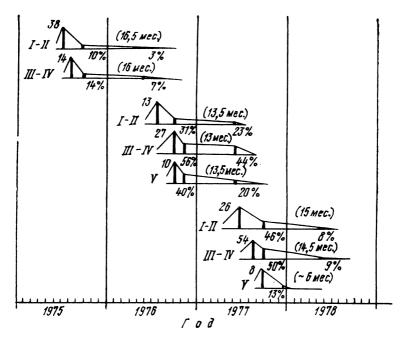


Рис. 3. Некоторые особенности возрастной структуры популяции рыжей полевки (меченые животные).

I — V — генерации. Протяженность горизонтального отрезка соответствует продолжительности жизни генераций в месяцах (цифры в скобках). Цифры перед первыми вертикальными отрезками соответствуют максимальному числу особей данных генераций (принято за 100 %). Последующее сокращение численности генераций отражено в процентах.

V — 18,2; к маю 1977 г. оно стало соответственно 13,7; 70,1 и 16,2 (см. рис. 2). Таким образом, неизбежный «отход» особей в этот период происходил при сохранении пропорциональности соотношения генераций.

Само соотношение генераций І ФФГ является «отпечатком» экологических условий (их особенностей) предшествующего сезона размножения, определивших формирование конкретной возрастной структуры.

Выявлена и еще одна важная экологическая закономерность функционирования популяции. Продолжительность жизни генвраций II ФФГ (переходящей на следующий год в І ФФГ) специфична для особей одного года рождения и практически не отличается между отдельными генерациями, несмотря на разные сроки их рождения (рис. 3). Межгодовые различия по этому показателю весьма значительны. Поскольку продолжительность жизни генераций одного года рождения практически одинакова, как и их физиологический возраст, «отход» генераций происходит последовательно, соответственно их появлению (см. рис. 3).

Выживаемости (гибель) особей отдельных генераций  $II \to I$  ФФГ одного года рождения близки между собой, что еще разсвидетельствует о физиологической однородности этих ФФГ.

Межгодовые различия по выживаемости значительны. Так, различная степень элиминации отмечалась в осенне-зимне-весенний период 1976/77 и 1977/78 гг. На рис. 3 показано, что в 1976 г. к весне выжило от I — II генераций 3 %, от III — IV 7 %, а в 1977 г. 23 и 44 % соответственно. Вероятны два объяснения этого факта. С одной стороны, при одинаковой жизнеспособности особей, слагающих эти  $\Phi\Phi\Gamma$ , интенсивность элиминации определяется силой воздействия осенне-зимне-весенних условий этих двух лет; с другой — разная жизнеспособность особей этих двух  $\Phi\Phi\Gamma$ , наблюдается при одинаковой силе воздействия осенне-зимне-весенних условий среды.

Рассмотрим связь особенностей экологии животных с численностью популяции на примере трех лет (см. рис. 2). В 1975 г. наблюдался дефицит влаги (сильная засуха), бедная кормовая база, экстремальные условия во всех типах биотопов. Осадков выпало менее трети от нормы. Для лесной зоны это явление чрезвычайно редкое (по данным местной метеостанции это произошло впервые за все 55 лет наблюдений). Весна началась на месяц раньше обычного, и соответственно, раньше началось размножение грызунов. Уже в конце февраля у грызунов наблюдалось увеличение веса тела, в марте — увеличение семенников, а с конца апреля — массовый выход молодняка. Дальнейший ход размножения был необычным. Уже в начале июня под воздействием засухи размножение перезимовавших прекратилось, а сеголетки (во всех биотопах) вообще не участвовали в размножении. Вследствие этого произошло заметное упрощение структуры популяции: все четыре летние генерации были представлены молодыми, родившимися только от перезимовавших особей — одним первым поколением. Все генерации этого года вошли во II ФФГ, и полностью отсутствовала III ФФГ. В условиях засухи выжило около 7 % сеголеток от максимума (численность на максимуме была равна 42 особи/га) (см. рис. 2).

Насколько же сформировавшаяся структура соответствовала сложившимся условиям среды и была целесообразной для популяции во время засухи и в последующий восстановительный период? В крайне неблагоприятных условиях для жизни животных адаптация происходила за счет внутрипопуляционных процессов, характерным признаком которых явилось максимальное снижение энергозатрат (за счет прекращения роста, задержки полового созревания и снижения обмена). Задача популяции свелась к сохранению выжившего молодняка, а не к увеличению численности (размножаясь, сеголетки могли и не выжить, и не дать потомства, так как размножение потребовало бы дополнительных энергозатрат, которые могли оказаться невосполнимыми в неблагоприятных условиях [5, 8].

2 Заказ 63 17

Иной была форма реагирования в популяции пашенной полевки, часть сеголеток которой в условиях засухи размножалась. Это привело к тому, что все прибылые животные не перенесли осенне-зимне-весенних условий и к весне следующего года практически исчезли. Численность этого вида до 1978 г. так и осталась менее 1 особи/га. Это позволяет говорить о целесообразности первой формы реагирования (полное неразмножение сеголеток в популяции рыжей полевки).

Несмотря на интенсивную гибель в разгар засухи (численность рыжей полевки упала до 2,1 особи/га), в следующем (1976) году полевка успешно восстановила свою численность. Отсутствие III ФФГ (размножающихся сеголеток) в условиях засухи наилучшим образом соответствовало стоящей перед популяцией задаче — сохранению уже имеющегося молодняка. Все это говорит о том, что упрощенная возрастная структура 1975 г., которая явилась своеобразным итогом адаптации популяции рыжей полевки к экстремальным условиям, в сложившейся обстановке была для популяции оптимальной и наиболее целесообразной.

1976 г. — следующий после депрессии год — по погодным условиям (в том числе и по количеству осадков) близок к норме. Условия в обоих типах биотопов вполне благоприятные. І ФФГ имеет упрощенную структуру. Прирост численности в основном происходил за счет необычно длительного периода размножения перезимовавших самок (5,5 мес. против обычных 3,5). При этом самки принесли по пять-шесть пометов против обычных трех-четырех, прожив 16 месяцев вместо обычных 12—13 (см. рис. 3).

В процессе размножения зимовавшие самки скрещивались с зимовавшими самцами лишь до середины лета, после гибели последних они оплодотворялись самцами-сеголетками первых генераций (ПП  $\Phi\Phi\Gamma$ ), т. е. наблюдался своеобразный возрастной кросс, самки-сеголетки первых генераций размножались слабо.

Перезимовавшие животные І ФФГ, за счет которых в основном происходило наращивание численности, в 1976 г. относились лишь к четырем (а не к пяти, как в обычные годы) генерациям. Соотношение особей отдельных генераций было примерно одинаковым (см. рис. 2). Все эти животные родились в условиях засухи, когда их рост, развитие и созревание были особенно сильно заторможены, кормовая база чрезвычайно обеднена. В 1976 г. у перезимовавших зверьков наблюдалось как увеличение продолжительности жизни, так и удлинение репродуктивного периода (подробный анализ см. [5]). В определенной мере это явление можно расценивать как адаптивную реакцию животных (физиологическое своеобразие их связано с условиями роста и развития предшествующего сезона), направленную на реализацию максимальных возможностей роста численности

популяции. Связь динамики возрастной структуры с динамикой численности полевок приведена в таблице и на рис. 2.

В 1977 г. — в год пика численности — были вполне благоприятные кормовые условия. Животные І ФФГ достаточно разнородны (имелись представители всех пяти генераций рождения 1976 г., см. рис. 2). Эта группа хорошо пережила осенне-зимневесенние условия 1976—1977 гг., что может свидетельствовать об их высокой жизненности (см. рис. 3). Как самцы, так и самки этой группы после созревания имели максимальный вес тела: в мае самцы I — II генераций имели средний вес 33,7 г. (В другие годы наших исследований вес тела самцов в среднем варьировал от 23 до 26 г, самок — от 25 до 27 г.) В этом году отмечалась и самая короткая продолжительность жизни отдельных генераций в пределах І  $\Phi\Phi\Gamma$  (см. рис. 3, 13—13,5 мес.). Популяция восполнялась в основном за счет активного размножения сеголеток III ФФГ (см. рис. 1). В осенне-зимне-весенний период популяцию составляли зверьки — потомки от семи генераций. В 1977 г. завершился популяционный цикл (максимальная численность была больше 50 особей/га).

Генерационная структура популяции в 1978 и 1979 гг., после пика численности, также имела свои особенности как в разных БГ, так и по годам. Если в 1978 г. структура в целом совпадала по числу участвовавших в размножении генераций с 1976 г., то в 1979 г. она существенно изменилась (упростилась). Меченый молодняк первых генераций отсутствовал в последующих отловах.

Это произошло, вероятно (судя по особенностям динамики численности), за счет повышенной смертности сеголеток первых генераций. Все перезимовавшие полевки в этом году участвовали в размножении. Резкое увеличение численности популяции за счет сеголеток, постоянно присутствующих в отловах, началось лишь с первой декады августа.

Результаты исследований в течение пяти лет (1975—1979 гг.) позволяют прийти к заключению о существенной биотопической изменчивости структуры и численности популяции рыжих полевок.

Кроме сроков вступления в размножение (обычно соответствующих фенологическим срокам наступления весны), существенно колеблется по сезонам и биотопам и сам состав (число) входящих в  $\Phi\Phi\Gamma$  генераций.

Наши наблюдения над БГ также показали, что в различных экологических условиях сезонов разных лет преимущество могут получать различные БГ, и следовательно, группировки с разной возрастной структурой. Например, в период интенсивного снеготаяния значительная часть «влажных» биотопов может оказаться затопленной, как это наблюдалось в 1978 г., когда паводок не был слишком интенсивным, но и при этом часть особей погибла, а часть могла эмигрировать. Таким образом, преиму-

щество получает структура «сухих» биотопов, сложившаяся к осени предшествующего года (эмигранты не могли существенно ее изменить). В противоположных случаях, наоборот, группировки во «влажных» биотопах получают некоторое преимущество перед группировками из «сухих» биотопов. Создание повышенной численности в одном из типов биотопов может явиться своеобразным экологическим резервом, который может реализоваться популяцией за счет расселения молодняка.

Население БГ может изменяться в результате миграций, хотя в течение одного сезона это, как правило, слабо выражено. Так, с контролируемого нами участка в 1975 г., ко времени максимального подъема численности (июль), процент помеченных (до июля включительно) зверьков, эмигрировавших на расстояние до 200 м от участка, был равен 5 %. Это не могло существенно отразиться на структуре БГ.

Таким образом, кроме годовых различий в структуре популяции, прослеживается вполне определенная связь между структурой и численностью. По нашим материалам четко прослеживается определяющее значение влияния изменения структуры на динамику численности популяции, однако связь эта очень сложная. Конкретная структура не всегда жестко определяет конкретную численность. Это видно при сопоставлении структуры популяции в отдельные годы с исходной и итоговой численностью (см. таблицу). Так, в 1976 г. исходная численность перед началом размножения равнялась 5,7 особи/га, а в 1977 г.— 12,7 особи/га. Разные генерационные структуры определили разные максимумы численности, но в конечном итоге популяция достигла одинаковой осенней численности (11,4 особи/га). Таким образом, за счет изменения функциональной активности отдельных генераций, объединяемых в ФФГ, популяция может «приходить» к одному и тому же итогу — относительная стабилизация численности популяции к осени может быть результатом участия в размножении разных возрастных групп. На формирование итоговой численности накладывается влияние сезонных факторов, увеличивающих элиминацию.

#### Выводы

1. Несколько смежных генераций, играющих в популяции одинаковую роль и несущих сходную функциональную нагрузку (следствие этого - однородность по большинству морфофизиологических показателей), выделяются нами, в зависимости от выполняемых функций, в три физиологические функциональные группы (ФФГ).

2. Установлено, что І ФФГ (перезимовавшие животные) характеризуется значительно большей разнородностью, чем принято считать. В определенных условиях в группе присутствует достаточно большая, иногда до 30-50 % (обычно 10-

25 %), доля особей первых генераций.

3. Присутствие особей первых генераций (первое поколение) в группе перезимовавших является экологическим резервом поддержания разнокачественности популяции. Значение возрастает в годы полного (или почти полного) неразмножения сеголеток, т. е при отсутствии ІІІ ФФГ.

- 4. Соотношение генераций І ФФГ определяется экологическими условиями предшествующего сезона размножения. В дальнейшем структура сохраняется без существенных изменений до их гибели (после переживания осенне-зимне-весенних условий процентное соотношение генераций обычно остается таким же, каким оно было после окончания размножения в год их рождения). Неизбежный «отход» в осенне-зимне-весенний период происходит с сохранением пропорциональности соотношения генераций.
- 5. Продолжительность жизни генераций  $II \rightarrow I$   $\Phi\Phi\Gamma$  одного года рождения практически одинакова, как и их физиологический возраст, вследствие чего «отход» генераций происходит последовательно их появлению.
- 6. Выживаемости (гибель) генераций II  $\Phi\Phi\Gamma$  (переходящей в І  $\Phi\Phi\Gamma$ ) одного года рождения близки между собой. Между отдельными годами по этому показателю имеются существенные отличия.
- 7. Прирост численности популяции определяется функциональной активностью I и III  $\Phi\Phi\Gamma$  (с входящими в них генерациями).

В процессе работы в пределах одной популяции выявлены две отличающиеся по фенологии, кормовым условиям, возрастной структуре, численности и по ряду других параметров биотопические группировки. Отмечены различия динамики численности БГ и четкая связь численности с особенностями их возрастных структур.

- 8. В конкретных условиях среды каждой БГ возрастная структура, сформировавшаяся в соответствии с этими условиями, является оптимальной и наиболее целесообразной для реализации репродуктивных возможностей популяции (благоприятные условия).
- 9. В различных экологических условиях сезонов разных лет преимущества могут получать разные БГ, т. е. и разные возрастные структуры, что повышает адаптированность популяции.
- 10. Прослеживается определенная связь между динамикой структуры и численности популяции: определяющее значение имеет структура.

Возрастная (генерационная) структура популяции лабильна. Отдельные возрастные группы, будучи четко адаптированы к конкретным условиям среды различных биотопов, могут выполнять в популяции различные функции.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 276 c.
- 2. Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. В сб.: Грызуны Урала. Свердловск: УФАН АН СССР, 1957.

  3. Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных
- позвоночных. Зоол. ж., 1967, т. 45, вып. 10, с. 1470—1487.
- 4. Chitty D. Self-regulation of numbers through changes in viability.—Cold. Spring. Harbor. Symp. Guant. Biol., 1957, vol. 22, p. 277-280.
- 5. Оленев Г. В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности. — В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 23—33.
- 6. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
- 7. Оленев Г. В. К вопросу о выделении и анализу внутрипопуляционных группировок у грызунов на примере рыжей полевки. В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 55-57.
- 8. Оленев Г. В. К вопросу о популяционных механизмах приспособлений
- к экстремальным условиям среды.— Там же, 1980, с. 20—21. 9. Оленев Г. В., Гуляева И. П. О механизмах адаптации популяций рыжей полевки при смене условий существования.— Там же, 1977, с. 55—
- 10. Оленев Г. В., Леденцов А. В. Анализ динамики возрастной изменчивости зубов корнезубых полевок (на примере рыжей полевки).--В сб.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны
- природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980, с. 96—97.

  11. Оленев Г. В. Динамика восстановления численности популяции рыжей полевки на Южном Урале.—В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, c. 19-20.
- 12. Оленев В. Г. Сезонная динамика некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяции: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 13. Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особен-
- ностей зимующих генераций мышевидных грызунов.—В сб.: Адаптации животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980, с. 64-69.

## ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ 1982

#### В. Г. ИЩЕНКО

# ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (Rana arvalis Nilss.) И ЕЕ ВОЗМОЖНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

Изучению динамики структуры популяции в настоящее время придается большое значение, так как представления о ней позволяют оценить степень экологической пластичности популяции и вида в целом [1]. В частности, заметный интерес представляют исследования, в которых оценивается роль отдельных внутрипопуляционных групп в регуляции динамики численности популяции, поскольку именно они способствуют оценке относительной роли внутрипопуляционных механизмов и факторов среды в динамике численности ряда видов. Кроме того, на базе результатов такого рода исследований должны строиться заключения о степени антропогенного воздействия на популяции, независимо от характера этого воздействия. Понятно, что наиболее выгодными модельными объектами при решении подобных задач могут быть виды, популяции которых характеризуются достаточно сложной пространственной структурой или сложным популяционным циклом. Поэтому исследования проводятся на грызунах [2], комарах [3] и др. Во многих случаях удобным объектом оказываются амфибии, популяции которых, как правило, характеризуются сложной пространственно-возрастной структурой [4]. Рядом исследований установлено, что роль отдельных внутрипопуляционных единиц в формировании численности популяции может быть своеобразна [5-7 и др.]. Однако наши исследования до сих пор ограничивались констатацией различий между отдельными группировками по относительному вкладу их в численность и биомассу популяции. В настоящей работе предпринимается попытка оценить стабильность вклада отдельных микропопуляций во времени в продуктивность популяции остромордой лягушки в целом.

#### Материал и методика

Исследования проведены в 1976—1980 гг. в Талицком районе Свердловской области, где популяция остромордой лягушки

изначально была приурочена к пойме небольшой реки, вытекающей из верхового болота. В дальнейшем, при устройстве лесных дорог в результате выемки грунта, возникла сеть водоемов, использованных остромордыми лягушками для размножения, что способствовало общему повышению численности популяции [8]. В настоящее время часть этих водоемов функционирует в течение всего вегетационного периода независимо от колебаний годовых сумм осадков.

В течение периодов размножения регулярно проводили учеты количества откладываемой икры в отдельных нерестилищах (водоемах), причем учетами 1977—1980 гг. ежегодно охвачено около 100 водоемов. В ряде водоемов проводили учет развивающихся личинок с помощью биоценометра из нержавеющей металлической сетки с ячеей 1 мм и площадью основания 0,1 м², аналогичного используемому при учетах численности водных беспозвоночных [9]. Одновременно определяли общий объем воды в водоеме и в его зоне, постоянно занимаемой личинками остромордой лягушки. Таким образом были получены данные как о средней плотности развивающихся личинок, так и о плотности непосредственно в зоне обитания, а данные о встречаемости личинок в каждой учетной пробе позволили количественно оценить плотность в скоплениях.

В 1977—1978 гг. и частично в 1980 г. на ряде водоемов был проведен абсолютный учет численности выходящих из водоемов сеголеток остромордой лягушки. Для этого на контрольных водоемах ежедневно проводили полный вылов прошедших метаморфоз особей, с момента появления первых особей на брежной части водоема до полного завершения выхода молодых на сушу. Одновременно эти данные позволили количественно охарактеризовать не только продукцию отдельного водоема (отношение количества сеголеток к количеству размножающихся самок в водоеме), но вместе с данными о сроках выхода личинок из яйцевых оболочек и скорость личиночного развития. Последнее представляет особый интерес, поскольку обычно оцениваются сроки выхода на сушу наиболее и наименее быстро развивающихся особей или же сроки массового выхода на сушу, но характер распределения скорости личиночного развития не устанавливали.

Для всех контрольных водоемов определяли вес тела сеголеток и длину тела и в некоторых случаях — относительные размеры печени. Полученные данные позволили охарактеризовать количественный вклад отдельных водоемов в биомассу новой генерации, а также морфофизиологическую специфику молодых особей, прошедших свое развитие и рост в условиях, характерных для отдельных водоемов.

В специальных загонах, представляющих собой огороженные заборчиками из полиэтиленовой пленки высотой 0,3—0,4 м участки пойменного луга или леса, был прослежен рост сеголеток

от момента выхода на сушу до ухода на зимовку. Кроме того, весной 1980 г. проведено массовое индивидуальное мечение перезимовавших молодых особей, и повторные отловы позволили составить суждение о скорости роста на второй год жизни животных исходно разных размеров, но одного возраста.

Во всех случаях определяли соотношение особей со спинной полосой и без нее, как у молодых, так и у половозрелых особей.

Поскольку на рост и развитие личинок могут влиять различные факторы, для ряда водоемов регулярно определяли температуру воды, освещенность, экспозицию водоема, степень покрытия дна растительностью. На основе всех имеющихся данных за несколько лет был охарактеризован вклад отдельных пространственных группировок в численность и биомассу новой генерации, охарактеризовано время поступления новой генерации в популяцию, как в целом по популяции, так и для ее частей, и сделана попытка оценить роль некоторых факторов внешней среды на формирование морфофизиологического облика новой генерации.

#### Результаты и их обсуждение

Пространственное размещение половозрелых животных в период размножения. В изученном районе популяция остромордых лягушек ежегодно использует для размножения около 100 водоемов, преимущественно размером до 200 м<sup>2</sup>, хотя в результате стока талых вод весной могут возникать разливы площадью до 1 га, также используемые половозрелыми животными. Значительная часть водоемов временные, пересыхающие, или же функционирующие не каждый год, а постоянные составляют не более 25% от общего числа. Подсчет кладок икры позволил установить, что ежегодно в популяции размножается до 6000 самок, а общее количество половозрелых животных достигает 20-25 тысяч. В отдельные годы животные распределяются по территории неравномерно, и относительное количество особей, чье потомство может успешно пройти личиночные стадии, варьирует по годам. Это обусловливается прежде всего тем, что даже в постоянно функционирующих водоемах ежегодно размножается разное количество животных (табл. 1). В водоеме Б-1 эти различия трехкратны, в водоеме Р-12 двукратны и т. д. Иными словами, в конкретные периоды размножения отдельные пространственные группировки могут характеризоваться изначально разным вкладом в численность новой генерации. Этот вклад может меняться в зависимости от абиотической обстановки, складывающейся в периоды размножения в разные годы. Так, в водоемах Т-31 и Т-34 в 1977 и 1978 гг. размножалось соответственно 68 и 76 самок остромордой лягушки (в сумме для обоих водоемов), и подавляющее большинство яиц развилось до стадии личинки. В 1979 и 1980 гг.

Таблиц а Размещение половозрелых самок в популяции и продукция водоемов

Шифр	Қолич. размножающихся самок				Колич. сеголеток на одну самку				
водоема	1976 г.	1977 г.	1978 г.	1979 <sub>.</sub> r.	1980 г.	1976 г.	1977 г.	1978 r.	1979 r.
Б-1 Б-2 Б-3 Б-5 Б-6 Р-2 Р-3 Р-10 Р-12 Р-14 Р-16 Т-2 Т-9 Т-14 Т-16 Т-16а Т-17 Т-20б Т-20в Т-21 Т-24 Т-31 Т-34 Т-40 Т-41 Т-57 Т-58	5 68 16 70 15 6 ——————————————————————————————————	285 35 25 25 20 —————————————————————————————	139 7 25 5 77 33 44 22 44 26 9 23 1 29 2 7 8 16 10 5 40 23 35 40 29 20 40 40 20 40 40 40 40 40 40 40 40 40 4	312 19 53 12 104 48 24 28 5 49 27 93 	118 222 63 15 104 52 17 5 6 36 20 45 10 30 — 17 — 3 10 19 78 13 2 8 37 83	8,0 5,9 8,4 4,0 27,7 ——————————————————————————————————	105,1 16,2 ————————————————————————————————————	36,2	22,4 

из-за сильных весенних паводков границы водоемов были сильно изменены, возникли многочисленные разливы. Поскольку лягушки, в силу определенного стереотипа поведения в период размножения, откладывают икру на определенной глубине (15—20 см), большая часть яиц была отложена вне водоемов (близ водоемов Т-31 и Т-34 отложили икру 109 и 91 самки), в результате чего после быстрого спада весенних вод полностью погибли. В одном из крупных водоемов площадью в период икрометания около 0,25 га в 1978 г. размножалось несколько сот самок (точный учет не проводился), но в результате спада воды личинки вышли из яйцевых оболочек и вошли в воду примерно из 50 кладок икры. В 1979 и 1980 гг. в этом водоеме размножалось 744 и 2486 самок, но в 1979 г. примерно половина потомства успешно проходила личиночное развитие, а в 1980 г.— почти полностью. За период наших исследований дважды, в 1979 и

1980 гг., в понижении зарастающего выруба возникал большой разлив (площадью около 1 га). Но в 1979 г. размножение остромордых лягушек здесь не было отмечено, а в 1980 г. там отложила икру 921 самка, но из-за почти полного пересыхания даже в условиях влажного лета подавляющее большинство личинок остромордой лягушки погибло.

Таким образом, существенные изменения пространственной структуры популяции, выражающиеся в перераспределении взрослых животных по территории в периоды размножения, в зависимости от совокупности абиотических условий будут поразному сказываться на функциональном вкладе отдельных микропопуляций в поддержании численности популяции в целом: структуральные ядра популяции (наиболее крупные скопления половозрелых животных) могут одновременно являться или функциональными, или не быть таковыми. Пополнение популяции постоянно лишь из одного репродуктивного ядра популяции [7], возможно лишь при очень стабильной абиотической обстановке во времени. Что касается причин постоянных сдвигов пространственной структуры, то они могут быть следствием как относительно невысокой биотопической избирательности остромордой лягушки, так и однородности биотопов [10].

Особенности роста и развития личинок остромордой лягушки в пределах отдельных пространственных группировок. В настоящее время факторы, определяющие характер роста и развития личинок амфибий, привлекают внимание многих исследователей прежде всего из-за того, что именно на личиночных стадиях развития в популяции происходит наибольшая смертность и, возможно, в наибольшей мере проявляется действие естественного отбора. В обследованной нами популяции средняя плодовитость в разные годы составляла 1030—1050 яиц, а средняя эмбриональная смертность 17,8 % [11]. Сравнение этих данных с данными табл. 1 свидетельствует об очень высокой личиночной смертности лягушек, хотя она и заметно варьирует как в разных водоемах в один и тот же сезон, так и в пределах одного водоема в разные годы. С другой стороны, именно скорость роста и развития личинок определяют как время поступления и численность новой генерации, так и размеры тела отдельных особей, т. е. биомассу генерации.

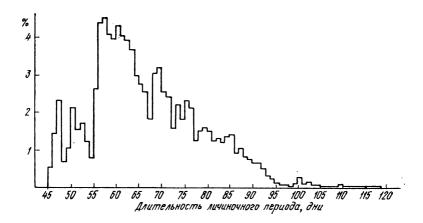
Поскольку в естественных водоемах длительность личиночного периода может заметно колебаться в пределах одного водоема и существенно различаться в разных водоемах, полное представление о популяции в целом может быть получено лишь на основе анализа скорости развития в достаточно большом количестве естественных водоемов. Предварительное исследование, проведенное в 1977 г., позволило установить, что для шести водоемов были характерны существенные различия — наибольшая средняя скорость развития составила 34,4 дня, наименьшая

Таблица 2: Продолжительность периода развития личинок остромордой лягушки в естественных водоемах в 1978 г., дни

Шифр водоема	lim	$M\pm m$	c <sub>v</sub> . %	Шифр водоема	lim	$M\pm m$	C <sub>v</sub> . %
B-1 B-5 P-2 P-3 P-4 P-6 P-10 T-2 T-9 T-12 T-14 T-16 T-16a T-17	47—67 45—52 61—92 57—79 74—99 59—94 67—95 55—64 61—115 79—89 61—104 64—118 55—83 54—71	$\begin{array}{c} 59,2\pm0,10\\ 47,2\pm0,08\\ 79,3\pm0,85\\ 67,6\pm0,60\\ 85,6\pm0,90\\ 73,8\pm0,50\\ 82,0\pm0,50\\ 57,5\pm0,70\\ 73,9\pm1,04\\ 83,1\pm0,37\\ 74,5\pm0,45\\ 81,3\pm0,40\\ 65,2\pm0,33\\ 59,3\pm0,12\\ \end{array}$	5,4 3,0 10,0 8,6 9,0 12,4 7,6 5,0 15,4 3,2 12,1 12,0 9,3 5,7	T-206 T-208 T-24 T-31 T-34 T-40 T-41 T-55 T-57 T-58 T-59 T-59 T-55r	64—73 49—55 52—70 65—82 54—73 59—71 64—100 58—82 57—85 61—77 54—60 64—76 67—79	$70,5\pm0,60$ $51,4\pm0,08$ $58,3\pm0,60$ $72,8\pm0,50$ $62,9\pm0,80$ $62,7\pm0,40$ $76,9\pm1,02$ $66,2\pm0,70$ $68,6\pm0,44$ $71,0\pm0,45$ $57,5\pm0,20$ $71,3\pm0,50$ $71,0\pm0,50$	3,7 2,9 8,7 6,5 8,1 5,5 13,0 10,7 8,6 5,7 2,2 4,3 4,1

55,0 дней, причем в последнем случае отмечалась и наибольшая изменчивость скорости развития— коэффициент вариации в пределах водоема оказался равным 15 % против 1,4—7,1 % для других водоемов [11].

В 1979 г. нами предпринято изучение скорости роста и развития личинок в 29 водоемах, отличавшихся по ряду условий развития (температура, освещенность, плотность личинок и т. д.). Если в 1977 г. самый быстрый метаморфоз отмечен на 31-й день после выхода личинок из яйцевых оболочек, а самый замедленный на 68-й, то на следующий год популяция характеризовалась более замедленными темпами развития личинок. Так, в водоеме Б-1 средняя скорость развития составила 59,2 дня против 34,4 дней в 1977 г., а в водоеме Т-9 — 73,9 и 55,0 соответственно. В целом для популяции средние максимальные и минимальные сроки развития составили 47,2 и 85,6 дня (табл. 2). Эти данные позволили оценить общепопуляционную изменчивость скорости развития личинок остромордой лягушки в год обследования (рис. 1). Обобщенная средняя длительность развития составляет  $64.0\pm0.16$  дня, а коэффициент вариации — 19,0 %. Сравнивая эти величины с данными, приведенными в табл. 2, можно видеть. что сходные средние значения могут быть встречены и в отдельных водоемах, хотя и при более низких значениях коэффициента вариации. Увеличение общей дисперсии и коэффициента вапри исчислении общепопуляционной характеристики понятно — в целом по популяции изменчивость оказывается выше за счет различий между отдельными пространственными группировками, хотя не исключено, что изменчивость в преде-



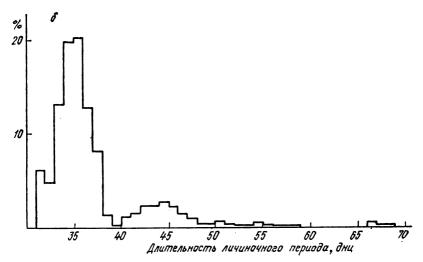
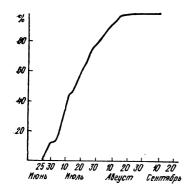


Рис. 1. Гистограмма распределения продолжительности развития личинок в популяции Rana arvalis в 1978 (а) и 1977 (б) гг.

лах одного водоема может быть соизмерима с общепопуляционной. По крайней мере, нельзя категорически утверждать, что отдельные пространственные группировки всегда характеризуются специфической скоростью развития: одна и та же микропопуляция в разные годы может оказаться и «пионером», и весьма заурядной в общем ряду.

В силу этих причин сроки развития по популяции в целом варьируют по годам. Несмотря на то что для 1977 г. мы имеем надежные данные лишь по шести водоемам, они характеризуют значительную часть популяции, так как в 1977 г. в условиях относительно низкого уровня весенних вод и теплого (в целом



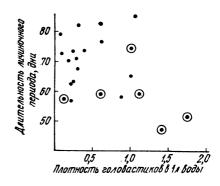


Рис. 2. Скорость поступления новой генерации в популяцию Rana arvalis в 1978 г.

Рис. 3. Зависимость длительности личиночного периода в популяций Rana arvalis от плотности личинок в зоне обитания в 1978 г. ( $r=-0.442\pm0.176$ ). Выделенные кружки— водоемы открытого типа, хорошо прогреваемые.

сухого) лета большая часть некрупных водоемов пересохла, и, по нашим оценкам, общая численность новой генерации составила около 51 тыс. особей [5], а мы получили данные о сроках развития примерно 35 тыс. особей. Обобщенная средняя скорость развития в популяции в 1977 г. составила 36,0±0,02 дня, а коэффициент вариации 13,1%, т. е. в целом в 1978 г. генерация проходила личиночное развитие существенно дольше, чем в 1977 г. (см. рис. 1), и эти различия вполне сопоставимы с различиями в скорости личиночного развития между отдельными водоемами.

Однако сроки развития в каждом конкретном водоеме не дают полного представления о ситуации, складывающейся в популяции, так как влияние условий конкретного водоема на численность генерации может варьировать в разные годы табл. 1). Например, водоем Б-1 в 1977 г. обеспечил успешное прохождение метаморфоза примерно 58 % новой генерации [5], а в 1978 г. в условиях более влажного лета, когда в популяции успешно функционировали многие мелкие водоемы, вклад его в численность новой генерации не превысил 5 %. Наглядное представление о ситуации, сложившейся в популяции в 1978 г., дает рис. 2. В условиях 1978 г. выход молодых на сушу практически закончился к середине августа, когда прекратился рост молодых особей на суше, и животные, прошедшие метаморфоз после этого срока (в 1978 г. они составили 2,5 % новой генерации), имеют мало шансов на рост и подготовку к зимовке. Предварительно установлено [12], что удвоение веса тела молодых особей происходит не более чем за месяц роста на суше, т. е. предпочтительные шансы успешно подготовиться к зимовке имеют особи, располагающие запасом, необходимым для роста, в месяц. Таких в 1978 г. оказалось достаточно много — около 50 % генерации, а в 1977 г. — более 90 %. Таким образом, ситуации, складывающиеся в популяции в разные годы и в разных водоемах в течение одного сезона, могут существенно влиять на судьбу генерации.

На скорость личиночного развития могут влиять такие факторы, как длительность фотопериода и разные условия освещения [13, 14], в большей степени температура [15-17 и др.], понижение которой, как правило, задерживает метаморфоз. В целом вегетационный период 1977 г. характеризовался температурой воды (14—15 ч. — время максимального прогрева) лишь на 2—3° выше по сравнению с 1978 г., но различия в сроках развития в целом по популяции оказались велики. С другой стороны, водоемы Б-1 и Б-2 на протяжении всего личиночного периода за все сезоны характеризовались практически одинаковыми температурами в зоне обитания головастиков, но различия между ними по срокам развития сохранялись и были особенно заметными в 1977 г. — 34,4 и 50,6 дней. В 1978 г. в водоемах Т-9, Т-17, Т-24, Т-31 и Т-40 развитие личинок остромордой лягушки проходило при температуре воды преимущественно 15—16°C, а сроки развития колебались между ними от 58,3 до 73,9 дней. Понятно, что не одни лишь температурные различия определяют разное время поступления новой генерации из разных водоемов. Существенное влияние, как показали лабораторные исследования, может оказывать и плотность развивающихся личинок [19]. В естественных водоемах действие плотности однозначно определить трудно. Прежде всего, в первые несколько дней после выхода из яйцевых оболочек (до 5-7 дней) личинки во всех водоемах держатся большими массами у остатков яйцевых масс, где их плотность достигает 10-20 особей на 1 л воды. В дальнейшем происходит более или менее равномерное (в зависимости от характера водоема) распределение личинок по водоему, но в то же время регулярно практически во всех водоемах образуются скопления. Это могут быть скопления, определяемые температурной регуляцией [20, 21], пищевым поведением [22-24], реакцией на содержание кислорода [25] или даже родством [26]. Так или иначе в участках обитания головастиков в водоемах может создаваться относительно высокая плотность.

В результате учетов 1977—1979 гг. установлено, что средняя плотность (в пересчете на объем водоема) в природе, как правило, не достигает тех величин, при которых она влияет на скорость развития личинок в лабораторных экспериментах и варьирует от 0,02 до 1,36 особи на 1 л воды. Из 48 случаев лишь в пяти она была равна 0,8—1,36 особи на 1 л. Поэтому целесообразнее рассматривать зависимость между скоростью личиночного развития и «реальной» плотностью, которая существует в

Таблица 3 Уровень дифференциации личинок остромордой лягушки в естественных водоемах

Шифр водоема	Возраст личинок, дни	Плотность, особи/л	Средняя стадия развития	Коэффициент вариации, %
	Пере	сыхающий	водоем	
Б-5 Т-20в Т-24 Т-58	36 39 34 36	14—15 10—12 8—9 13—15	5,8 6,28 4,79 3,35	21,6 11,4 21,4 20,6
	Непер	есыхающий	водоем	•
B-1 T-28 P-2 P-4	37 40 40 40 40	0,1 0,2 0,05 0,05	4,77 6,17 3,71 5,38	26,0 14,9 15,1 19,9

тех частях водоема, в которых обитают головастики (в случае неравномерного их распределения по водоему). Сравнение этих величин, полученных в 1978 г., позволило установить определенную, хотя и не сильную корреляцию (рис. 3), позволяющую думать, что повышение плотности развивающихся личинок ведет к ускорению личиночного развития  $(r = -0.442 \pm 0.176)$ . Однако следует иметь в виду, что водоемы, для которых характерно ускорение развития, имеют и более высокую температуру воды, в силу их большей освещенности и южной экспозиции (см. рис. 3). Поэтому нельзя однозначно утверждать, что именно плотность влияет на ускорение личиночного развития в природе. Правильнее полагать, что или действие ее затушевывается иными факторами среды, или она не определяет сроков развития [27]. По крайней мере из рис. З видно, что как низкая, так и высокая скорости развития могут иметь место и при незначительной плотности (0,2-0,3) особи на 1 л).

В этом плане представляют интерес данные о скорости дифференциации личинок в естественных водоемах, полученные нами в 1978 г. Исходя из результатов лабораторных экспериментов [19], согласно которым повышение плотности развивающихся личинок ведет к усилению или ускорению дифференцировки, мы попытались проследить реакцию отдельных пространственных группировок головастиков на существенные повышения плотности, возникавшие в результате усыхания водоемов. Для удобства оценки степени дифференцировки поселений личинок мы условно выделили девять стадий личиночного развития, из которых стадия 1-я соответствовала 25-й стадии по П. В. Терентьеву [28], стадия 3-я — 26-й, 6-я — 27-й, 7-я — 28-й и 9-я — 29-й. Остальные стадии выделены нами как промежуточные. Распределение личинок в пробах по стадиям развития

Таблица 4 Краткая характеристика водоемов, заселяемых остромордой лягушкой

Шифр водоема	Использова- ние личинка- ми террито- рии, %	Пересыхание	Экспозиция	Освещен- ность, %	Покрытие дна расти- тельностью, %
Б-1 Б-2 Б-3 Б-4 Б-5 Б-6 Р-2 Р-3 Р-10 Р-12 Р-14 Р-16 Т-17 Т-16 Т-17 Т-20 Т-20 Т-21 Т-21 Т-21 Т-21 Т-21 Т-21 Т-31 Т-30 Т-41 Т-30 Т-41 Т-55 Т-57	10 20 20 100 100 100 100 50 50 60—70 100 50—60 80 60 100 80 100 100 100 70—80 100 50 50 100	+++          +++  ++++++++++    +     ++	®\$ ЮЮЮЮЮСЮСССЮЮОСОЮСОЮВВЗЗЗВЗВВЗЮ	90 100 100 100 100 100 20 80 30 40 30 60 80 10 0 100 0 30 60 80 40 20 40 40 40 50 10 30 40 40 40 40 50 10 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40 40	10 30 50 100 100 100 30 80 30 40 20 60 50 100 80 50 100 30—40 10 10 10 10 10 20 50 50 50 100 50 50 50 100 50 50 100 50 50 50 100 50 50 50 50 50 50 50 50 50

позволило количественно выразить среднюю стадию развития в пробе, характеризующую скорость дифференциации, и определить изменчивость выборки по дифференциации, исчисляя коэффициент вариации. Гидрологический режим водоемов в 1978 г. сложился таким образом, что часть их находилась на грани пересыхания, и в некоторых случаях плотность головастиков повышалась в процессе развития до 10—15 особей на 1 л воды. В целях успешного завершения экспериментов в водоемы Б-5 и Т-20 в течение 7—10 дней приходилось доливать воду из непересыхающих водоемов, а водоемы Т-24 и Т-58 не пересохли благодаря выпавшим осадкам. Для сравнения сло-

жившейся в них ситуации были взяты пробы из достаточно больших водоемов, где падение уровня воды не отразилось на увеличении плотности личинок. Полученные результаты приведены в табл. 3. Рассмотрены водоемы различного температурного режима с разной экспозицией и освещенностью (табл. 4), но сроки выхода личинок из яиц в них были примерно равными. В обоих случаях — как в водоемах с «критической» экологической ситуацией, стоящих на грани пересыхания, так и в стабильных в отношении гидрологического режима — наблюдается разная скорость дифференцировки: в первом случае средняя стадия развития варьирует от 3,35 до 6,28, различна и изменчивость по степени дифференцировки личинок в разных водоемах (коэффициент вариации равен 11,4 — 21,9 %); во втором — соответственно 3,71 — 6,17 и 14,9 — 26 %.

Разумеется, предпринятый нами прием (определение средней стадии развития в данный момент в водоеме) формален, но он позволяет увидеть следующее. Во-первых, без повышения плотности за один и тот же период времени дифференцировка личинок в разных водоемах идет с разной скоростью. Во-вторых, резкое повышение плотности не всегда приводит к ускорению развития и увеличению дифференцировки. Следует подчеркнуть, что если для сравнения взять только пару водоемов, например Б-5 и Р-2, то можно предположить (а не заключить!), что увеличение плотности при пересыхании ведет к ускорению развития и повышению степени дифференциации личинок в водоеме. Напротив, сравнение водоемов Р-4 и Т-58 позволило бы предположить, что тот же самый фактор (пересыхание водоемов и связанное с ним увеличение плотности) приводит к торможению развития. Становится понятным, что надежная оценка действия какого-либо фактора на скорость роста и развития в природе личинок бесхвостых земноводных вообще невозможна оценки случайной дисперсии изучаемого показателя или изменчивости его под действием иных факторов.

Данные, приведенные в табл. 3, убеждают нас в том, что плотность не определяет скорости личиночного развития в природе. Естественно предположить, что эта скорость может определяться не воздействиями среды, а факторами наследственной природы. Нами [11] установлено, что потомство разных родительских пар в равных условиях проходит развитие с разной скоростью, и высказано предположение о том, что разные генотипы на одно и то же воздействие среды (в частности, повышение плотности) реагируют по-разному. Сходные результаты в дальнейшем были получены на травяной лягушке — Rana temporaria, причем удалось установить, что на долю генотипической изменчивости процессов роста приходится 66 % всей изменчивости [29]. Специальные исследования индивидуальной изменчивости процессов роста и дифференцировки [30] наводят на мысль о том, что изменчивость процессов развития в естест-

Вес тела сеголеток остромордой лягушки сразу по завершении метаморфического климакса, мг

	C <sub>v</sub>	0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01
1980 F-	M±m	499, 5± 0, 18 553, 5± 6, 61 1493, 3 220, 6± 18, 4 520, 2± 9, 58 345, 5± 7, 23 374, 0± 10, 0 447, 3± 12, 4 528, 4± 29, 5
1979 r.	a <sub>2</sub>	0.448 0.448 0.458 0.458 0.468 0.
1979 г.	M±m	412, 6 ± 4, 95 1321, 0 ± 8, 62 1321, 0 ± 4, 11 221, 7 ± 1, 68 454, 7 ± 1, 68 454, 7 ± 1, 13 249, 7 ± 6, 19 335, 0 ± 8, 8 486, 5 ± 27, 4 486, 5 ± 27, 4 486, 9 ± 19, 5 177, 8 ± 2, 51 226, 2 ± 2, 10, 5 177, 8 ± 2, 51 265, 3 ± 10, 5 197, 3 ± 5, 88 236, 5 ± 5, 55 453, 2 ± 7, 31 265, 3 ± 10, 5 168, 5 ± 18, 69 168, 6 ± 18, 69 169, 6 ± 18, 69 17, 8 ± 18, 69 189, 6 ± 18, 69 189,
	$c_v$	13,9 13,9 14,11 14,11 15,8 15,8 16,1 16,1 16,1 17,9 18,0
1978 F.	 M± <i>m</i>	229, 0±9, 15 229, 0±9, 15 229, 0±9, 15 286, 9±6, 4 286, 9±6, 4 281, 8±15, 1 281, 8±15, 1 281, 8±2, 3 153, 8±3, 3 210, 0±5, 12 232, 1±5, 1 309, 1±9, 13 199, 6±4, 85 224, 9±5, 31 269, 9±6, 97 281, 8±2, 3 210, 0±5, 12 309, 1±9, 13 309, 1±9, 13 309, 1±9, 13 269, 9±6, 97 272, 9±10, 3 272, 9±10, 3
•	$C_{p}$	20,2 20,2 18,1 14,6 19,1
1977 F.	$M\pm m$	395, 1 ± 4, 18 534, 4 ± 4, 55 408, 7 ± 13, 8 
	Шифр водоема	D. 2. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1.

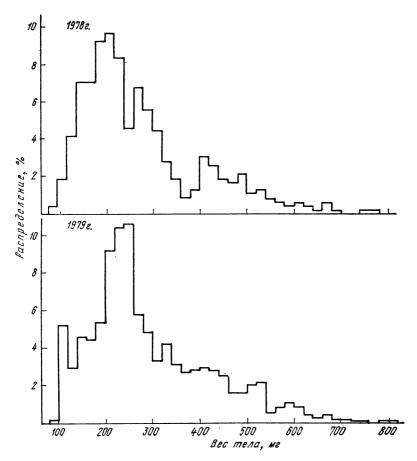


Рис. 4. Распределение веса тела сеголеток Rana arvalis генерации 1978 ( $n\!=\!1321$ ) и 1979 ( $n\!=\!1210$ ) гг.

венных водоемах у личинок амфибий может определяться генетическим разнообразием родительских пар, размножающихся в разных водоемах. Различия в скорости развития личинок Rana arvalis в одном и том же водоеме в разные годы могут определяться не только изменениями условий развития, но и перераспределением половозрелых животных по территории, занимаемой популяцией.

В то же время для генерации в целом важно не только период поступления в популяцию, но и исходный морфофизиологический облик ее, так как развитие в разных условиях может приводить к формированию животных, отличающихся по ряду морфофизиологических показателей [31—33]. Особо важным представляется изучение изменчивости размеров тела, так как

животные разных размеров, в частности, молодые особи, сразу после завершения метаморфоза обладают разной конкурентоспособностью [27] и разной способностью подготовки к зимовке [34]. Данные о размерах тела по завершении метаморфоза приведены в табл. 5.

Из представленных материалов видно, что различные пространственные группировки в один и тот же год продуцируют сеголеток существенно разных размеров. В 1977 г. для восьми водоемов средняя масса тела колебалась от 144,4 до 534,7 мг, в 1978 г. от 112,0 до 540,3 мг, в 1979 г. от 122 до 532,7 мг. Наглядное представление об изменчивости размеров тела молодых особей в целом по популяции может быть получено при сравнении распределения этих размеров в 1978 и 1979 г., когда массовый облов водоемов характеризовал популяцию достаточно полно (рис. 4). Генерация 1978 г. была крупнее, чем в 1979 г., а если обратиться к данным, характеризующим 1980 г. (см. табл. 4), то нетрудно увидеть, что генерация 1980 г. была исходно крупнее. Амплитуда изменчивости в разные годы примерно одинакова — небольшая доля животных характеризуется весом менее 100 мг и немногие достигают сразу после метаморфоза 800 мг, но в то же время размах изменчивости в целом по популяции велик — различия в весе тела сеголеток, завершивших метаморфоз, по крайней мере, девятикратные. Различия в средних размерах особей, выходящих из разных водоемов, менее выражены (не более чем пятикратные) и еще меньше различия в размерах сеголеток, покидающих один и тот же водоем в разное время выхода на сушу (как правило, двукратны, реже трехкратны).

Несмотря на то что размеры тела сеголеток в разные годы несколько отличаются (в 1978 г. оно бимодально, можно выделить наиболее крупных животных), мы условно разбиваем их на три группы: мелкие (со средним весом тела до 260 мг), средние (средний вес тела 260—360 мг) и крупные (средний вес тела 370 мг и более). Исходя из этого мы проанализировали данные, приведенные в табл. 5. Из 29 водоемов, каждый из которых был обследован в течение не менее двух лет, шесть водоемов (Б-1, Б-2, Р-2, Р-6, Т-55 и Т-57) продуцируют только крупных сеголеток. В восьми водоемах метаморфоз проходит при мелких размерах тела (Б-4, Б-6, Б-14, Т-16а, Т-17, Т-20в, Т-24 и Т-30), в четырех сеголетки характеризуются средними размерами тела (Т-2, Т-40, Т-41 и Т-59). Таким образом, из 29 водоемов для 18 характерно то, что в разные годы они продуцируют сеголеток примерно одинакового размера. Иными словами, в различных условиях роста и развития, складывающихся в одном и том же водоеме в разные годы, метаморфоз осуществляется примерно при одинаковых размерах тела. В остальных 11 случаях отмечались более существенные сдвиги среднего веса тела молодых в разные годы (водоемы Р-3, Р-10 и др.), но ни разу не было

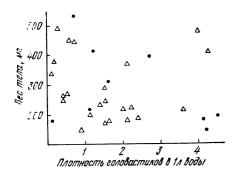


Рис. 5. Зависимость веса тела сеголеток от плотности личинок в естественных скоплениях ( $r=-0.228\pm0.170$ ). Кружки — 1977 г., треугольники — 1979 г.

отмечено случая, чтобы один и тот же водоем в разные годы продуцировал мелких и крупных (в среднем) сеголеток. Таким образом, можно утверждать, что для отдельных прост-

ранственных группировок характерны не только отличия в скорости роста развивающихся личинок, имеющие следствием различия в размерах тела окончивших метаморфоз особей, но и довольно высокая специфичность этих отличий: колебания среднего веса сеголеток одного водоема в разные годы явно меньше общего размаха изменчивости веса тела сеголеток в целом по популяции в любой из периодов обследования (1977—1980 гг., см. табл. 5).

Естественно встает вопрос: какими факторами определяются те размеры тела, при которых осуществляется прохождение метаморфоза? Ряд авторов полагает, что на уменьшение размеров тела при метаморфозе оказывает влияние повышенная плотность [16, 19, 35], чрезмерная разреженность и отсутствие контактов между развивающимися личинками [36, 37], комплекс абиотических условий [14, 27]. Общая продолжительность личиночного периода, наиболее вероятно, не определяет размеров тела молодых особей. Так, удлинение периода развития в 1978 г. по сравнению с 1977 г., отмеченное для водоемов Б-1 и Т-9 и характерное для популяции в целом, сопровождалось увеличением средних размеров тела сеголеток в водоемах Р-2 и Т-9, но оно не отмечалось в водоемах Б-1 и Р-3. В то же время в 1979 и 1980 гг. сроки развития были примерно одинаковы, но размеры тела сеголеток в ряде водоемов в 1980 г. крупнее (см. табл. 5).

Анализ сроков развития, проведенный в 1978 г., позволил на основе 85 данных о весе тела закончивших метаморфоз особей из разных водоемов установить, что между длительностью личиночного периода и размерами тела сеголеток нет явной зависимости ( $r = +0,165 \pm 0,106$ ). Иными словами, как в разное время выхода на сушу из одного водоема, так и в разные отрезки периода поступления генерации в популяцию метаморфоз проходит примерно при одинаковых размерах тела, и для популяции в целом оказывается важным время поступления генерации в популяцию.

Определение возможного влияния плотности на размеры

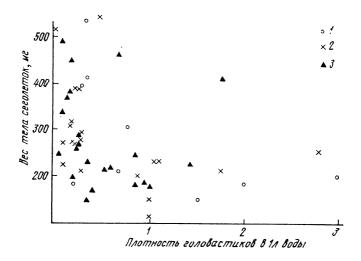


Рис. 6. Зависимость веса тела сеголеток от средней плотности в зонах обитания личинок в водоемах ( $r=-0.330\pm0.124$ ). I-1977 г., 2-1978 г., 3-1979 г.

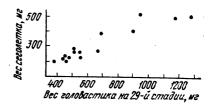
тела при метаморфозе мы провели, допустив, что один и тот же водоем в разные годы представляет собой не менее специфический комплекс условий роста и развития, чем разные водоемы в один сезон, и данные о весе тела сеголеток для ряда водоемов за разные годы (1977 и 1978 гг.) сопоставили с плотностью личинок в скоплениях в период дифференцировки задних конечностей, когда плотность оказывает наибольшее влияние (рис. 5). Полученный нами результат ( $r=-0.228\pm0.170$ ) не свидетельствует о наличии достоверной связи между этими величинами. Это понятно, так как у Rana arvalis скопления личинок в природе, как правило, носят временный характер. Поэтому сравнили вес тела сеголеток с той реальной плотностью, которая существует в зоне водоема, заселяемой головастиками (рис. 6). Достоверная, хотя и слабая, корреляция позволяет предположить, что повышение плотности приводит к снижению размеров тела заканчивающих метаморфоз особей. Однако анализ данных 1978 и 1979 гг. позволил установить, что в 1978 г. эта зависимость была более четкой ( $r = -0.393 \pm 0.189$ ) для 21 водоема при градиенте плотностей от 0,02 до 2,8, а в 1979 г. весьма слабой и недостоверной ( $r = -0.131 \pm 0.214$  для 22 водоемов при градиенте плотностей от 0,04 до 1,8 особи на 1 л воды). По-видимому, в разных экологических ситуациях, складывающихся в пространственных группировках в разные годы, то или иное действие плотности в разной степени затушевывается или нивелируется. Сам механизм действия плотности мы не затрагиваем, но следует подчеркнуть, что в естественных

водоемах она крайне редко достигает значений, при которых происходит ускорение развития и уменьшение размеров тела при метаморфозе, наблюдаемые в лабораторных экспериментах. Временное повышение плотности, как мы уже отмечали, может вызвать самый разнообразный и неоднозначный эффект (см. табл. 3).

С другой стороны, изменчивость скорости нарастания массы тела до метаморфоза может определяться наследственными факторами в разных условиях роста [11, 27, 29, 38]. Она также может быть вызвана той генетической разнородностью родительских пар, которая складывается в разных пространственных группировках. Исходя из обнаруженных отличий в размерах тела сеголеток остромордой лягушки в разных пространственных группировках в 1977—1978 гг., а также из чисто априорного предположения о том, что в одном и том же водоеме в разные годы размножаются одни и те же особи или их потомки, т. е. генетически близкие животные, мы в 1979 г. икру Rana arvalis из водоема Р-2 перенесли в водоем Р-3 и наоборот — из водоема Р-3 в водоем Р-2. Судя по результатам табл. 5, степень генетической разнородности, различная для разных брачных скоплений, не определяет размеров тела при прохождении метаморфоза. В 1980 г. из водоемов Р-2, Р-3 и Р-6 была убрана вся икра, отложенная в период икрометания, а 49 кладок в водоеме Р-4 поделены на четыре части, и четыре одинаковых набора, каждый из которых состоял из одной четверти 49 кладок, размещены в водоемах Р-2, Р-3, Р-4 и Р-6. Таким образом, водоемы были одинаковы по генетической структуре родительских пар. И несмотря на то что в 1980 г. сеголетки проходили метаморфоз при более крупных размерах тела, характерные отличия между водоемами Р-2 и Р-3, Р-4 и Р-6 остались четко выраженными (см. табл. 5). Этот результат позволяет утверждать, что не генетическое разнообразие родителей, а именно комплекс условий роста и развития, присущий конкретной пространственной группировке, более или менее стабильный в разные годы, определяет успешное завершение метаморфоза при соответствующих размерах тела.

Представляется логичной точка зрения Вильбура и Коллинза [27], согласно которой существуют некие видоспецифические размеры тела, при которых возможен успешный метаморфоз. Нижний предел контролируется отбором, так как крайне мелкие животные имеют наименьшие шансы на выживание. Верхний предел диктуется законами аллометрического роста: при общем отставании нарастания массы щитовидной железы от нарастания массы тела существенное увеличение размеров тела личинки может привести к тому, что размер щитовидной железы окажется недостаточным для обеспечения метаморфоза. В пределах этих лимитов размер тела при метаморфозе определяется мультипликативным действием факторов среды, а не аддитив-

Рис. 7. Соотношение между средним весом тела личинок *Rana arvalis* на 29-й стадии и весом сеголеток по завершении метаморфоза, 1978 г.



ным, о чем свидетельствует асимметричное распределение размеров тела молодых особей. Именно такое распределение размеров тела наблюдается и на нашем материале (см. рис. 4). При данном подходе поиск одного конкретного фактора, ответственного за размеры тела сеголеток, затруднен. Отсюда понятны ненадежные корреляции между размерами тела молодых особей и длительностью личиночного периода, плотностью личинок или запасами корма [5].

Не всегда специфику размеров тела сеголеток можно объяснить селективным прессом хищников на развивающихся личинок [39], так как при проведении учетов численности личинок остромордой лягушки установлено, что наиболее вероятные хищники — личинки жуков-плавунцов и стрекоз — в водоемах Р-2 и Р-3 присутствуют в большом количестве, а в водоемах Р-4 и Р-6 они практически отсутствуют. В пользу точки зрения Вильбура и Коллинза свидетельствуют наши данные о зависимости между весом тела личинок перед началом метаморфического климакса, когда вес их максимален (стадия 29-я, по П. В. Терентьеву, [28]), и весом тела сеголеток: повышение среднего веса личинки на 29-й стадии выше 900 мг не влечет за собой увеличения среднего веса сеголеток (рис. 7). Эта ситуация может быть следствием двух причин: или в разных пространственных группировках при равном весе тела личинок перед метаморфическим климаксом сам метаморфический климакс сопровождается различным уменьшением веса тела (различные энергетические затраты на метаморфоз в разных условиях), или в разных условиях отдельных пространственных группировок происходит отбор на определенные размеры тела. В любом случае относительно высокая стабильность средних размеров тела при прохождении метаморфоза в пределах одной пространственной группировки в разные годы при разной длительности личиночного периода свидетельствует о том, комплекс условий, присущий для данной пространственной группировки, определяет не просто скорость роста и развития личинок остромордой лягушки, а завершение метаморфоза при определенных размерах тела. Следует подчеркнуть, что важность отбора на поздних стадиях развития была установлена на личинках обыкновенного тритона [40, 41]. Можно полагать, что заметные изменения средних размеров тела при прохождении метаморфоза в пределах одной пространственной группировки

в разные годы свидетельствуют о существенных изменениях комплекса условий или явлениях сукцессионного плана.

# Вклад отдельных пространственных группировок в стабилизацию генофонда популяции

В простейшем случае динамику генетического состава популяции остромордой лягушки можно охарактеризовать анализом встречаемости особей фенотипа «striata», поскольку генетическая природа и характер наследования этого признака установлены точно [42]. Как показал анализ собранных серий, среди половозрелых животных в периоды размножения в разные годы частота особей, имеющих доминантный ген «S», колеблется слабо и различия, даже небольшие, недостоверны:

Год обследо- вания	Взрослые особи	Сеголетки
1976		$22,6\pm1,08$
1977	$26,1\pm 2,22$	$17,7\pm0,37$
1978	$23,6\pm 3,40$	$20.8 \pm 0.54$
1979	$25,7\pm2,40$	$24,0\pm 0,53$
1980	$20,3\pm 1,26$	$19,4\pm 1,16$

Поступающие вновь генерации несколько отличаются по частоте гена «S» от родителей, но лишь в 1977 г. эти различия были достоверны. В отдельных пространственных группировках размножающиеся животные могут отличаться по встречаемости особей со спинной полосой. Так, в 1977 г. в водоеме Б-1 частота их составляла у самцов  $15.9\pm3.85\%$ , а в водоеме 6-4  $34.4\pm$  $\pm 4.41\%$  (P<0.001). По-видимому, такие ситуации обусловливают те различия между водоемами, которые отмечаются при анализе соответствующих частот у закончивших метаморфоз сеголеток. В 1976 г. частота фенотипа «striata» у особей, выходящих на сушу из разных водоемов, варьировала от 0 до 28,0 %, В 1977 г. — от 3,8 до 59,0 %, в 1978 г. — от 2,4 до 49,8 %, в 1979 г. от 0 до 43,3 %, в 1980 г.— от 11,4 до 24,1 %. Несмотря на это, частота гена «S» в целом по генерации варьирует слабо. Таким образом, неодинаковое размещение половозрелых животных по территории в разные годы и личиночная смертность в разных микропопуляциях (см. табл. 1) не влекут за собой нарушения генетического состава популяции. Вклад микропопуляций в генофонд популяции, как правило, случаен и легко обратим [43], а не случаен, стабилен, быстро восстанавливается лишь общий генофонд популяции, обеспечивающий ее воспроизводство. Экспериментально было показано, что при прочих равных условиях генетический состав сеголеток строго соответствует таковому у родителей [44], но эксперименты в естественных водоемах, проведенные в 1980 г., позволили установить, что частота фенотипа «striata» у закончивших метаморфоз особей в водоемах Р-2, Р-3, Р-4 и Р-6, где проходили развитие генетически исходно

одинаковые группы, варьировала от 6,45 до 23,3 %. Среди особей без спинной полосы частота встречаемости затылочного пятна варьировала от 31,0 до 63,3 % (P<0,01).

Поскольку в этих водоемах у сеголеток частота одного и того же фенотипа варьирует по годам, можно полагать, что при равном генетическом вкладе родителей в разных пространственных группировках на личиночных стадиях развития идет отбор в разных направлениях или же он различен по силе. Сходные результаты были получены при анализе белкового полиморфизма личинок и взрослых особей *Bufo bufo* [45]. Таким образом, различия между пространственными группировками по вкладу их в генофонд генерации (и популяции в целом) являются результатом как родительского вклада, так и отбора, причем относительную роль того или иного фактора определить не всегда возможно.

# Вклад отдельных пространственных группировок в биомассу новой генерации

На основе количественных данных о выходе сеголеток из водоемов и весе их тела было определено, что в 1977 г. биомасса новой генерации составила 17.5 кг (сырой вес), причем количественный вклад в нее отдельных пространственных группировок варьирует от 67,43 (водоем Б-1) до 0,01 % (водоем Р-3) [5]. Однако эти данные могут характеризовать ситуацию, когда сеголетки из всех водоемов будут выходить одновременно. В действительности же, как было показано, поступление генерации в популяцию может быть сильно растянуто во времени, причем в некоторых случаях, как в 1978 г., между завершением выхода на сушу молодняка из одних микропопуляций и началом выхода из других мог наблюдаться временной хиатус. Это приводит к тому, что в то время как особи, прошедшие развитие в одной из пространственных группировок, только выходят на сушу, вышедшие ранее из других уже росли известный период на суше, и среди них наблюдалась смертность. Поэтому перед уходом на зимовку новая генерация будет состоять из животных неодинаковых размеров, разное время росших на суще. При этом для животных разных размеров характерна не только разная конкурентоспособность, но и разная степень подготовки к зимней спячке: у более крупных особей относительные размеры печени выше и достигают 100 ‰ [34]. На нашем материале также можно составить суждение о том, что животные исходно разных размеров сразу после завершения метаморфоза могут иметь различные шансы на выживание. Об этом свидетельствуют результаты определения относительных размеров печени у животных, прошедших метаморфоз в одни календарные сроки, но прошедших развитие в разных условиях (рис. 8). Следует подчеркнуть, что морфофизиологическая специфика животных разных размеров характеризует нормальную внутрипопуляци-

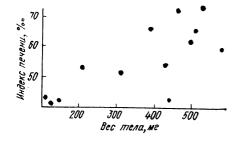


Рис. 8. Зависимость относительных размеров печени и веса тела сеголеток Rana arvalis по завершении метаморфоза, 1977 г.  $(r=+0.796\pm0.102)$ .

онную изменчивость изученной нами популяции: средние значения индекса пече-

ни сеголеток разных размеров колеблются от 41 до 72 %, причем у самых крупных сеголеток значения индекса печени после завершения метаморфоза достигают 210 %. Это дает основание полагать, что животные разного размера за одно и то же время будут неодинаково рости.

Для того чтобы оценить прирост животных разных размеров, в конце мая 1979 г. близ водоемов, из которых осуществлялся выход молодых особей в 1978 г., были собраны серии перезимовавших особей и вес их тела сравнен с таковым для сеголеток, вышедших из этих водоемов в июле 1978 г. Для четырех водоемов он был равен 112; 223,2; 222,6 и 405 мг. Вес тела перезимовавших особей был равен соответственно 621, 1190 мг, 1032 и 2228 мг, т. е. выше исходного в 4,93—5,54 раза. В дальнейшем, в середине июля 1979 г., для оценки этих приростов 200 молодых особей, только что завершивших метаморфоз, со средним весом 216 мг, были помещены в огороженный участок пойменного луга, где обычно перед зимовкой обитают сеголетки. Средний вес 10 особей, собранных здесь 30 июля, был равен 375 мг, а 28 августа (15 особей) 848 мг, т. е. в 3,92 раза выше исходного. Учитывая, что до ухода на зимовку при благоприятных условиях роста у молодых особей оставалось 15—20 дней, а также то, что весенние животные, пойманные в конце мая, также уже некоторое время росли на суше, можно было предположить, что общий прирост массы тела контрольной группы совпадает с таковым для групп, упомянутых нами. Это позволяет думать, что в природе животные разных размеров и одного возраста растут на суше примерно с одинаковой скоростью.

В 1980 г. на двух огороженных участках пойменного луга были высажены сеголетки, вышедшие на сушу примерно в одно время (2—4 июля), но разных размеров, причем с помощью отрезания пальцев проведено индивидуальное мечение. Повторные выловы проведены на 23—24-й и на 32—33-й дни после выпуска. Полученные результаты приведены в табл. 6, из которых видно, что групповой рост более мелких животных выше, чем крупных, хотя различия к концу периода роста между сравниваемыми группами остаются. К концу периода наблюдений крупные сеголетки втрое увеличили вес, мелкие — вчет-

Таблица 6 Нарастание массы тела сеголеток остромордой лягушки в первый период роста на суше

•			P <sub>0</sub> (4 июля)				P <sub>1</sub> (27 июля)	
Группа животных	n		$M\pm m$		$c_v$	n	$M\pm m$	$c_v$
B-1 (a) B-1 (6) T-50 (a) T-50 (6) T-50 (a) T-50 (6)	22 128 89 102 26 117		$549,1\pm9,8$ $248,9\pm4,76$ $251,4\pm2,96$		25,4 20,2 18,0 11,9 13,3 20,1	6 48 30 29 8 34	1121,5±98,4 1222,7±34,8 673,2±40,0 704,2±32,4 554,2±26,9 673,7±2,65	19,7 32,6 22,1 13,7
	Р <sub>2</sub> (9 августа)         Константы роста	нты роста						
Группа . животных	n	557,4±30,2 25,4 6 1121,5±98,4 549,1±9,8 20,2 48 1222,7±34,6 248,9±4,76 18.0 30 673,2±40,0 251,4±2,96 11,9 29 704,2±32,4 239,3±13,3 13,3 8 554,2±26,5 245,3±6,0 20,1 34 673,7±2,65 2,0 1537,6±52,0 11041,3±43,2 1065,7±55,6 — 0,358±0,012 22,1 0,418±0,013 — 0,358±0,012 22,1 0,438±0,026	$c_v$					
B-1 (a) B-1 (6) T-50 (a) T-50 (6) T-50 (a) T-50 (6)	31 23	$\begin{array}{c ccccc} 40 & 1537, 6 \pm 52, 0 \\ 31 & 1041, 3 \pm 43, 2 \\ 23 & 1065, 7 \pm 55, 6 \\ & \end{array}$		0,322±0,012		26,3	$0,411\pm0,013\\ -0,418\pm0,013\\ -0,438\pm0,026\\ -$	20,4 21,3 19,6

веро. Данные об изменчивости индивидуального роста — средние значения констант роста [46] и их коэффициенты вариации — практически совпадают для обеих групп животных. Но зависимости константы роста от размеров тела у сеголеток сравниваемых групп различны: самые крупные сеголетки из группы крупных имеют меньший индивидуальный прирост, чем более мелкие из их группы. Напротив, среди особей исходно мелких самые крупные имеют наибольший прирост (рис. 9). Именно за счет этих различий и возникают более сглаженные различия при сравнении результатов, характеризующих групповой прирост. В целом же различия в размерах тела сеголеток, вышедших из водоемов разного типа в одно и то же время, могут сохраняться до зимовки. Это предположение было проверено весной 1980 г., когда в природе были помечены молодые перезимовавшие особи. Мечение было проведено на двух участках территории популяции, где обитали молодые перезимовавшие животные разных размеров. В первой группе средняя длина тела при мечении 10—12 мая была равна 19,33 мм (336 экз.). Пойманные 6—9 июня 59 меченых особей характеризовались средней длиной тела 19,72 мм. Вторая группа меченых 22 мая имела среднюю длину тела 20,94 мм (154 экз.), а 45 особей из них, пойманных 24 июня, имели длину в среднем 25,23 мм, что

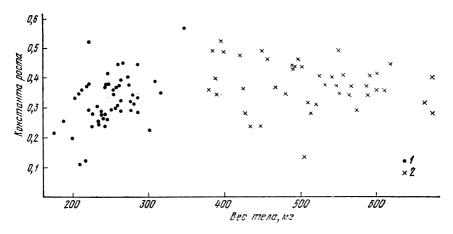


Рис. 9. Зависимость между исходными размерами сеголетки Rana arvalis и приростом за первые три недели роста на суше.

1 — водоем Т-50, 2 — водоем Б-1.

составило 122 % от исходного значения. Эти данные позволяют думать, что и после зимовки различия между животными исходно разных размеров сохраняются в процессе роста.

### Заключение

Проведенные в настоящей работе данные свидетельствуют о том, что изменения пространственной структуры популяции изучаемого вида достаточно обычны и определяются прежде всего перемещениями животных по территории, занимаемой популяцией. Каждая из пространственных группировок развивающейся новой генерации характеризуется комплексом условий роста и развития, определяющим морфологическую разнородность новой генерации, которая выражается прежде всего в сильной изменчивости общих размеров тела молодых особей. Эта разнородность генерации сохраняется в дальнейшем, и сохранность может определяться по крайней мере несколькими причинами. Во-первых, условия роста и развития личинок могут определять размеры животных на уровне имаго. Во-вторых, характер роста на суше может быть детерминирован генетически более жестко, чем на личиночных стадиях развития. И, в-третьих, условия роста на суше могут быть более одинаковы, чем таковые для личинок в разных водоемах. Если первая из этих причин может считаться экспериментально доказанной на нашем материале, то относительная значимость двух остальных требует специальных исследований. Сохранение специфического морфологического облика животных, выросших в разных условиях, в более старшем возрасте может вызвать два последствия:

или половозрелость будет достигаться при определенных размерах тела, но в более старшем возрасте у особей, исходно мелких, или же в жестко детерминированном возрасте, но при разных размерах тела. Последнее будет сопровождаться изменчивостью плодовитости у самок одного возраста и успехом самцов при спаривании с самками. Не исключено, что описанная разная плодовитость Rana arvalis в разных частях ареала [47, 48] является следствием упомянутых причин: в разных частях ареала личинки остромордой лягушки развиваются в специфических условиях. Особо следует подчеркнуть роль абиотических факторов. Прежде всего пространственное размещение половозрелых животных по территории, занимаемой популяцией, определяется абиотической обстановкой: количество возникающих водоемов, пригодных для размножения, зависит от уровня весенних вод. Далее комплекс абиотических условий в водоемах, где проходит личиночные стадии новая генерация, определяет ее морфологическую специфику. И, наконец, совокупность абиотических условий определяет судьбу отдельных пространственных группировок, их относительный вклад в численность и биомассу новой генерации, полностью реализуя или нивелируя эффект размещения половозрелых животных в период размножения популяции. Поэтому пространственная структура популяции под действием абиотических факторов может существенно, хотя и ненаправленно, меняться, и каждая вновь поступающая в популяцию генерация будет морфологически специфична. Учитывая сказанное, следует признать, что динамика пространственной структуры популяции тесно связана с такими составляющими продуктивности популяции, как плодовитость, численность, прирост биомассы, чистая продукция и т. д., и в целом у Rana arvalis определяется действием абиотических факторов. Описанные ситуации можно распространить и на иные виды земноводных, по крайней мере, бесхвостых.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии— В сб.: Современные проблемы экологии: Докл. 5-й Всесоюз. экологич. конференции. М.: МГУ, 1973, с. 21—31.

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

3. Николаева Н. В. Численность кровососущих комаров (Diptera, Culicidea). В доступным политический выпуска в политический выпуска в политический выпуска в политический выпуска в политический в полити

licidae) в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала. — Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 7, с. 1017—1023.

4. И щенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР.

М.: Наука, 1978. 147 с. 5. Ищенко В. Г. Структура и численность популяции остромордой лягушки в подзоне предлесостепных лесов Зауралья. В сб.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979, с. 39—46.

6. Ищенко В. Г., Молов Ж. Н. Пространственная структура и продуктивность популяции малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Boul).— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 61-74.

7. Gill D. E. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, Notophthalmus viridescens (Rafinesque).— Ecol. Monogr., vol. 48, N 2,

p. 145—166.

- 8. И щенко В. Г. О влиянии деятельности леспромхозов на численность земноводных. - В сб.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала, ч. 3. Животный мир. Свердловск, 1978, с. 53-
- 9. Николаева Н. В., Ольшванг В. Н. Простейший биоценометр для учета водяных насекомых в мелких водоемах.— Экология, 1978, № 5. c. 93—95.
- 10. Strijbosch H. Habitat selection of amphibians during their aquatic phase.— Oikos, 1979, vol. 33, N 3, p. 363—372.
- 11. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) — В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 49—60.

12. Ищенко В. Г. Материалы к росту сеголетков остромордой лягушки.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и жи-

вотных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 39-40.

13. Топоркова Л. Я., Клименко И. А. Влияние фотопериода на рост и развитие личинок рода Rana.— Экология, 1977, № 3, с. 101—103.

- 14. Guyetant R. Action comparée de la lumière et de l'obscurité sur la croissance et la métamorphose des têtards de Rana temporaria L.-Ann. Sci. Univ. Besançon Zool. Physiol., N 19, p. 77—98.

  15. Collins J. P. Intrapopulation variation in the body size at metamor-
- phosis and timing metamorphosis in the bullfrog, Rana catesbiana.— Ecology, 1979, vol. 60, N 4, p. 738—749.
- 16. Collins J., Lewis M. A. Owerwintering tadpoles and breeding season variation in the Rana pipiens complex in Arizona.— Southwest. Natur.,
- 1979, vol. 24, N 2, p. 371—373.

  17. I w a s a w a H. Retardation of metamorphosis of Rana ornativensis larvae in midsummer.— Sci. Reports Niigata Univ., D, N 7, p. 87—90.
- 18. Zakrewsky M. Dates of the appearance and development of larvae of the spotted salamander (Salamandra salamandra L.) in a natural habitat.— Acta Biol. Cracov. Ser. Zool., 1970, vol. 13, N 2, р. 161—173. 19. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. Н., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химиче-
- ская экология. М.: Наука, 1976. 152 с.
- 20. Brattstrom B. H. Thermal control of aggregation behavior in tadpoles.— Herpetologica, 1962, vol. 18, N 1, p. 38—46.
- 21. Beiswenger R. E. Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of Bufo americanus, in relation to light and temperature.— Ecology, 1977, vol. 58, N 1, p. 98—108.

  22. Black J. H. The formation of "tadpole nests" by anuran larvae.— Her-

petologica, 1975, vol. 31, N 1, p. 76-79.

- 23. Beiswenger R. E. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, Bufo americanus.— Herpetologica, 1975, vol. 31,
- N 2, p. 222-233.

  24. Mares M. Notes on bufo Bufo marinus tadpoles aggregations.—Tex. J. Sci., 1972, vol. 23, N 3, p. 433-435.

  25. Wassersug R. J., Seibert E. A. Behavioral responses of amphibian
- larvae to variation in dissolved oxygen.—Copeia, 1975, N 1, p. 86-103.
- 26. Waldman B., Adler K. Toad tadpoles associate preferentially with siblings.—Nature, 1979, vol. 272, N 5739, p. 611—613.
- 27. Wilbur H. M., Collins J. P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Science, 1973, vol. 182, p. 1305—1314.

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

29. Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции.— Ж. общей биологии, 1981, т. 42, № 2, c. 181—192.

30. Щупак Е. Л. Анализ изменчивости скорости роста и развития личинок остромордой лягушки Rana arvalis в экспериментальных условиях.— В сб.: Вопросы внутрипопуляционной изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982 (в печати).

31. Пятых С. Л. К сравнительной характеристике морфологии мозга на примере двух микропопуляций остромордой лягушки.— В сб.: Экспериментальные исследования внутрипопуляционной изменчивости. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 20—26.

32. Шварц С. С., Пятых С. Л. Влияние условий развития личинок лягушек на формирование головного мозга. В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978.

33. Сюзюмова Л. М., Хайретдинов Ш. Х. Статья в наст. сборнике.

34. Щупак Е. Л. Рост и накопление резервных питательных веществ у сеголеток остромордой лягушки в первый период наземной жизни.— В сб.: Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1971, вып. 4, с. 19—21.

35. Пикулик М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок

Rana temporaria в природных условиях.— Экология, 1977, № 3. 36. Guyetant R. Influence du groupement sur la croissance et la métamorphose du crapaud accouheur: Alytes obstetricans Laur. Mise in évidence d'un effect du groupe.— C.r. Acad. Sci., 1970, D 271, N 25.

37. Guyetant R. Conséquences de l'effet de groupe chez le tètard d'Alytes obstetricans Laur. Variations pondérales et structurales au niveau du foie.— Z. Anat. Entwicklungsgeschechts, 1973, Bd 140, N 2, S. 173—186.

38. Wilbur H. M. Competition, predation and the structure of the Ambysto-

ma — Rana sylvatica community.— Ecology, 1972, vol. 53, N 1, p. 3—21. 39. Северцов А. С., Сурова Г. С. Влияние хищников на популяцию головастиков травяной лягушки (Rana temporaria). — Зоол. ж., 1979, т. 58, вып. 9, с. 1374—1379.

40. Bell G. The reduction of morphological variation in natural populations of smooth newt larvae.— J. Anim. Ecol., 1974, vol. 43, N 1, p. 115—128.

- 41. Bell G. Further observations on the fate morphological variation in a population of smooth newt larvae (Triturus vulgaris).— J. Zool., 1978, vol. 185, N\_4, p. 511—518.
- 42. Щ у пак Е. Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск, 1977, с. 36-37.

43. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Экологическая регуляция генетического состава популяции малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Boul.).—

Экология, 1975, № 2, с. 54—63.

44. И щенко В. Г. О выживаемости разных генотипов остромордой лягушки на личиночных стадиях развития. В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск, 1978, с. 35-36.

45. Samollow P. B. Selective mortality and reproduction in a natural population of *Bufo boreas*.— Evolution (USA), 1980, vol. 34, N 1.

46. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. В кн.: Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935,

- 47. Гончаренко А. Е. Закономерности размножения лягушки остромордой в условиях бассейна р. Южный Буг. В сб.: Материалы к 3-му Всесоюзному совещанию «Вид и его продуктивность в ареале» (Паланга, 1980). Вильнюс, 1980, с. 65—66.
- 48. Панченко И. М. Эффективность размножения остромордой лягушки юго-востока Мещеры. — Экология, 1980, № 6, с. 95—98.

### ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ · 1982

## Л. М. СЮЗЮМОВА, Ш. Х. ХАЙРЕТЛИНОВ

# ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА В ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ГРУППИРОВКАХ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

В популяционной экологии видное место уделяется исследованиям изменчивости морфологических и физиологических особенностей животных в связи с условиями их развития. Проявляясь на основе широкой генетической гетерогенности животных природных популяций и воздействия отбора, эта изменчивость определяет адаптивные свойства отдельных особей и популяции в целом [1—3, и др.]. Разнообразные условия, в которых существует популяция и ее отдельные группировки, оказывают воздействие на весь жизненный цикл составляющих их особей. В разные периоды онтогенеза меняются требования организма к среде, его реактивные способности на воздействие отдельных факторов и вместе с тем изменяются формы и направления естественного отбора [1—5, и др.]. Глубокий анализ роли экологических механизмов, в том числе возрастной и пространственной структуры, в преобразованиях генетической структуры популяций, микроэволюции и закономерностях филогенеза дан в обстоятельных трудах С. С. Шварца [1, 2, 6, 7]. В них подчеркивается необходимость изучения процессов онтогенеза и изменчивости индивидуального развития в разных условиях существования животных, раскрытия закономерностей фенотипической реализации в популяциях (изменчивости на тождественной генетической основе и формирования гармонично развитых организмов на различной морфологической основе).

Вся важность решения этих вопросов представляет особое значение для исследований процессов филогенеза, уровень познания которых сейчас во многом определяется разработкой теории индивидуального развития [1, 4, 8, и др.]. Однако, как подчеркивал С. С. Шварц [2], к настоящему времени «законы онтогенеза познаны в меньшей степени, чем филогенеза». Изучение влияния экологических факторов, включая и популяционные, на ход морфогенетических процессов у животных в природных условиях, которое в основном проводится для решения вопросов популяционной экологии, а также выделяется в само-

стоятельные разделы популяционной морфологии [9, 10], может представлять и важный раздел биологии развития. Как в теории онтогенеза, так и проблеме внутрипопуляционной изменчивости видное место занимают развитые К. Х. Уоддингтоном [11] теоретические положения о процессах гомеореза и роли среды, канализирующей отдельные этапы развития организма в единый морфопроцесс [2, 9]. С этих позиций определенный интерес представляют планомерные исследования морфологической изменчивости разных возрастных групп животных в природных условиях их обитания.

Удобным объектом для этого служат личинки бесхвостых амфибий, связь темпов и особенностей развития которых с условиями среды наиболее очевидна и легко доступна для изучения. Представляется возможным оценить роль комплексного воздействия экологических особенностей отдельных водоемов на развитие личинок по проявлению морфофизиологических особенностей вышедших из этих водоемов сеголеток первых дней выхода на сушу и их последующего развития до зимовки. Как известно, для личиночного периода развития амфибий характерны ряд кардинальных морфофункциональных перестроек, интенсивные формообразовательные процессы, функционирование провизорных и замедленное развитие дефинитивных органов — вся филогенетически обусловленная подготовка к наземному образу жизни. При этом важная роль в изменчивости, проявляющейся у сеголеток первых дней жизни на суше, и реакциях на условия среды принадлежит разносторонним явлениям гетерохронии. Они обусловлены, как известно, неравномерностью роста и развития отдельных органов, систем и частей организма. П. К. Анохин [12, с. 11] указывал, что гетерохронии играют важную роль в системогенезе, функционировании развивающегося организма и способствуют «созданию тонкогосоответствия между первичными функциональными системами новорожденного и экологическими особенностями данного вида животных». Многие гетерохронии А. С. Северцов [4] относит к «регулирующимся», которые в ходе индивидуального развития сглаживаются и не проявляются. Более глубоко проблема гетерохронного развития изучалась на рыбах [5, 13, и др.]. В меньшей степени эти вопросы изучены у амфибий 114, и др. [. В популяционных исследованиях изучение гетерохронной изменчивости может иметь особое значение, поскольку важно определить ее роль в становлении приспособительных реакций организма к условиям обитания в разных водоемах, возможность формирования на ее основе и под воздействием отбора группового морфофизиологического своеобразия сеголеток, вышедших из разных водоемов и в разные сроки.

Определенный интерес в этом плане представляют исследования развития скелета у сеголеток бесхвостых амфибий в первые дни после выхода их из воды. Изменчивость в темпах

роста и развития скелета и его отдельных частей в это время во многом определяется особенностями его развития в личиночный период и отражает явления, связанные как с эмбриональными, так и с постэмбриональными (личиночными) индивидуальными гетерохрониями. Оценка развитости скелета и его изменчивости важна и в том отношении, что амфибии достигают отдельных стадий развития с исключительно высокой вариабельностью веса и размеров тела. Это характерно и для сеголеток. Определение степени развития скелета и его отделов у личинок сопряжено с известными методическими трудностями в очистке, препарировании очень мелких отделов скелета. На этих этапах развития используются в большей мере гистологические и радиографические методы. У водных стадий скелет в основном хрящевой, хотя закладка и развитие очагов окостенения отмечается у личинок остромордой лягушки, сирийской чесночницы уже на 28-й стадии [15]. Однако в период метаморфоза минерализация скелета и содержание кальция в организме [15—17, и др.] резко увеличиваются. В это время начинают формироваться и очаги костномозгового кроветворения [18, 19, и др.]. Основные функции скелета — опорно-двигательная, метаболическая (особенно в минеральном обмене) и кроветворная — таким образом, сформированы и функционируют уже у сеголеток первых дней жизни на суше.

На рост и формирование скелета влияют как рост организма в целом, особенности функциональной нагрузки на отдельные его части, так и уровень обменных процессов, их напряженность на разных этапах развития и в разных условиях существования организма. Прямая связь степени развития скелета с кроветворной функцией [19—21], а также «балансовый» характер роста костной ткани при линейном увеличении частей скелета, отличающийся от роста целого организма и его органов [9, 22], свидетельствуют о наличии определенной связи между степенью развития скелета, абсолютным и относительным весом скелета и его отделов и физиологическим состоянием организма.

Высокая лабильность остеологических характеристик у бесхвостых амфибий в онтогенезе сопряжена с разной вариабельностью отдельных частей скелета (более пластичных или более консервативных) и наличием адаптивной изменчивости, связанной с экологическими и функциональными особенностями жизнедеятельности организма [23—26, и др.]. Поэтому в оценке изменчивости скелета и особенностей его развития особенно важное значение имеют изучение изменений в онтогенезе пропорций скелета и его отделов в относительных величинах (к весу тела и весу скелета) и аллометрический анализ закономерностей их роста.

Известные работы [24, 26—28, и др.] вскрыли наличие достаточно четких различий в развитии и пропорциях скелета у ряда бесхвостых амфибий разного возраста (исследовали животных

после первой зимовки — годовиков и старше), пола и территориального разобщения (популяции). Экологический анализ внутрипопуляционной изменчивости этих характеристик у сеголеток практически не проводился. Учитывая важность этих исследований в свете изложенных современных представлений о роли экологических особенностей на развитие структурных и функциональных особенностей организма в онтогенезе и экологической обусловленности фенотипа, в настоящей работе мы приводим материалы исследований изменчивости ряда остеологических параметров у сеголеток остромордой лягушки в природных условиях с учетом особенностей развития в личиночный период (сроков водного периода и биотопических условий).

## Материал и методика

Исследования проводили в Талицком районе Свердловской области осенью 1979 г. и с периода икрометания остромордой лягушки до ухода на зимовку в 1980 г. Размножение достаточно многочисленной популяции остромордой лягушки в этих районах проходит в пойменных и лесных водоемах, временно заполненных вешними водами западинах и низинах, придорожных искусственных водоемах. Животных новой генерации отлавливали по берегам трех водоемов, различающихся по комплексу условий личиночного развития амфибий. Был выбран крупный открытый водоем № 3 с площадью водного зеркала около 1 га и глубиной 1 м и несколько больше («озеро»), постоянный, среднепрогреваемый. На восточной окраине его лес, поэтому мелководье на этих участках часто затенено и температура воды ниже, чем в центральной части водоема. Средняя температура воды в озере колеблется от 11 (в затененных участках) до 18,6°C (на открытом берегу) — данные измерений с первой половины июня до середины июля. Водоем № 6 — открытый, плохопрогреваемый, постоянный, с площадью водного зеркала около 100 м<sup>2</sup>, глубиной до 1 м и средней температурой воды 15°C (со второй половины мая до середины июля). Водоем № 8 расположен на лесном лугу, площадь его водного зеркала около 0,5 га, средняя глубина около 0,5 м. Этот водоем в год обследования представлял особый интерес. Здесь было отложено около 2000 кладок икры, и почти из всех вышли личинки. Создалась их повышенная плотность. В других водоемах она была заметно ниже: в водоеме № 3 — 300 кладок, а в № 6 — 60.

Общее число исследованных в 1980 г. сеголеток остромордой лягушки по группам из этих трех водоемов указано в табл. 1. В первую группу входили сеголетки 31-й стадии развития [29], в следующие — подрастающие на суше лягушата разных сроков выхода на сушу и разного возраста. Осенью 1979 и весной 1980 гг. отлавливали группы животных в окрестностях исследуемых водоемов (сравнение роста скелета до и после зимовки).

Таблица 1 Относительный и абсолютный вес скелета и его отделов у сеголеток остромордой лягушки в различные периоды роста

Возраст (стадия					Вес скелета							
развития, колич. дней водного развития, период роста на суше)	Дата отлова	№ группы	Колич. животных	Вес тела, мг	абсолютный, мг	относитель- ный, %						
Водоем № 3												
31-я стадия, 57 дней	5.VII	1	21	496±16*	$\frac{44,1\pm1,9}{19,9}$	$\frac{8,9\pm0,3}{15,7}$						
				15,6	19,9	15,7						
Неделя роста на	12.VII	2	9	$702 \pm 43$	$59.3 \pm 4$	8,4+0,3						
суше				18,5	$\frac{59,3\pm 4}{20}$	$\frac{8,4\pm0,3}{9,4}$						
1,5 недели роста		3	21	759 ± 30	$68,6\pm2,8$	9,1±0,3						
на суше			,	17,8	18,7	9,1±0,3 16,4						
2 недели роста на		4	12	$939 \pm 37$	$81,4\pm2,9$ 10.1	$\frac{8,7\pm0,3}{13,4}$						
суше				13,7	10,1	13,4						
Осенние	9.1X	5	9	1682 ± 342	$115,4\pm7,3$ $19,1$	$7,0\pm 0,4$						
	`		l	44,3	19,1	17,4						
31-я стадия,	1 3.VIII	Н	одое 19	м № 6 1 730±64	1 60 2 + 4 1	1 9 8 ± 0 7						
81 день	0. 1111	1		$\frac{739 \pm 64}{26,0}$	$\frac{69,2\pm4,1}{17,3}$	$\frac{3,8\pm0,7}{20,0}$						
Осенние	9. I X	2	11	1138 ± 84	89,5±5,7	$7,9\pm0,2$ $8,3$						
occinine .				24,0	21,3	8,3						
		В		м № 8								
31-я стадия, 50 дней	2.VII	1	18	$\frac{276 \pm 18}{26,4}$	$\frac{29\pm2,2}{31,9}$	$\frac{10,4\pm0,25}{8,3}$						
31-я стадия,	23.VII	2	12	335±35	$32,8\pm3,4$	9,8±0,4						
70 дней	<u> </u>		<u> </u>	36	36,2	14,3						
Около месяца роста на суше	20.VIII	3	24	$\frac{478 \pm 9.3}{9.6}$	$\frac{52,7\pm2,8}{26,3}$	$\frac{11,2\pm0,3}{11,6}$						
	<u> </u>		<u> </u>	1 '	<u> </u>	<u> </u>						
Осенние	1—12. I X	4	8	$\frac{1053\pm110}{42.4}$	$\frac{78,5\pm10,8}{39,1}$	$\frac{7,6\pm0,3}{13,2}$						
	1	l	l	1 72,7	1 33,1	10,2						

 $<sup>\</sup>bullet$  В числителе —  $X\pm M_{\chi}$ , в знаменателе —  $C_{\chi}$ .

				Вес отделов скелета					
Возраст (стадия развития, колич. дией водного развития, период роста	Дата отлова	'mmk	1. HIMX	абсолют- ный, мг	относи- тельный, %	абсолют- ный, мг	относи- тельный %		
на суше)		№ группы	Колич. животных		пояс +ко- юсти	тазовый нечн	поя <b>с</b> <del> </del> ко- ости		
		В	одое	м № 3					
31-я стадия, 57 дней	5.VII	1	21	$\frac{8,6\pm0,5}{25,3}$	$\frac{19,4\pm0,4}{9,6}$	$\frac{16,3\pm0,8}{23,4}$	$\frac{36,8\pm0,8}{8,2}$		
Неделя роста на суше	12.VII	2	9	$\frac{10,5\pm0,7}{19,9}$	$\frac{17,8\pm0,5}{8,0}$	$\frac{24 \pm 1.7}{20.7}$	$\frac{40,4\pm1,0}{7,6}$		
1,5 недели роста на суше		3	21	$\frac{12,8\pm0,6}{20,9}$	$\frac{18,6\pm0,3}{7,4}$	$\frac{27,8\pm1,1}{17,7}$	$\frac{40,7\pm0,4}{4,8}$		
2 недели роста на суше		4	12	$15,3\pm0,6$ $13,1$	$\frac{18,8\pm0,3}{4,8}$	$\frac{32,3\pm 1,9}{20,4}$	$\frac{39,4\pm1,0}{9,3}$		
Осенние	9. IX	5	9	$\frac{21,9\pm1,6}{22}$	$\frac{19,0\pm0,65}{9}$	$\frac{51,8\pm3,8}{22,3}$	$\frac{44,7\pm1,0}{7,0}$		
		В	Водо є	ем № 6.					
31-я стадия, 81 день	3.VIII	1		$\frac{13,0\pm0,9}{21,6}$	$\frac{18,7\pm0,4}{6,8}$	$\frac{26,9\pm2,0}{21,9}$	$\frac{38,6\pm1,1}{8,7}$		
Осенние	9.1X	2	11	$\frac{17,5\pm1,1}{21,7}$	$\frac{19,5 \pm 0,3}{4,5}$	$\frac{37,4\pm 2,8}{24,7}$	$\frac{41,5\pm0,7}{5,5}$		
		Е	Водо	ем № 8					
31-я стадия, 50 дней	2.VII	1			$\frac{17,9\pm0,5}{11,5}$	$\frac{10,5\pm0,5}{35,6}$	$\frac{35,9\pm0,8}{8,9}$		
31-я стадия, 70 дней	23.VII	2	12	$\frac{5,4\pm0,5}{34,5}$	$\frac{16,4\pm0,4}{8,3}$	$\frac{10,0\pm1,3}{44,1}$	$\frac{31,1\pm1,4}{15,1}$		
Около месяца роста на суше	20.VIII	3	24	$\frac{10,5\pm0,7}{33,3}$	$\frac{19,7\pm0,4}{10,7}$	$\frac{18,6\pm1,3}{36,6}$	$\frac{35,1\pm0,7}{10,5}$		
Осенние	1—12. IX	4	8	$\frac{12,6\pm1,8}{39,7}$	$\frac{20,6\pm0,3}{4,4}$	$\frac{30,7\pm4,5}{41,4}$	$\frac{38,6\pm1,7}{12,7}$		

	1	1	Ī		Вес отдел	ов скелета	
Возраст (стадия развития, колич. дней водного развития, период роста	Дата отлова	уппы	q.	абсолют- ный, мг	относи- тельный, %	абсолют- ный, мг	относи- тельный, %
на суше)		№ группы	Колич. животных	Осевой	скелет	Че	реп
		F	• •	ем № 3			
31-я стадня,	5.VII	1	21	$\frac{8.1\pm0.3}{18.7}$	$\begin{vmatrix} 19,2\pm0,8\\18 \end{vmatrix}$	$\frac{10,9\pm0,7}{27,8}$	$\frac{24,7\pm1,1}{19,8}$
Неделя роста на суше	12. VII	2	9	$\frac{9,6\pm0,5}{14,4}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{15,2\pm1,6}{3,1}$	$\frac{25,2\pm1,5}{17,3}$
1,5 недели роста на суше		3	21	$\frac{11,7\pm0,5}{17,7}$	$\frac{17,2\pm0,5}{13,1}$	$\frac{16,3\pm0,9}{25}$	$\frac{23,6\pm0,5}{9,2}$
2 недели роста на суше		4	12	$\frac{11,5\pm0,4}{13,2}$	$\begin{vmatrix} 14, 2 \pm 0, 4 \\ 8, 8 \end{vmatrix}$	$\frac{22,5\pm0,6}{9,1}$	$\frac{27,6\pm0,5}{11,9}$
Осенние	9.IX	5	9	$\frac{18,9\pm1,2}{19,2}$	$\frac{16,5\pm0,6}{11,9}$	$\frac{22,8\pm 13}{17,7}$	$\frac{19,9\pm0,5}{7,9}$
		В	одоє	м № 6			
31-я стадия, 81 день	3.VIII	1	9.	$\frac{11,6\pm0,7}{19,0}$	$\frac{16,9\pm0,6}{10,3}$	$\frac{17,7\pm1,0}{17,6}$	$\frac{25,8\pm1,1}{13,0}$
Осенние	9. IX	2	11	$\frac{15,9\pm0,9}{19,6}$	$\frac{17,9\pm0,6}{10,7}$	$\frac{18,7\pm1,3}{23,0}$	$\frac{21,1\pm0,8}{12,9}$
		В	одое	м № 8			
31-я стадия, 50 дней	2.VII	1	18	$\frac{4,1\pm0,4}{36,6}$	$\frac{14,0\pm0,6}{17,8}$	$\frac{9,2\pm0,6}{27,8}$	$\frac{32,2\pm0,8}{9,8}$
31-я стадия, 70 дней	23.VII	2	12	$\frac{5,6\pm0,6}{36,0}$	$\frac{17,2\pm 0,5}{10,1}$	$\frac{11,8\pm 1,1}{32,5}$	$\frac{36,8\pm1,0}{9,2}$
Около месяца роста на суше	20.VIII	3	24	$\frac{8,4\pm0,3}{24,2}$	$\frac{16,2\pm0,4}{12,3}$	$\frac{5,2\pm0,8}{23,7}$	$\frac{29,0\pm0,8}{12,8}$
Осенние	1—12.IX	4	8	$\frac{15,4\pm 2,3}{42,9}$	$\frac{19,6\pm0,7}{10,0}$	$\frac{16,1\pm 2,1}{36,6}$	$\frac{21,2\pm1,4}{17,9}$

Для сопоставления особенностей роста скелета у быстро и более медленно развивающихся животных у водоема № 8 было добыто две группы сеголеток 31-й стадии. Через 20 дней после добычи первой была отловлена вторая группа. Группы растущих сеголеток из водоемов № 3 и № 8 были получены следующим образом. В день, указанный в табл. 1, для сеголеток 31-й стадии, на данном водоеме отлавливали около 200 животных. Часть из них забивали и проводили исследования скелета, а у остальных 180 сеголеток определяли вес и длину тела. После чего животных метили обычным методом отрезания фалангов и выпускали в специально сделанные на пойменном лугу загоны. Они представляли собой площадки 50×50 м, огороженные полиэтиленовыми пленками высотой 35-40 см. В этих загончиках животные росли до срока ухода на зимовку всей популяции. В это время отлавливали всех животных, сохранившихся в загонах, идентифицировали по индивидуальным меткам и забивали. Таким образом, группы 5-я (водоем № 3) и 4-я (водоем № 8) были представлены животными, росшими в природных условиях, изменения промеров которых за период пребывания в загонах точно **учтено**.

Группы 2-я, 3-я, 4-я (водоем № 3) получены следующим образом. В загонах с мечеными животными из этого водоема раз в две недели отлавливали и взвешивали растущих сеголеток (по 10 животных). Затем, через неделю после первого отлова, у этого водоема было собрано единовременно 60 сеголеток. Их удалось разбить на весовые классы, которые соответствовали 0; 1; 5 и 2 неделям роста сеголеток в загонах. Это давало определенную уверенность в выделении групп по срокам роста на суше.

Группа 3-я из водоема № 8 составлена из сеголеток месячного роста на суше, поскольку окончание выхода из этого водоема было зарегистрировано за месяц до их отлова. Во вторую группу вошли сеголетки 31-й стадии — последний выход из этого водоема задержавшихся в развитии животных.

Группы из водоема № 6 представлены сеголетками 31-й стадии (первая), после сбора которых для предотвращения возможного отхода животных от мест выхода или появления иммигрантов, вышедших из водоемов, весь водоем был огорожен полиэтиленовой пленкой. Он ограничил и кормовой участок размером  $50 \times 50$  м, прилегающий к водоему. С этой площадки животные были собраны в сентябре.

Методика обработки животных, очистка скелета от тканей, выделение его частей и определение их весовых параметров подробно указаны нами в предыдущих работах [30, 31]. Кроме отмеченных параметров, учитывали вес черепа и осевого скелета, а также окулярмикрометром измеряли линейные размеры следующих частей скелета (их названия даны по П. В. Терентьеву [29]): длины бедра, длины голени, длины задней конечности

Коэффициенты корреляции и показатели аллометрии, рассчитанные по уравнению  $y = Bx^3$ , где y — часть, x — целое  $(x \ n \ y)$ , мг)

у — череп, х — скелет	$\begin{array}{c} 1,03\pm0,06\\ \hline 0,21\pm0,02;\ 0,89 \end{array}$	$0,65\pm0,05\\\hline0,10\pm0,03;\ 0,95$	$0,73\pm0,06\\\hline 0,08\pm0,02;\ 0,91$	$0.64\pm0.13$ $1,10\pm0.03;\ 0,77$
y — осевой скелет, $x$ — скелет	$ \begin{array}{c c} 1,0\pm0,03 & 0,75\pm0,04 \\ \hline 0,17\pm0,01; 0,98 & 0,05\pm0,02; 0,90 \end{array} $	$1,23\pm0,07$ $0,07\pm0,04; 0,97$	$0.85\pm0.05$ $0.29\pm0.02; 0.95$	$ \begin{array}{c c} 1,10\pm0,05 \\ 0,12\pm0,015; 0,98 \\ \hline 0,17\pm0,01; 0,98 \end{array} $
$y \leftarrow$ плечевой пояс $+$ конечность, $x -$ скелет	$\frac{1,0\pm0,03}{0,17\pm0,01;\ 0,98}$	$1,1\pm0,04$ $0,13\pm0,02; 0,97$	$1,17\pm0.05$ $0,10\pm0.02; 0,97$	$1,10\pm0,05$ $0,12\pm0,015; 0,98$
у — тазовый пояс+ко- нечность, х — скелет	$1,1\pm0,03\\0,26\pm0,01;\ 0,97$	$1,1\pm0,03$ $0,27\pm0,02; 0,99$	$1, 27 \pm 0, 04$ $0, 12 \pm 0, 02; 0, 98$	$1,20\pm0,06$ $0,17\pm0,01; 0,98$
y — скелет, $x$ — тело	$0.81\pm0.04* \\ 0.3\pm0.02; 0.91$	$0.80\pm0.04$ $0.31\pm0.03; 0.98$	$\frac{1,02\pm0,07}{0,09\pm0,02;\ 0,94}$	$0,62\pm0,07 \\ \hline 0,12\pm0,03; 0,90$
№ водоема (колич. животных)	3 (75)	8, 1-я и 4-я группы (24)	8, 2-я и 3-я группы (36)	6 (20)

<sup>\*</sup> В числителе —  $a\pm m_a$ , в знаменателе —  $B\pm m_B$ ; r,

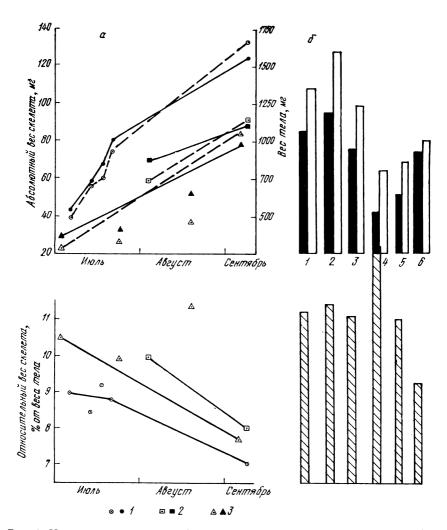


Рис. 1. Изменение веса тела и абсолютного и относительного веса скелета (а) сеголеток остромордой лягушки в процессе роста на суше и их гистограммы (б) соответствующих величин веса тела (черное), веса скелета (белое) и относительного веса скелета перезимовавших и осенних (1979 г.) животных (заштриховано).

1— окрестности водоема № 3, перезимовавшие особи, отлов весной 1980 г.; 2— окрестности водоема № 6, перезимовавшие особи, отлов весной 1980 г.; 3— окрестности водоема № 6, осенние особи 1979 г.; 4— лесной выруб, 1 км на восток от водоема № 8, осенние особи 1979 г.; 5— лесной выруб, 1 км на восток от водоема № 8, осенние особи 1979 г.; 5— лесной выруб, 1 км на восток от водоема № 8, осенние особи 1970 г.; 6— лесной выруб, 1 км на восток от водоема № 8, осенние особи 1980 г. Штриховая линия— вес тела, сплошная— вес секлета. 1—3— водоемы № 3 (1), № 6 (2), № 8 (3).

(без кисти), длины тазового пояса, длины плеча, длины предплечья, длины развернутого переднего пояса конечностей, длины позвоночного столба, ширины и длины парасфеноида. Относительные линейные размеры частей скелета приведены в табл. 2. Соответствующие им весовые значения даны в табл. 1. Математическая обработка материалов — показателей аллометрии, коэффициентов корреляции — проведена по распространенным методам биометрического анализа.

# Результаты и их обсуждение

Вес скелета сеголеток остромордой лягушки в момент выхода на сушу, как показывают результаты исследований, в основном определяется общими размерами животных. У более крупных сеголеток абсолютный вес скелета выше, чем у животных (групп) меньшего веса (см. табл. 1, рис. 1). Животные, вышедшие из разных водоемов, заметно различались по средним величинам — абсолютному весу скелета и весу тела. Эта, казалось бы, закономерная связь вес тела — вес скелета, однако по расчетам их относительных величин не устанавливает прямой зависимости между ними. Каждая из групп сеголеток 31-й стадии отличалась от остальных по средним значениям относительного веса скелета. У сеголеток, вышедших из озера, скелет оказался достоверно легче, чем у группы из водоема № 8. Поскольку при пропорциональном росте массы тела и органа относительные величины изменяться не должны, отмеченная вариабельность их по группам от 8,9 до 10,4 % свидетельствует, скорее всего, об определенных отличиях в формировании скелета (росте и его созревании — степени минерализации и пр.) у личинок, развивающихся в разных водоемах.

Тем не менее закономерности роста скелета сеголеток по мере их роста на суше до осенней депрессии жизнедеятельности в целом совпадают у всех обследованных групп. С июля до сентября происходит последовательный рост скелета и закономерное падение его относительного веса. К концу сентября его относительные величины, независимо от изначальных значений сразу после метаморфоза, у разных групп сеголеток (из разных водоемов) выравниваются до 7—7,9 %. Это обусловлено интенсивным увеличением общей массы тела и, возможно, сезонными изменениями самой структуры скелета (изменениями метаболической и гемапоэтической функции).

При этом необходимо отметить, что абсолютные значения в разные годы могут существенно меняться. Как было нами отмечено ранее [30], важное значение имеет продолжительность личиночного развития. В год высокого половодья и затянувшегося водного периода развития (1979) относительный вес скелета у сеголеток был заметно выше, чем в предыдущий год, обычный по температурным условиям. В 1979 г. некоторые особенно-

сти отмечались и в относительном росте скелета. В двух осенних группах вес его доходил до 10,5—13 % от веса тела, а в трех весенних — 11; 10,8 и 10,6 %. Трудно ожидать, что у сеголеток вес скелета мог быть более 13 % (за четыре года нам не попадалось ни одного животного с относительным весом более 12,7 %).

Общая тенденция осеннего снижения относительной величины прослеживается и при сопоставлении группы перезимовавших, весенних животных (возраст 1+) с осенними примерно из тех же участков (на диаграмме 1 — выруб 1979 и 1980 гг.). Однако значения ее на другом участке и сама необычность условий года требуют более глубокого изучения сезонной изменчивости остеологических характеристик у пойкилотермных животных.

Для сеголеток важно оценить особенности соотносительного роста скелета с нарастанием массы тела — скоростью роста организма разных групп до наступления зимней депрессий. Анализ аллометрических зависимостей показывает, что нарастание массы скелета у сеголеток из разных водоемов за этот период проходит с разной скоростью (см. табл. 2). Следовательно, одинаковый относительный вес скелета осенью достигается разными темпами роста и с разных исходных значений. Эти различия по показателю α четко выражены между животными водоема № 6 и озера. У последних скелет растет по отношению к массе тела быстрее, чем у первых. Важно, что отличия аллометрии роста наблюдаются даже между сеголетками разных сроков водного периода развития и разной продолжительности жизни на суще, но в пределах одного водоема. Так, заметные различия обнаруживаются между выборками из водоема № 8. У животных, относительно поздно завершивших личиночное развитие и росших на суше около месяца, отмечен изометрический рост скелета, тогда как у рано вышедших из водоема животных и проживших в наземных условиях более месяца (от последнего выхода прошло около 1,5 мес.), рост его был замедлен. Отличия по b-параметру, скорее всего, указывают на роль изменений в условиях существования животных на соотносительный рост скелета.

В этой же группе сеголеток (водоема № 8) обнаруживаются и достаточно заметные отличия соотносительного роста отделов скелета и веса скелета в целом. Как видно из табл. 1, у сеголеток первой выборки относительный вес скелета и массы тела меньше, чем у второй (эти выборки не совпадают с разобранными нами выше; они представлены только животными 31-й стадии). Между тем абсолютный вес переднего и тазового поясов совпадает в обеих выборках. Все превышение веса скелета у второй выборки происходит за счет осевого отдела с черепом (на 4,1 мг тяжелее, чем у животных первой выборки). Эти данные подкрепляют установленный нами ранее вывод о том, что с увеличением длительности личиночного развития в основном происходит нарастание массы осевого отдела скелета [30].

За изменениями роста скелета по отношению к массе тела-

и росту его частей к массе скелета в разные отрезки времени жизни на суше сеголеток можно проследить, вычисляя простейший показатель — по отношению каждого последующего измерения к предыдущему (сходного с процентуальным ростом). Так, из табл. 1 легко рассчитать, что показатели прироста веса тела по интервалам обследований сеголеток из водоема № 3 составляют 1,4; 1,1; 1,2; 1,8, для веса скелета они соответственно 1,3; 1,2; 1,4. Анализ этих показателей позволяет считать, что в первые три недели роста сеголеток нарастание массы их скелета происходит практически пропорционально нарастанию массы тела, однако к концу лета скорость роста тела заметно обгоняет скорость роста скелета.

Аналогичные расчеты показателей прироста массы скелета у сеголеток водоема № 8 1,1; 1,8 и 1,5. Для веса тела они соответственно равны 1,2; 1,7 и 2,2. Как видно, общее направление — снижение темпов нарастания скелета по сравнению с весом тела к зимовке — отмечается и у этой группы сеголеток (даже в более заметной степени).

Поскольку в процессе роста разные отделы скелета растут неравномерно, важно было определить, за счет каких его частей происходит это относительное замедление темпов его нарастания в целом к осени. Подробное вычисление показателей прироста отделов скелета у сеголеток из озера и сопоставление их с приростом массы тела и расчетом разницы между ними позволяет установить следующие особенности темпов роста отделов скелета. Замедление темпов нарастания к осени отмечено только для черепа и плечевого пояса. Напротив, у осевого скелета и тазового пояса торможения прироста к осени не отмечается. Они растут пропорционально нарастанию в этот период массы тела.

Не менее важно, что у сеголеток очень изменчив и аллометрический рост отделов по отношению к росту всего скелета. Это наблюдается как между группами сеголеток разных водоемов, так и между отдельными выборками в пределах одного водоема (см. табл. 2). Стабильный изометрический или даже несколько ускоренный рост характерен для плечевого и тазового поясов скелета у всех сеголеток. Изменчивость параметра в незначительна. Это позволяет считать, что на рост данных отделов изменчивость внешних условий оказывает более слабое воздействие, чем на остальные. Рост строго скоррелирован с ростом скелета в целом. Напротив, осевой скелет у сеголеток разных групп, в том числе даже у разных выборок одного водоема. может изменять скорость роста и, по-видимому, в зависимости от влияния экологических условий, рост всего организма. Характерно, что эта изменчивость достаточно жестко скоррелирована с ростом целого скелета. Поэтому наш вывод о значении вариабельности роста осевого скелета при изменениях веса скелета в целом подтверждается и этими данными. Наконец,

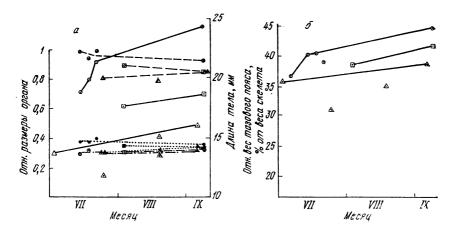


Рис. 2. Изменение линейных размеров частей скелета в ходе роста сеголеток. a— изменение длины тела (фигуры с точкой, сплошная линия), относительной длины задней конечности без кисти (фигуры со штриховкой, штриховкая линия), относительной длины бедра (черные фигуры, пунктирная линия), относительной длины тазового пояса конечностей (фигуры с крестиком, штрихпунктирная линия) в процессе роста; б— изменение относительного веса тазового пояса конечностей и конечностей в процессе роста. Водоемы: № 3 (кружки), № 6 (квадраты), № 8 (треугольники).

изменяется и скорость роста черепа. Она не всегда так жестко скоррелирована с ростом скелета, и в наших группах чаще отмечалось ее замедление. Это особенно выражено в группе сеголеток водоема  $\mathbb{N}_2$  6, где, кроме того, отмечается и очень высокое значение параметра b.

Оценка физиологического и экологического значения морфогенетических реакций затруднена. изменчивости тверждение высокой лабильности костной ткани в ходе развития требует более глубокого исследования механизмов и условий, лежащих в основе этой изменчивости. Однако самый общий вывод можно свести к следующему. В разных группах — микропопуляциях сеголеток — может происходить перераспределение или изменение «акцентов» в скорости роста разных отделов скелета. В основном это относится к осевому отделу и черепу, за счет которых и проявляется широкая вариабельность веса скелета у сеголеток [31]. Определяющую роль в ходе развития и росте скелета, по этим материалам, играют экологические и возрастные факторы. Различия в темпах роста скелета и его частей характерны не только для сеголеток разных водоемов (микропопуляций), но и животных разной продолжительности жизни на суше и разных сроков личиночного развития.

Морфологические следствия внутренних процессов в организме отражены в изменчивости линейных размеров отдельных частей скелета. Заметные морфологические различия обнаруживаются между группами сеголеток из разных водоемов. Так, у животных водоема № 8 в течение всего активного периода

# Изменчивость линейных размеров

№ группы	Размеры тела	Длина бедра длина тела	Длина задней конечности длина тела	Длина тазово- го пояса длина тела	Длина плеча длина предплечья
					Водоем
2	$\frac{18,8\pm0,4^*}{6,3}$	$\frac{0,38\pm0,003}{2,7}$	$\frac{0.98\pm0.02}{2.1}$	$\frac{0,29\pm02}{7,4}$	$\left  \frac{1,86\pm0,15}{21,6} \right $
3	$20\pm0.7$ 3,6	$\frac{0,37 \pm 0,005}{5,8}$	$\frac{0.94 \pm 0.01}{5.7}$	$\frac{0,32 \pm 0,65}{6,9}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
4	21,6±0,3 4,3	$ \begin{array}{c c} 0,39 \pm 0,01 \\ \hline 8,2 \end{array} $	$\frac{0,98\pm0,02}{6,8}$	_	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
5	24,4±0,7 8,6	0,35±0,08 11,1	$\frac{0,92\pm0,008}{4,4}$	$\frac{0.34 \pm 0.005}{4.3}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
					Водоем
1	$\frac{17,7\pm1,0}{17,6}$	$\frac{0,35\pm0,007}{6,3}$	$\begin{array}{c c} 0.89 \pm 0.02 \\ \hline 5.7 \end{array}$	$\frac{0,31\pm0,003}{3,2}$	$\frac{1.7\pm0.03}{6.0}$
2	$\frac{18,7\pm1,3}{23,0}$	$0,34 \pm 0,006 \\ \hline 5,5$	$0,85\pm0,01$ 4,6	$\frac{0,33\pm0,007}{6,7}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
·					Водоем
2	$\frac{11,8\pm 1,1}{32,5}$	$\frac{0,31\pm0,008}{8,9}$	$\frac{0,80\pm0,02}{10,3}$	$\frac{0.31\pm0.03}{31.6}$	$\frac{1,75\pm0,08}{15,7}$
3	$\frac{15,2\pm0,8}{23,7}$	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$ \begin{array}{c c} 0,79 \pm 0,02 \\ \hline 10,1 \end{array} $	$\frac{0,29 \pm 0,006}{10,6}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
4	16,1±2,1 36,6	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{0.32\pm0.007}{6.3}$	$\frac{1,7\pm0,06}{10,0}$

<sup>•</sup> То же, что в табл. 1.

Длина перед- него пояса кон. длина тела	Длина позво- ночного столба длина тела	Плечо+пред- плечье длина тела	Длина бедра длина тела голени	Ширина пара- сфеноида длина парас- феноида
№ 3				
$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{0.66 \pm 0.008}{10.6}$	$\frac{0,39\pm0,01}{3,7}$	1,0±0,001 11,9	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
$\frac{0.62\pm0.01}{7.8}$	$\frac{0.64 \pm 0.006}{4.2}$	$\frac{0,36\pm0,006}{7,4}$	$0.97 \pm 0.009$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
_	$\frac{0,64 \pm 0,004}{1,7}$	$\frac{0.37 \pm 0.01}{8.9}$	$\frac{1,0\pm0,01}{2,8}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
$\frac{0,63 \pm 0,006}{4,7}$	$\frac{0.66 \pm 0.01}{4.8}$	$\frac{0.35\pm0.008}{7.2}$	$\frac{0.99 \pm 0.01}{3.2}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
№ 6	•			
$\begin{array}{ c c }\hline 0.50 \pm 0.01 \\ \hline 7.2 \\ \hline \end{array}$	$\frac{0,64\pm0,01}{6,6}$	$\frac{0,36\pm0,005}{4,4}$	$\frac{0.98\pm0.01}{4.3}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{0,65\pm0,01}{6,4}$	$\frac{0,34\pm0,006}{6,3}$	$\frac{1,0\pm 0,009}{2,9}$	0,9±0,01 5,7
№ 8				
$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{ c c }\hline 0,34\pm0,009\\ \hline 8,8\\ \end{array}$	$\frac{1,0\pm0,01}{4,0}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
$\frac{0.61 \pm 0.01}{8.2}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{1,01\pm0,006}{3,0}$	0,84±0,01 8,3
$\frac{0,64\pm0,02}{9,4}$	0,68±0,01 5,9	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{1,01\pm0,02}{5,0}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$

роста до осени бедро и конечность в целом заметно короче, чем у сеголеток остальных обследованных водоемов — озера и № 6 (рис. 2, табл. 3). Несколько короче у них и передняя конечность.

Следует отметить, что в процессе роста первоначально выраженные морфологические различия между сеголетками из разных водоемов имеют определенную тенденцию к выравниванию. Например, более «длинноногие» сеголетки из водоема № 3 к осени имеют меньший показатель относительной длины задней конечности и длины тела, чем в недельном возрасте. Те же изменения отмечались и в ходе роста у сеголеток водоема № 6. Напротив, у более «коротконогих» из водоема № 8 в конце сезона относительная величина возрастает. Выравниваются к этому времени и величины передних конечностей. Тем не менее определенные межгрупповые отличия сохраняются в течение всего роста сеголеток. Они видны по относительным размерам частей задних конечностей и черепа, насколько об этом можно судить по изменениям относительных промеров парасфеноида.

Интересно, что в первые дни после завершения метаморфоза соотносительные размеры парасфеноида (ширина к длине) у разных групп отличаются довольно четко и по мере роста животных изменяются в одном направлении. В большей степени идет увеличение поперечного размера. Причем в разных группах это проходит с разной скоростью роста парасфеноида. К зимовке, в результате этого, межгрупповые различия по относительным показателям парасфеноида увеличиваются.

Изменения пропорций тела с возрастом, таким образом, могут иметь в разных группировках некоторые отклонения как по темпу роста, так и по направленности. Некоторое снижение относительной длины бедра (к длине тела) с ростом организма у сеголеток водоема № 8 практически не выражено.

Как видно из приведенного материала, сеголетки из разных водоемов выходят неодинаковых размеров, с большой вариабельностью в пропорциях между телом и скелетом, а также между отдельными его частями, поэтому необходимо было выяснить коррелятивные зависимости между исследованными параметрами. В табл. 4 они рассчитаны для 42 сеголеток из водоема № 3 (озеро). Это выборка растущих животных 1—1,5 и 2 недель жизни на суше — периода активного нарастания общей массы и размеров тела. В данной таблице представлены корреляции относительных величин, а абсолютных — прослеживаются по табл. 2.

Как видно из табл. 4, в течение двухнедельного роста относительный вес скелета и его отделов не зависит от нарастания общей массы тела. Имеются, однако, некоторые корреляции линейных размеров. Относительный вес тазового пояса отрицательно связан с длиной бедра (конечности) и положительно с длиной позвоночного столба. Есть взаимосвязь относительного

Коэффициенты корреляции между относительными линейными размерами скелета, относительными весовым и величинами (%) его и весом тела, мг

14	0,17	0,10	-0,04	0,25	-0,13	0,08	-0,05	-	-0.28	0,48	-0,16	0,53	0,0_	
13	0,19	0,27	0,14	-0,07	-0.17	0,27	-0,25	0,26	-0,14	0,06	0,04	-0,29	1	
12	-0,01	0,06	0,55	0,01	-0,39	.0,67	-0,79	-0,56	0,64	0,09	0,58	1		
11	-0,05	0,26	0,25	0,17	-0,47	0,71	-0.65	-0,57	0,34	-0,37	1		-	
10	-0,05	-0,00	-0,05	-0,19	-0,02	-0,13	0,29	0,43	0,14	-				
6	-0,13	0,08	0,18	-0,01	-0,15	0,54	-0,51	-0,31	1		<u>.</u>			
8	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	0,02	1  -0,20 -0,27  0,09  -0,68  -0,60	I <sub>.</sub>	0,08	-0,45	0,92	_		_				
7	0,27	-0,08	-0.68	0,07	0,23	-0,58	-		<u>.</u>					
9	0,08	$1 - [-0, 18] \ 0, 14 \  -0, 08  \ 0, 04 \  -0, 08 $	0,09	1  -0,12  0,07   0,07	1  -0,57  0,23	_		-						
	0,25	-0,08	[-0, 27]	[-0, 12]	-		-							
4	0,06	0,14	-0,20	1										
3	0,1	—0,18	1											
	0,1	1												
Š	-	7	က	4	2	9	7	<b>∞</b>	6	10	11	12	13	14

Примечание. Расчеты коэффициентов произведены по 42 животным из водоема № 3 второго отлова. 1— вес тела; 2— относительный вес скелета; 3— относительный вес тазового пояса с конечностями; 5— относительный вес освото скелета; 6— относительный вес освото без кисти); 9— относительная длина тазового пояса конечностей; 10— длина плеча, мм/длина предплечья, мм; 11— относительная длина переднего пояса конечностей; 12— относительная длина позвоночного столба; 13— ширима парасфенонда, мм/длина парасфенонда, мм.// 2— относительная длина парасфенонда.

веса осевого скелета и черепа, относительной массы черепа с относительной длиной бедра, тазового пояса, переднего пояса и шириной парасфеноида. Эти данные позволяют говорить о том, что масса черепа в этот период достаточно тесно связана с развитием организма в целом и отдельных его частей.

Коррелятивные связи как абсолютных, так и относительных размеров разных отделов и частей скелета, иногда принципиально иного значения (например, вес тела и вес скелета; см. табл. 2 и 4), определяют функционирование организма как целого и его приспособительные возможности при изменениях условий среды и внутриорганизменных формообразовательных процессов [8]. Структурные преобразования скелета у сеголеток бесхвостых амфибий — интенсивный рост, оссификация, развитие и активность кроветворной функции - подвержены высокой изменчивости с возрастом, под воздействием развития и индивидуальных особенностей. Кроме того, широка и внутриорганная изменчивость в степени и сроках минерализации разных частей и отделов скелета, развитости очагов костномозгового кроветворения и, возможно, других преобразованиях остеоидной ткани [17, 18, 30, и др.]. Многие стороны этих процессов на бесхвостых амфибиях исследованы слабо, а имеющиеся сведения чаще фрагментарны. Тем не менее есть все основания считать, что функциональные особенности костной ткани и скелета в целом непосредственно отражаются на изменчивости его весовых и линейных значений и, следовательно, лежат в основе морфологической изменчивости скелета разных возрастных и пространственных группировок сеголеток остромордой лягушки исследованной популяции.

Несомненно, размах этой изменчивости генетически обусловлен определенными рамками нормы реагирования отдельных животных и вида в целом. Высокое генетическое разнообразие животных природных популяций, в том числе и популяций бесхвостых амфибий [32], при широких пределах нормы реакции дает огромный материал для отбора и обусловливают высокие адаптивные возможности популяции. При этом важное значение придается сейчас изменчивости темпов роста личинок [33] и, возможно, молодняка до относительной стабилизации. Высокая коррелятивная зависимость между размерами животных и ростом скелета, а также между скоростью роста организма и пропорциями тела [34—36] подчеркивает роль морфофункциональной пластичности остеоидной ткани и скелета в целом в процессах адаптации.

Широко известна географическая изменчивость скорости роста и пропорций тела у ряда широко распространенных видов рода Rana. Доказана их связь с условиями обитания животных и особенностями их роста и развития [35—37, и др.]. Определенные различия в пропорциях тела и скелета установлены между отдельными локальными и региональными популяциями

(микропопуляциями) в относительно однородных климатических условиях [24, 26, 38, и др.]. Во всех приведенных работах подчеркивается важная роль экологических условий в формировании внутривидовой изменчивости морфологических особенностей животных. Наконец, непосредственное воздействие на формирование скелета, как показано в ряде работ [16, 39], могут оказывать внутрипопуляционные механизмы регуляции роста и развития личиночных стадий — специфические метаболиты и эффект плотности в целом.

Настоящими исследованиями определены некоторые особенности внутрипопуляционной изменчивости динамики роста и развития скелета у сеголеток остромордой лягушки в процессе их роста в разных, довольно четко отличающихся условиях. В самых общих чертах выбранные для обследований биотопы водоемы и прилегающие к ним участки луга — отличались по экологическим условиям как для личиночного развития, так и для наземной жизни. Для более крупного водоема «озера» характерно разнообразие условий, что позволяло личинкам подбирать их в соответствии с физиологическими потребностями на разных стадиях развития. Это оптимальный для развития амфибий водоем. Гидрохимические и температурные условия водоема № 6, надо полагать, не были оптимальными. В сравнении с озером развитие личинок в нем задержалось на месяц. В водоеме № 8 создались особые условия — повышенная плотность кладок и затем личинок. Разные условия личиночного развития определили не только сроки водного периода, но и размеры сеголеток (31-я стадия) — средний вес и диапазон его вариабельности, а также значения линейных показателей и их пропорций, имеющие определенные различия между группами (микропопуляциями).

Учитывая высокую генетическую гетерогенность природных популяций и свободное перемещение животных в период размножения (талицкая популяция распределена довольно равномерно по территории), отмеченные особенности морфологического развития скелета и изменчивость пропорций его отделов по линейным показателям мы считаем результатом сочетанного воздействия отбора и экологических условий. Именно эти факторы оказывают формирующее влияние на весь ход развития — эмбриональное, личиночное и ювенильное. Более заметно их воздействие, канализирующее развитие, устанавливается на группах известных сроков выхода и жизни на суше (меченых животных 31-й стадии и проживших в контролируемых условиях до осени). Показано, что в разных биотопах формируется своеобразный фенооблик животных, может изменяться интенсивность роста отдельных частей скелета, нивелироваться или изменяться известная динамика возрастных соотносительных размеров и пропорций частей тела и скелета (бедро — размер тела, рост черепа и тела и пр.).

Можно полагать также по этим материалам, что разная скорость роста некоторых, наиболее лабильных отделов скелета в микропопуляциях основана на явлениях гетерохронии, сохраняющихся первые недели жизни сеголеток на суше. Не исключены и их значения в адаптации к своеобразным условиям биотопа. Осеннее «выравнивание» межгрупповых различий на фоне сезонных изменений и уменьшения физиологической активности амфибий является сложным процессом, связанным как с накоплением резервных веществ, так и с падением функциональной активности организма. Однако некоторые межгрупповые особенности, отмеченные при анализе материалов, сохраняются и у уходящих на зимовку животных. Таким образом, на основе проведенных исследований установлены определенные особенности онтогенетического формирования скелета у сеголеток разных микропопуляций. Надо полагать, что они имеют важные физиологические и популяционные последствия В повышении разнокачественности популяции и ее адаптивных возможностей.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1. Шварц С. С. Эволюционная экология животных: Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969, вып. 65. 198 с.
- 2. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
   Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Берлин: Гос. изд-во РСФСР,
- 1922. 310 c.
- 5. Матвеев Б. С. Биологический прогресс и индивидуальное развитие.—
- Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 4, с. 505—516. 6. Шварц С. С. К биологии амфибий за полярным кругом.— Труды Салехардского станционара УФАН СССР. Тюмень, 1959, вып. 1
- 7. Шварц С. С. Диалектика развития на уровне организма и популяции.— Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 4 с. 496—509.

  8. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с. 9. Паавер К. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин:
- Валгус, 1976. 256 с.
- 10. Яблоков А. В. Популяционная морфология пути развития и очередные задачи.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 352—353.

  11. У оддингтон К. Х. Основные биологические концепции.— В кн.: На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970, с. 11—33.
- 12. Анохин П. К. Теория функциональных систем и ее место в построении теоретической биологии.— В сб.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977, с. 9-18.
- 13. Емельянов С. В. Гетерохронии в закладке и быстроте развития составных элементов спинных и анального плавников рыб (к проблеме внутриорганных гетерохроний).— Там же, с. 19—46.

  14. Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978.
- 279 c.
- 15. Любашевский Н. М. Метаболизм радиоизотопов в скелете позвоночных. М.: Наука, 1980. 255 с.
- Сюзюмова Л. М., Любашевский Н. М., Иванова Н. Л., Гре-бенникова С. И. Влияние условий развития личинок амфибий на формирование скелета и особенности кроветворения.— Экология, 1977, № 3, с. 63—69.

- 17. Kemp N. E., Hoyt J. A. Sequence of ossification in the skeleton of growing and metamorphosing tadpoles of Rana pipiens.— J. Morphol., 1969, vol. 129, N 4, p. 415-443.
- 18. Foxon J. E. H. Blood and respiration, chap. 4. Physiology of the Amphibia. N. Y.; Lond., 1964.
- 19. Коржуев П. Д. Дыхательная функция крови и скелета позвоночных животных.— Успехи совр. биологии, 1965, т. 39, с. 163—182.
- 20. Коржуев П. А., Акатова Н. Н., Зубина Н. Ф. Некоторые морфофизиологические особенности амфибий в онтогенезе. — Зоол. ж., 1959, т. 38, вып. 4, с. 579—588.
- 21. Коржуев П. А. Эволюция, гравитация, невесомость. М.: Наука, 1971, 151 c.
- 22. Паавер К. Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Таллин: Валгус, 1973. 243 с.
- 23. Trueb L. Bones, Frogs and evolution.—In: Evolutionary biology of the Anurans/ed. J. L. Vial. Univ. Missouri Press, Columbia, 1973, p. 65—132.
- Trueb L. Osteology and anuran systematics: intrapopulational variation in Hyla Lanciformis, System.— Zoology, 1977, vol. 26, N 2, p. 165—184.
   Dobrovolska H. Body-part proportion in relation to the mode of
- locomotion in Anura.— Zool. Polonia, 1973, vol. 23.
- 26. Turner F. B. Variation in skeletal proportions of Rana p. pretiosa in Yellowstone Park, Wyoming.—Copeia, 1959, N 1, p. 63—68.
- 27. Moore J. A. Geografic variation in *Rana pipiens* Schreber of eastern North America.— Bull. Amer. Mus. Nut. Hist., 1944, N 82, p. 345—369. 28. Терентьев П. В. Корреляции индексов озерной лягушки *Rana ridibun*-
- da Pall.— Зоол. ж., 1943, т. 22, вып. 5, с. 273—276.
- 29. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 345 с.
- 30. Хайретдинов Ш. Х. Особенности формирования скелета во внутрипопуляционных группировках остромордой лягушки и серой жабы.— В сб.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов Урала. Свердловск, 1980, с. 107—108.

  31. Хайретдинов Ш. Х. К вопросу о внутрипопуляционной изменчи-
- вости скелета сеголеток остромордой лягушки и серой жабы. В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 52-53.
- 32. Hildemann W. H., Haas R. Histocompatibility genetics of bullfrog
- populations.— Evolution, 1961, vol. 15, N 3. 33. Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции. — Ж. общ. биологии, 1981, т. 42, № 2, c. 182—192.
- 34. Шварц С. С. Изменение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики.— В сб.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск: УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- 35. Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике: Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1971, вып. 79.
- 36. Топоркова Л. Я. Географическая изменчивость аллометрического роста у двух видов рода Rana. В сб.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965, c. 361-366.
- 37. Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 38, с. 189—194.
- 38. Jameson D. L. The population dynamics of the cliff frog, Syrrophus marnocki.— Amer. Midl. Nat., 1955, N 54, p. 342—380.
- 39. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 151 с.

## ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ · 1982

### С. Л. ПЯТЫХ

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МОРФОЛОГИИ МОЗГА В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ СЕГОЛЕТОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Проанализирован материал по морфологии мозга сеголеток остромордой лягушки Rana arvalis Nilss. за 1976 и 1978 гг. Бельской популяции Талицкого района Свердловской области. Методика выделения и измерения мозга описана ранее [1]. Всего исследовано более 2 тыс. сеголеток из 25 водоемов. Пробы лягушат брали с хвостовой почкой тотчас после выхода на сушу, но из разных частей кривой динамики выхода сеголеток.

Влияние продолжительности и плотности личиночного развития на морфофизиологические особенности сеголеток — факт, уже установленный в лаборатории и в природе [2—4]. Под плотностью мы понимаем комплексный экологический фактор, который «изменяет характер внутрипопуляционных отношений» [2, с. 117] и включает изменения в микрофлоре, этологии, кормовых ресурсах и метаболических отношениях [5]. Непосредственно нами плотность учитывалась на личиночной стадии (количество животных в 1 л).

Один из удобных обобщенных показателей влияния плотности на морфофизиологию выходящих лягушат — морфология головного мозга. Было показано, что и плотность, и скорость развития влияют даже на особенности морфологии головного мозга лягушат и в лабораторных [6], и в природных [1, 7] условиях.

Трудно разграничить действия двух указанных факторов. Конечно, первичной является плотность: при повышении плотности сокращается продолжительность личиночного развития; но к тому же результату может привести и повышенная температура, и недостаток корма, и некоторые другие факторы. Поэтому правильнее в природных водоемах рассматривать результирующее действие комплекса факторов на скорость роста и развития, как это сделала в своей классификации водоемов Е. Л. Щупак [8]. Так правильнее и с теоретических позиций: по С. С. Шварцу [9], пропорции тела и черепа животных в значительной степени определяются скоростью их роста; изменение

размеров тела, скорости роста, продолжительности периода роста влекут за собой закономерные изменения конституции. «Изменения скорости роста личинок приводят к формированию сеголеток, отличающихся морфологическим и физиологическим своеобразием (в том числе — С. П.)... морфологии мозга сеголеток, личинки которых развивались в различных условиях...» [2, с. 43].

Отсюда, естественно, возникает вопрос: каковы основные внутрипопуляционные группировки в различных экологических условиях и к каким последствиям для популяции приводит наличие лягушек специфического фенооблика по относительным размерам мозга и соотношению его основных С. С. Шварц [2, 9, с. 124] на основе анализа экспериментальных лабораторных данных пришел к однозначному выводу о прогрессивности дифференциации сеголеток. «...В зависимости от условий среды ... формируются две группы сеголеток. Первая прошла медленное развитие на стадии головастика, покидает водоем при крупных размерах тела... Вторая группа сеголеток, личиночная стадия которых прошла в условиях, стимулирующих быстрое окончание метаморфоза, покидает водоем при маленьких размерах тела и догоняет животных первой группы уже на суше. Они характеризуются длинным кишечником, значительным окостенением костей, развитым костным мозгом. ...Эти две группы сеголеток «водных» и «наземных», между которыми, естественно, существует необозримый ряд переходов, ... отличаются существенными морфофизиологическими особенностями... Значение этих данных трудно переоценить: они определяют интенсивность питания, степень «сухопутности», а, следовательно, и общую активность при прибывании на суше.

...Нетрудно представить себе, какое влияние окажет изменение среды на животных указанных групп, морфофизиологическое своеобразие которых полностью определяется фенотипическими механизмами».

Этот очень важный вывод нуждается в аргументации фактическим природным материалом и конкретизации для экологических условий изучаемой популяции.

С другой стороны, эмпирическим фактом, послужившим «толчком» к подобной постановке вопроса, явились интересные данные В. Г. Ищенко [10]. В Ильменском заповеднике в 1966 г. при оптимальном гидрологическом режиме сеголетки составляли более 40 % численности всей популяции; на следующий год только около 8 %. В 1967 г., в условиях засушливого лета, на долю сеголеток приходилось менее 6 % численности популяции; зато через два года эти лягушки, будучи уже двухлетними, составляли 39 % взрослой популяции и являлись доминирующей популяционной группой (особи рождения 1966 г., к этому времени трехлетки, составляли лишь 24 %). Автор сделал логичный вывод о том, что «незначительное поступление молодняка

в популяцию в 1967 г. компенсировалось значительным выживанием его на первом году жизни», и предположим, что «факторы, зависящие от плотности, проявляют свое действие не только на уровне популяции, а в пределах одной возрастной группы» (с. 47).

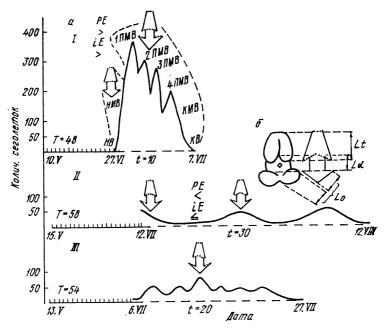
Но механизм явления был до сих пор непонятен. Анализматериалов по бельской популяции (10 водоемов) позволил прояснить этот вопрос. Наибольшие отличия по динамике выхода сеголеток в относительно маловодном 1976 г. и полноводных 1977—1978 гг., во-первых, по увеличению относительного количества сеголеток временных (к постоянным) водоемов и, вовторых, по увеличению относительного количества сеголеток в начале выхода и первый пик массового выхода (к числу всех последующих сеголеток) следующие:

	Год				
	1976	1977	1978	1979	1980
Колич. водоемов Отношение колич. сеголеток	6	6	7	20	10
временных водоемов к постоянным	2:3	1:30	1:25	2:1	2:5
вого пика массового выхода ко всем последующим сеголеткам	1:7	1:50	1:20	1:6	1:7

Таким образом, в засушливый год резко повышается вклад в популяцию сеголеток из водоемов с «ускоренными» условиями развития. Надо также отметить, что во временных водоемах и в постоянных с небольшой площадью поверхности воды (менее 30 м²), по сравнению с крупными постоянными водоемами (более 100 м²), количество первовыходящих сеголеток относительно больше, а также выше плотность развития головастиков, прогреваемость; обычно меньше кислорода в воде, хуже кормовые условия и т. д., т. е. налицо комплекс специфических факторов, ускоряющих развитие.

Мы попытались схематически изобразить самую простуюклассификацию водоемов по скорости развития и динамике выхода сеголеток (см. рисунок). Оказалось, что в зависимости от этих факторов меняется и морфология мозга.

Наиболее общий вывод заключается в том, что динамика относительных размеров мозга (а зачастую и абсолютных) в процессе выхода сеголеток из водоемов с разной скоростью роста и развития принципиально отличается. В водоемах с ускоренным развитием вначале выходят сеголетки с относительно и абсолютно большим весом мозга, в водоеме замедленного типа, наоборот, сначала сеголетки с меньшим весом мозга; в «среднепопуляционных» — общие размеры мозга существенно не отличаются (за исключением крайних точек — начало и конец выхода, где отличия наблюдаются по типу водоемов с замедленным



Связь размеров и веса мозга с продолжительностью личиночного развития и динамикой выхода сеголеток (а) и схема пропорций мозга (б).

НВ — начало выхода сеголеток; НМВ — начало массового выхода; ПМВ (1, 2, 3, 4) — пики массового выхода; КМВ — конец массового выхода; КВ — конец выхода; Р— вес тела сеголеток, РЕ-мозга, iE — относительный вес мозга; Т — продолжительность личиночного развития (от выхода первых личинок до появления первых сеголеток), дни; t — продолжительность выхода сеголеток, дни; Lt — длина переднего мозга; LG — длина промежуточного мозга; Lo — длина зрительных долей. I — шесть водоемов с ускоренным развитием; II — восемь водоемов с замедленым развитием; II — восемь водоемов с замедлением развитием развитием развитием развитием развитием развитием развитием развитие

витнем; III — 13 водоемов со среднепопуляционной скоростью развития.

развитием, из-за разницы в продолжительности личиночного развития). По соотношению отделов мозга в «ускоренных» водоемах у первых сеголеток по сравнению с последующими наблюдается относительное уменьшение размеров переднего мозга и зрительных долей на фоне неизменного промежуточного мозга, что в целом ведет к некоторому относительному укорочению общей длины мозга. Те же различия, но в гораздо большей степени, прослеживаются при сравнении одновесовых мозгов из «ускоренных» и «замедленных» водоемов (независимо от веса сеголеток). Различия в морфологии мозга по мере выхода сеголеток из «замедленных» водоемов объясняются более длительным развитием последующих сеголеток относительно первых. «Скорость роста органа определяется его собственным возрастом и степенью дифференцировки» [9, с. 106]. При общем ускорении роста тела молодые слабодифференцированные органы также ускоряют свой рост, а старые — в меньшей степени или не реагируют. При замедлении роста, наоборот, пропорции сдвигаются в сторону «старых» органов, а молодые относительно отстают. Большие размеры мозга характерны для более старых животных, поэтому при замедленном развитии мозг позднее выходящих сеголеток крупнее. Сложнее, казалось бы, объяснить по этому принципу большой вес мозга у первых сеголеток из «ускоренных» водоемов, но дело в том, что при большем весе мозга, чем у последующих и по сравнению с любыми сеголетками из «замедленных» водоемов, возрастные изменения морфологии отделов у них менее выражены: передний мозг и зрительные доли относительно промежуточного мозга менее развиты, что соответствует более молодым животным.

В целом наблюдаемые различия по размерам черепа и мозга совпадают с данными, полученными С. С. Шварцем [9, 11] на млекопитающих. У медленно растущих животных кондилобазальная длина, скуловая ширина, лицевая часть черепа больше, а высота черепа и ширина межглазничного промежутка меньше, чем у растущих быстро, которые обладают другими пропорциями: их череп не только абсолютно, но и относительно более высокий и широкий, с менее развитой лицевой частью. У крупных, но медленно растущих животных индекс черепа может быть больше, чем у более мелких, но быстро растущих; быстро растущие оказываются, как правило, наиболее крупными животными.

Противоречие с лабораторными данными [6], в которых индекс мозга сеголеток из «загущенных» условий был ниже, индекс зрительных долей, промежуточного мозга больше, чем из «нормальных», объясняется тем, что в лаборатории опыты ставились на одной кладке, а в природе мы имеем дело со смесью разных кладок, а также тем, что сравнивались экологически разные группировки сеголеток внутри выборок. У крупных «загущенных» и «троек» (P>225 мг) индекс мозга был одинаков, но за счет «мелких загущенных» сеголеток ( $P < 225 \,\mathrm{mr}$ ), у которых индекс мозга на 30 % меньше, в среднем индекс мозга всех «загущенных» оказался меньше, чем «троек». Относительно мелкими сеголетками бывают самые первые (в «плотных» водоемах и самые последние). Хотя вес у этих сеголеток может быть очень близок, это совершенно разные животные. Главное их отличие — в скорости роста, продолжительности развития, что приводит к различиям по всей морфофизиологии. Характеристика сборной группы «мелкие сеголетки» будет зависеть прежде всего от генетики кладки (или смеси кладок), которая отразится на соотношении «мелких первых» и «мелких последних» сеголеток. лаборатории «мелких последних» относительно больше (эффект группы внутри одной кладки больше, чем в смеси), а в природных условиях, по нашим наблюдениям, напротив, «первых мелких» много больше, чем «последних мелких» (<1%).

Анализ тех конкретных экологических условий, которые способствовали формированию определенного фенооблика лягушат, индивидуального по морфологии мозга в большинстве водоемов,

выходит за рамки данной статьи, как и анализ тех изменений, которые происходят с животными выделенных экологических

групп при росте на суше.

В предлагаемой работе нам хотелось наметить наиболее общие закономерности и тенденции во внутрипопуляционной изменчивости морфологии мозга лягушек и увязать полученные данные известными общетеоретическими положениями С. С. Шварца [9]. Из применения этих положений к нашему материалу следует, что, во-первых, специфика морфологии мозга как органа в целом организме будет зависеть от динамики скорости роста в процессе развития личинок под действием комплекса различных факторов, то ускоряющих, то замедляющих рост при различной дифференцировке («готовности» к росту) филогенетически разных частей мозга; во-вторых, имеющиеся различия между крайними экологическими группами вряд ли могут сгладиться в процессе роста на суше, поскольку «скорость роста в первый период жизни накладывает неизгладимый отпечаток на конституцию взрослых и старых животных» [9, с. 112]. Первовыходящие из «ускоренных» водоемов должны обладать высокой скоростью роста на суше, так как у них больше размеры клеток и очень высокая митотическая активность, по цифровым данным статьи Э. З. Гатиятуллиной и Е. Л. Щупак [3].

Отбор на увеличение размеров тела неуклонно ведет к снижению относительных размеров мозга у всех исследованных позвоночных. Амфибии среди позвоночных выделяются тем, что они испытали на себе один из критических периодов в истории эволюции позвоночных: переход от водного образа жизни к наземному, поэтому у них наблюдается противоречие, выражающееся в наличий двух систем интеграции функций организма: водной (мозжечково-мезенцефальной) и сухопутной (таламотеленцефальной) [12].

Отбор быстроразвивающихся особей ведет к изменению пропорций филогенетически и функционально разных отделов мозга лягушек, следовательно, может привести к изменению соотношения двух систем интеграции. Это должно иметь огромное значение и на уровне поведения особи, и на уровне функционирования экологической структуры популяции.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Пятых С. Л. К сравнительной характеристике морфологии мозга на примере двух микропопуляций остромордой лягушки. В сб.: Экспериментальные исследования внутрипопуляционной изменчивости. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 20—26.

ловск: УПЦ АП СССР, 1979, С. 20—20.

2. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Г. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология, М.: Наука, 1976. 151 с.

3. Гатиятуллина Э. З., Щупак Е. Л. Изменение тканевого роста у сеголеток остромордой лягушки в природе.—В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977, с. 43-44.

- Хайретдинов Ш. Х. Влияние условий личиночного развития на формирование скелета сеголеток остромордой лягушки. — Там же, 1980, с. 52—53.
- 5. Сюзюмова Л. М. К вопросу о роли популяционных механизмов и формировании групповых морфофизиологических особенностей у амфибий.—
  В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 75—87.
- 6. Шварц С. С., Пятых С. Л. Влияние условий развития личинок лягушек на формирование головного мозга.—В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 3—12.
- 7. Пятых С. Л. Экологическая оценка влияния условий личиночного развития на формирование мозга у сеголеток остромордой лягушки.— В сб.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе: Илим, 1977, с. 152—154.
- 8. Щ у пак Е. Л. О соотношении скорости роста и развития в личиночных группировках популяции остромордой лягушки.—В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 54—55.
- Свердловск, 1980, с. 54—55.

  9. Ш в а р ц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980.
- 10. Ищенко В. Г. О судьбе отдельных генераций в популяции остромордой лягушки.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1971. 47 с.
- 11. Шварц С. С. Изучение корреляции морфофизиологических особенностей грызунов со скоростью их роста, в связи с некоторыми вопросами внутривидовой изменчивости.— В сб.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962, вып. 29.
- 12. Қарамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л.: Наука, 1970. 303 с.

## ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ • 1982

#### Л. C. HEKPACOBA

## ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА НАПАДАЮЩИХ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ УРАЛА

Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) являются компонентом гнуса, докучающего людям и животным. Они могут также переносить возбудителей разных заболеваний, например энцефалита, туляремии и др. Для разработки более эффективных средств и методов борьбы с ними необходимо знание биологии и экологии этих кровососов.

В настоящей статье приводятся данные по динамике видового состава нападающих на человека кровососущих комаров в северо-таежной подзоне Урала.

Материал собран с мая по август 1975 г. на территории Оусского леспромхоза Ивдельского района Свердловской области. Взрослых комаров отлавливали энтомологическим сачком вокруг человека в течение 3 мин и пробиркой на человеке за 20 мин. Было проведено 55 трехминутных и 20 двадцатиминутных учетов. По книге А. В.Гуцевича и других [1] определена 2001 самка.

Для данного района исследований было обнаружено 20 видов кровососущих комаров [2], причем 14 из них по взрослым насекомым: Aedes communis Deg., A. punctor Kirby, A. intrudens Dyar., A. cataphylla Dyar., A. diantaeus H. D. K., A. hexodontus Dyar., A. pionips Dyar., A. pullatus Coq., A. excrucians Walk., A, flavescens Müll., A. riparius D. K., A. beklemishevi Den., A. caspius dorsalis Meig., A. cinereus Meig., A. vexans Meig., Culex pipiens L., C. territants Walk., Culiseta bergrothi Edw., C. alaskaensis Ludl., Anopheles maculipennis Meig.

Лет кровососущих комаров в северной тайге Западной Сибири начинается в мае и заканчивается с заморозками обычно в середине сентября [3, 4]. В районе Оусского леспромхоза первыми вылетели с зимовки С. alaskaensis, С. bergrothi, Ап. maculipennis. Число нападающих насекомых в это время было еще невелико (до 11 экз. за 3 мин). 27 мая появились первые взрослые комары рода Aedes, личинки которых развивались в основ-

-	Сроки лет			
Вид	Начало	Конец	Продолжительность лета, дни	
A. communis A. punctor A. excrucians A. hexodontus A. intrudens A. diantaeus A. cataphylla A. pullatus A. c. dorsalis A. beklemishevi A. cinereus C. alaskaensis C. bergrothi An. maculipennis	5. VI 27. V 11. VI 10. VI 13. VI 5. VI 10. VI 14. VI 17. VII 19. VI 9. VI 12. V 12. V	18.VIII 18.VIII 14.VIII 18.VIII 27.VI 3.VII 	Более 75 Более 84 65 Более 70 15 29 ———————————————————————————————————	

Таблица 2 Удельная численность самок кровососущих комаров северной тайги Урала (пос. Оус, 1975 г.)

	Колич. отловленных самок									
Вид	Всего (июнь— август)	Июнь	Июль	Август						
A. communis A. punctor A. excrucians A. hexodontus A. intrudens A. diantaeus A. cataphylla A. pullatus A. c. dorsalis A. beklemishevi A. cinereus C. alaskaensis C. bergrothi An. maculipennis	525 (35,0)* 487 (32,5) 176 (11,8) 109 (7,28) 16 (1,08) 19 (1,28) 2 (0,13) 2 (0,13) 2 (0,13) 2 (0,13) 2 (0,13) 43 (2,88) 111 (7,4) 2 (0,13)	305 (41,0) 159 (21,4) 76 (10,2) 15 (2,0) 16 (2,2) 18 (2,4) 2 (0,3) 1 (0,15) 1 (0,15) 43 (5,8) 105 (14,1) 2 (0,3)	202 (31,7) 281 (44,0) 84 (13,2) 57 (9,1) — (0,15) — (0,15) 2 (0,3) 1 (0,15) 2 (0,3) 1 (0,15) 2 (0,3) 6 (0,95)	18 (15,3) 47 (39,8) 16 (13,5) 37 (31,4) — — — — — — — — — — — — — — — — — — —						
Итого	1498 (100)	743 (100)	637 (100)	118 (100)						

<sup>•</sup> В скобках — количество отловленных самок, %.

ном во временных водоемах после таяния снега. По мере выплода весених видов комаров возросло как число нападающих самок (до 26 экз. во II декаде июня, до 71 экз. во II декаде июля в трехминутных учетах в лесу), так и видов этих насекомых. В августе наблюдалось снижение численности комаров. Таким образом, в год наших исследований наибольшая активность комаров отмечена с конца июня до середины июля, что было связано, по-видимому, с повышением температуры воздуха и окончанием основного выплода комаров Aedes.

В табл. 1 представлена продолжительность встречаемости самок комаров. Первыми 12 мая были отловлены Culiseta и Anopheles, котя, видимо, их вылет произошел еще раньше, так как известно, что комары появляются из укрытий уже при температуре воздуха до 4°С [5]. Из этих кровососов дольше всех, до середины июля, встречался C. bergrothi. У комаров Aedes, вышедших из перезимовавших яиц, более продолжительный лет наблюдался у массовых видов — A. communis, A. punctor, A. hexodontus. Полагаем, что их активность была более длительной, так как 18 августа мы провели последние учеты насекомых и точное окончание их лета в данный сезон не проследили.

Соотношение численности комаров отдельных видов в летние месяцы приведено в табл. 2. Оказалось, что в районе наших исследований к массовым видам относились А. communis (35% от общей численности комаров, отловленных в июне — августе) и А. punctor (32,5%). Многочисленными были А. excrucians, А. hexodontus и С. bergrothi, остальные виды малочисленны и редки. А. communis и А. punctor отмечены как массовые виды и для других районов северной тайги: Приобья и Предуралья [6—8]. По данным Н. А. Зраенко с соавторами [9] А. communis доминирует в целом по Свердловской области.

На рис. 1 представлен лет каждого из четырех наиболее активных видов кровососов. Видно, что динамика численности A. communis отличается от таковой других видов: главный пик численности у него отмечен на декаду раньше. Сравнение распределений с помощью критерия  $\chi^2$  показало, что ход численности этого вида достоверно отличается от хода численности A. punctor и A. excrucians (p < 0.001 и p < 0.001). Лет двух последних видов оказался одинаковым. Абсолютное число A. hexodontus было невелико (см. рис. 1). Однако сравнение общего числа комаров, отловленных во всех учетах за декаду, позволило доказать отличие лета A. hexodontus от трех видов (p < 0.001; p < 0.01). Это хорошо видно и на рис. 2. Следовательно, в поддержании общей высокой численности в июне-июле 1975 г. участвовали разные виды: сначала A. communis, позднее A. punctor и A. excrucians.

Анализ изменения удельной численности отдельных видов по месяцам (см. табл. 2) тоже показал, что у одних она уменьшалась в течение сезона, например у A. communis и C. bergrothi,

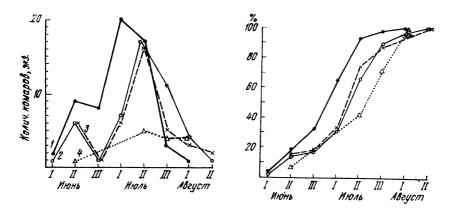


Рис. 1. Сезонный ход численности четырех видов кровососущих комаров (по максимальному числу в 3-минутных учетах сачком).
 1— А. communis, 2— А. punctor, 3— А. excrucians, 4— А. hexodontus. 1— III декады

Рис. 2. Кумулятивные кривые лета четырех видов кровососущих комаров. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

у других, наоборот, возрастала, как у A. punctor и A. hexodontus. Причина снижения численности C. bergrothi понятна: в первую половину лета отмирают пережившие зиму взрослые насекомые. A. communis — ранневесенний вид. Его личинки отрождаются из яиц на 7-10 дней раньше других видов. Биологические особенности развития объясняют более ранний пик численности и постепенное уменьшение удельной численности этого вида в течение летного сезона. A. punctor приурочен к заболоченным местам, и его массовое отрождение наступает примерно на неделю позже, чем A. communis, хотя из комаров Aedes мы отловили первыми единичные экземпляры A. punctor. Комары A. excrucians (средневесенний вид) вылетают на неделю или декаду позже первого появления Aedes. Следовательно, выявленные нами отличия в динамике численности объясняются биологическими особенностями видов: зимовкой на разных стадиях жизненного цикла, сроками отрождения личинок из яиц, скоростью развития личинок и временем выплода имаго, а также, возможно, и разным температурным оптимумом их лета. Вероятно, по этой причине A. hexodontus, относящийся к ранневесенним видам, увеличивал свою численность на стадии имаго в более поздние сроки, чем A. communis, A. punctor и A. excrucians (см. рис. 1).

Изменение удельной численности отдельных видов кровососущих комаров отмечено и в других природных зонах, например в южной тайге и лесостепи в бассейне р. Оби [6]. Таким образом, наши данные о продолжительности лета и динамике численности нападающих комаров в северной тайге Урала позволили выявить видовые различия в динамике численности, объясняемые биологическими и экологическими особенностями комаров.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1. Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые, комары сем. Culicidae. Л.: Наука, 1970, т. 3, вып. 4. 384 с.
- 2. Некрасова Л. С. О развитии кровососущих комаров в районе Оусского леспромхоза.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976, с. 61—62.
- 3. Сюткина К. А., Котельникова Г. М. О фауне кровососущих двукрылых в районе строительства дороги Ивдель — Обь (Северное Зауралье). — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 1, с. 60—66.
- Ермакова Р. М. Видовой состав, фенология комаров и биологические обоснования борьбы с ними в нефтегазоносных районах Тюменской области. В кн.: Проблемы борьбы с гнусом. М.: Наука, 1970, с. 38—47.
- 5. Вашков В. И., Волкова Т. В., Кербабаев Э. Б. и др. Влияние некоторых факторов внешней среды на численность нападающих кровососущих комаров в условиях тундры по данным 1968 г.— Труды: ВНИИ ветеринарной санитарии, 1971, вып. 40, с. 200—203.
- 6. Кухарчук Л. П. Кровососущие комары (Culicinae) В кн.: Биологические основы борьбы с гнусом в бассейне Оби. Новосибирск: Наука, 1966, с. 9—52.
- 7. Вашков В. И., Кербабаев Э. Б., Дремова В. П. Гнус в нефтегазовых районах Западной Сибири и опыт организации борьбы с ним.— В кн.: Проблемы Севера. М.: Наука, 1970, с. 172—185.
- Остроушко Т. С. Кровососущие комары бассейна Печорского Щугора (Северный Урал) В кн.: Кровососущие членистоногие европейского Севера. Петрозаводск, 1980, с. 65—80.
   Зраенко Н. А., Агафонова Г. В., Мотова Н. Н. и др. Видовой
- Зраенко Н. А., Агафонова Г. В., Мотова Н. Н. и др. Видовой состав и распределение кровососущих комаров семейства кулициде на территории Свердловской области.— В сб.: Материалы VII научно-практической конференции санитарно-эпидемиологической службы Свердловской области. Свердловск, 1974, ч. 2, с. 194—200.

#### ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ 1982

#### Ю. М. МАЛАФЕЕВ

### ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РЫСИ (Lynx lynx. L.)

Размеры и пропорции черепа млекопитающих — важные систематические признаки, широко используемые для исследований в области установления таксономического статуса и при изучении изменчивости животных. В то же время материалы по возрастным изменениям этих показателей рыси очень немногочисленны и основаны либо на визуальной оценке характера роста черепа [1], либо на сравнительно небольшом количественном материале. Так, подобные количественные данные по европейской рыси в литературе отсутствуют, а в имеющихся материалах по другим видам рыси принимается во внимание очень ограниченное число краниологических характеристик [2]. Тем не менее имеются попытки только на основании данных о размерах черепа судить о возрасте животных. Кроме того, возрастной состав выборки необходимо учитывать при сравнении разных групп животных при изучении географической изменчивости, половых различий и т. д. В этих случаях недоучет возрастных изменений черепа может привести к неверному истолкованию полученных результатов.

Настоящая работа посвящена анализу изменений размеров и пропорций черепа европейской рыси с возрастом, представленному на большом фактическом материале, собранном из одного региона, что позволило оценить эти изменения количественно.

## Материал и методика

Сбор материала проводился нами в разных физико-географических районах Среднего Урала (в основном в Свердловской области). За 14 охотничье-промысловых сезонов нами было собрано около 800 черепов рыси (с 1966 по 1981 гг.). По разным причинам (в основном из-за отсутствия точных сведений о половой принадлежности отдельных черепов, времени и места их добычи, а также из-за их плохой сохранности) для анализа воз-

растных изменений было использовано 676 черепов рыси, из которых на долю самок приходилось 387 экз.

Для анализа онтогенетических изменений черепов рыси с каждого хорошо сохранившегося экземпляра было сделано 15 общепринятых краниологических промеров, взятых в соответствии с рекомендациями С. У. Строганова [3] и Е. Н. Матюшкина [4]. Каждое измерение проводили в троекратной повторности (с точностью до одной десятой миллиметра) и при дальнейшем анализе использовали среднюю величину.

Определение возраста рысей проводили тремя методами. Вначале по наличию открытого апикального отверстия на корне правого верхнего клыка выделяли группу сеголеток (возраст до 1 года). В дальнейшем эту группу разбивали на четыре возрастных класса. Следует отметить, что к началу промыслового сезона (конец октября) диаметр апикального отверстия (взятый по большой оси эллипса) в среднем был равен у сеголеток обоих полов 82,3, а к концу его (начало марта) 52,2 мм.

К осени следующего года (начало охотничье-промыслового сезона) апикальное отверстие у европейских рысей зарастает полностью, поэтому для выделения следующей возрастной группы (возраст 1+) этот метод уже не пригоден. На зарастание апикального отверстия в возрасте между 13 и 18 мес. у канадской рыси указывает Сондерс [5], а для рыжей рыси те же сроки отмечает Кроу [6].

Животных в возрасте 1+ легко выделить по методике, предложенной В. С. Смирновым [7]. Ранее она применялась нами только для выделения сеголеток [8], однако в процессе работы оказалось, что она вполне пригодна и для выделения рысей возраста 1+; при этом затраты времени и сил намного меньше, чем при использовании гистологических методов, а результаты получаются идентичными. В соответствии с упомянутой методикой в самой широкой части правого верхнего клыка делали поперечный распил. Ширину клыка и диаметр его канала на срезе измеряли с помощью мерной лупы (×10) с ценой деления счетной линейки 0,1 мм. За показатель возраста принимали отношение ширины канала к ширине клыка. Для самцов возраста 1+ это отношение составляет  $34.7\pm0.55\%$  (n=48), для самок  $35.7\pm0.56\%$  (n=71). Таким образом, достоверных половых различий по этому показателю не наблюдалось. Определение возраста более старших животных данным методом сопряжено с трудностями, вызванными большой вариабельностью отношения размеров канала клыка к размерам самого клыка. Тем не менее применение сравнительно нетрудоемких способов наличию незаросшего апикального отверстия в клыке и по отношению ширины канала клыка к ширине клыка в соответствии с методикой В. С. Смирнова) позволило быстро выделить явных сеголеток и животных, переживших одну зиму (возраст 1+). Поскольку указанные возрастные группы составляли примерно

	ì	<u> </u>			Стали	я смены
Промер	-	I		<u> </u>	11	-
, .	n	M⊹m	С	n	<b>M</b> ± m	C
		Самцы				
Наибольшая длина	12	$120,9\pm0,95$	2,60	17		2,69
Кондилобазальная длина Скуловая ширина	12   12	$\begin{bmatrix} 109,2\pm0.73 \\ 83,2\pm0.57 \end{bmatrix}$	$2,21 \\ 2,26$	15 17	$115,5\pm0,79$ $87,4\pm0,68$	$\begin{bmatrix} 2,57 \\ 3,12 \end{bmatrix}$
Ширина между foramen infraorbitalis	12	$35,9 \pm 0,27$	2,51	16	37,8±0,42	4.28
Мастоидная ширина Заглазничная ширина .	12 12	$55,2\pm0,47$ $40,4\pm0,40$	2,84 3,29	15 !6	$57,1\pm0,40$ $39,9\pm0,53$	2,64 5,13
Длина	12	$41,9\pm0,40$	3, 17	17	$44,0\pm0,41$	3,73
верхнего ряда зубов нижней челюсти	12	$83,2\pm0,51$	2,03	15	$88,3\pm0,88$	3,75
Высота черепа Индекс:	10	$54,3\pm0,43$	2,38	15	$55,6\pm0,41$	2,74
Основная длина/наи- большая длина черепа	12	$0,793 \pm 0,0038$	1,58	14	$0,800 \pm 0,0031$	1,42
Скуловая ширина/наи- большая длина	12	$0,685 \pm 0,0029$	1,42	17	$0,685 \pm 0,0031$	1,81
Длина твердого нёба/			•			
осповная длина Ширина в клыках/ли-	12	$0,473 \pm 0,0022$	1,52	13	$0,472 \pm 0,0023$	1,67
цевая ширина (на уров- не Р4)	11	0,495±0,0048	3,08	16	$0,570 \pm 0,0051$	3,63
Межглазничная шири- на/основная длина	12	$0,247 \pm 0,0033$	4,48	14	$0,250 \pm 0,0022$	3,15
	•	Самки		ı		ı
Наибольщая длина	111	$115.5 \pm 1.64$	4,48	25	122,9±0,88	3,50
Кондилобазальная длина	10	$105, 1 \pm 1, 10$	3,14	21	$111,9\pm0,72$	2,86
Скуловая ширина Ширина между <i>foramen</i>	11	$79,8 \pm 0,91$	3,64	27	$84,5\pm0,57$	3,44
infraorbitalis	13 10	$34,5\pm0,36$ $53,7\pm0,72$	3,66 4,01	23 26	$36,2\pm0,31$ $56,0\pm0,29$	4,03 2,60
Мастоидная ширина	14	$40,4\pm0,37$	3,29	27	$41,0\pm0,32$	3,94
Длина верхнего ряда зубов .	12	$38,8 \pm 0,74$	6,35	27	$43,2\pm 0,29$	3,41
нижней челюсти Высота черепа	13 10	$79,28\pm1,08 \\ 52,6+0,57$	4,72 3,28	26 20	$85,5\pm0,68$ $55,3\pm0,30$	4,00 2,33
Индекс:	10	32,070,07	0,20	20	33,3±0,30	2,00
Основная длина/наи- большая длина черена	11	$0,793 \pm 0,0026$	1,04	23	$0,796 \pm 0,0014$	0,80
Скуловая ширина/ наибольшая длина	11	$0,683 \pm 0,0041$	1,91	25	0,686 ± 0,0022	1,57
Длина твердого неба/ основная длина	10	$0,468 \pm 0,0020$	1,26	22	0,470±0,0013	1,30
Ширина в клыках/ли- цевая ширина( на уров-						
P4)	9	$0,539 \pm 0,0069$	3,64	24	$0,561 \pm 0,0049$	4,21
на/основная длина	11	$0,249 \pm 0,0034$	4,27	24	$0,253 \pm 0,0017$	3,27

Таблица 1 характеризующие общие размеры (мм) и основные пропорции черепа

моло	очных зубов							
	111	`		IV			общая для сеголет	oĸ
n	M±m	c	n	M±m	С	n	M±m	c
				Самцы				
18 17 18	$130,7\pm1,02$ $117,5\pm0,95$ $90,6\pm0,55$	3,23 3,23 2,51	17 14 17	$133,4\pm0,96$ $121,3\pm1,11$ $91,9\pm0,64$	2,88 3,29 2,77	64 58 64	128,8±0,46 116,2±0,44 88,7±0,30	2,82 2,85 2,66
18 18 18	$38,7\pm0,29$ $58,8\pm0,36$ $40,6\pm0,46$	3,07 2,54 4,63	16 17 17	$38,8\pm0,41$ $59,6\pm0,45$ $40,5\pm0,46$	4,11 3,02 4,51	62 62 63	$38,0\pm0,22$ $57,9\pm0,20$ $40,4\pm0,23$	4,53 2,68 4,45
18 18 18	$44,9\pm0,38$ $91,7\pm0,69$ $56,2\pm0,40$	3,53 3,13 2,92	12 15 16	$45,8\pm0,30$ $94,0\pm0,81$ $56,4\pm0,45$	2,58 3,24 2,63	64 60 55	$44,4\pm0,25$ $89,7\pm0,36$ $55,7\pm0,22$	4,47 3,08 2,95
17	0,798±0,0021	1,04	16	0,808±0,0043	2,05	59	0,800±0,0016	1,53
18	$0,692 \pm 0,0033$	1,95	17	$0,689 \pm 0,0030$	1,73	64	$0,688 \pm 0,0015$	1,73
16	$0,470 \pm 0,0019$	1,57	15	$0,469 \pm 0,0033$	2,66	56	$0,471 \pm 0,0012$	1,88
17	$0,588 \pm 0,0044$	2,96	15	$0,605 \pm 0,0040$	2,46	59	$0,570 \pm 0,0022$	2,94
17	$0,255\pm0,0015$	2,39	16	$0,253 \pm 0,0025$	2,86	59	$\textbf{0,252} \pm \textbf{0,0011}$	3,35
•	•			Самки	•	•		
39 38 40	$126,6\pm 0,69 \\ 114,7\pm 0,67 \\ 86,5\pm 0,38$	3,38 3,54 2,77	33 31 34	$130,6\pm0,70$ $118,3\pm0,63$ $89,7\pm0,46$	3,02 2,91 2,94	108 100 112	$125,9\pm0,41$ $114,3\pm0,36$ $86,3\pm0,25$	3,35 3,14 3,02
39 40 42	$\begin{array}{c} 37,4\pm0,20 \\ 56,5\pm0,24 \\ 40,4\pm0,30 \end{array}$	3,26 2,70 4,82	34 32 33	$38,2\pm0,28 \\ 57,8\pm0,47 \\ 40,4\pm0,27$	4,23 4,52 3,73	109 108 116	$37,1\pm0,17$ $56,5\pm0,19$ $40,5\pm0,16$	4,90 3,40 4,16
43 41	$\begin{array}{c} 43,9\pm0,22\\ 88,8\pm0,53\\ 55,2\pm0,23 \end{array}$	3,21 3,75 2,47	34 31 31	$\begin{array}{c} 44,8\pm0,23 \\ 92,3\pm0,51 \\ 55,6\pm0,26 \end{array}$	2,93 3,07 2,61	116 111 97		5,25 3,68 2,97
39	$0.800 \pm 0.0014$	1,07	32	$0,800\pm0,0017$	1,15	105	$0,798 \pm 0,0008$	1,04
38	$0,684 \pm 0,0023$	2,06	33	$0,686 \pm 0,0019$	1,57	107	$0,685 \pm 0,0012$	1,76
38	$0.470 \pm 0.0018$	2,26	33	$0,471\pm0,0014$	1,69	103	$0,470\pm0,0008$	1,83
34	$0,582 \pm 0,0039$	3,82	34	$0,597 \pm 0,0029$	2,79	101	$0.578 \pm 0.0020$	3,52
40	$0,250\pm0,0016$	3,97	32	$0,255\pm0,0021$	4,65	107	$0,252\pm0,0010$	4,01

## Результаты измерения черепов взрослых уральских рысей,

	ŀ				I	Возраст,	
Промер		1+			2+		Ī
	n	M±m	c	n	M±m	C	
		Самцы					
Наибольшая длина Кондилобазальная длина Скуловая ширина	67 67 67 67 66 67 67 64 67 67 67	$\begin{array}{c} 154,0\pm0,39\\ 138,6\pm0,34\\ 103,9\pm0,29\\ 44,2\pm0,17\\ 67,5\pm0,20\\ 38,9\pm0,22\\ 50,0\pm0,16\\ 105,3\pm0,29\\ 60,5\pm0,23\\ \\ 0,809\pm0,0013\\ 0,675\pm0,0016\\ 0,462\pm0,0016\\ 0,626\pm0,0016\\ \end{array}$	2,C6 1,99 2,23 3,12 2,86 4,64 2,59 2,27 3,04 1,40 1,91 2,36	43   43   43   42   43   44   44   40   42   43   43   43   43	$\begin{array}{c} 156,8\pm0,55\\ 141,7\pm0,49\\ 106,8\pm0,36\\ \\ 44,8\pm0,23\\ 66,1\pm0,20\\ 38,4\pm0,30\\ \\ 50,5\pm0,20\\ 107,1\pm0,38\\ 61,6\pm0,29\\ \\ 0,813\pm0,0018\\ 0,681\pm0,0024\\ 0,463\pm0,0015\\ \\ 0,635\pm0,0024\\ \end{array}$	2,28 2,23 2,20 3,34 1,91 4,97 2,62 2,34 2,97 1,42 2,26 2,05	
Межглазничная ши- рина/основная длина.	67	$0,264 \pm 0,0010$	3,34	42	$0,268 \pm 0,0017$	4,06	

								Возраст,
Промер		6+			7+	8+		
	n	M±m	c	n	$M \pm m$	c	n	. M±n
Наибольшая длина Кондилобазальная		, – ,	2,67			3,75		
длина Скуловая ширина	14 14		1,82 2,69		$144,8\pm 1,26$ $109,5\pm 1,27$	$\begin{bmatrix} 2,76 \\ 3,67 \end{bmatrix}$		
Ширина между fo- ramen infraorbi-					- / /			
talis	13	$45,3\pm 0,36$	2,79	11	$45,5\pm 0,62$	4,29	8	$45,5\pm0,54$
	14	$65,1\pm0,56$	3,08	11	$66,2\pm 0,88$	4,21	8	$66,6\pm0,99$
	13	$39,3 \pm 0,44$	3,89	11	$39,4 \pm 0,59$	4,70	8	$38,7 \pm 0,36$
верхнего ряда	14 14		2,79 4,03			3,97 3,96		
	13	$61,8\pm0,33$	1,90			3,39		$62,2\pm 0,72$

Таблица 2: характеризующие общие размеры (мм) и основные пропорции черепа

лет								
	3+			4+			5+	
n	M±m	c	n	M± m	Ċ	n	M∷m	С
C a	мцы							.,
26 26 26	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	2,22 1,84 2,28	24 24 24	157,3±0,99 142,2±0,82 107,7±0,59	3,01 2,76 2,62	17 17 17	$158.8 \pm 1.05  144.2 \pm 0.62  108.1 \pm 0.97$	2,64 1,73 3,58
27 27 27	$\begin{array}{c} 44.5 \pm 0.27 \\ 66.0 \pm 0.35 \\ 38.8 \pm 0.40 \end{array}$	3,08 2,68 5,28	24 24 24	$45,0\pm0,26$ $65,5\pm0,43$ $38,6\pm0,37$	2,81 3,18 4,56	17 17 17	$45,2\pm0,42$ $65,9\pm0,44$ $38,4\pm0,48$	3,78 2,67 5,01
27 27 26	$50,7\pm0,25106,7\pm0,5961,8\pm0,21$	2,56 2,81 1,70	24 24 24	$50,7\pm0,31\\106,5\pm0,70\\61,2\pm0,33$	2,91 3,16 2,62	16 15 16	$51,3\pm0,39$ $108,4\pm0,82$ $61,6\pm0,30$	2,95 2,82 1,85
26	0,815±0,0021	1,27	24	$0.814 \pm 0.0022$	1,28	15	$0,820\pm0,0028$	1,30
26	$0,686\pm0,0028$	2,02	24	$0,685 \pm 0,0024$	1,71	17	$0,680 \pm 0,0038$	2,24
26	$0,459\pm0,0017$	1.87	23	$0,464 \pm 0,0026$	2,61	15	$0,461 \pm 0,0022$	1,82
27	$0,635 \pm 0,0029$	2,30	24	$0,640\pm0,0021$	1,61	17	$0,646 \pm 0,0038$	2,34
26	$0,265 \pm 0,0021$	3,93	24	0,269 ± 0,0022	3,88	15	$0,266 \pm 0,0029$	4,13

## Продолжение табл. 2

лет										
• 8+	<u> </u>	9-}-			10+		11-15+			
C	n	M±n	c	n	M±n	c	n	M±m	c	
3,23	4	160,8±1,72	1,85	4	157,7±3,08	3,38	6	$160,4\pm 2,19$	3,05	
2,96 2,40		145,7±2,54 110,8±0,30	3,03 0,47	4 4	144,5±2,41 111,9±1,20	2,89 1,85		145,9±2,20 111,7±1,51	3,37 3,02	
3, 16	4	$45,1\pm0,43$	1,63	4	45,6±0,51	1,93	6	45,6±0,79	3,92	
3,93	4	$67,4\pm 0,99$	2,54	4	$66,3\pm 1,12$	2,93	6	$63,9\pm1,66$	5,82	
2,50	4	$38,6 \pm 0,94$	4,24	4	$37,7\pm0,35$	1,65	6	37,7±0,74	4,39	
3, 19 3, 49 2, 85	4	$52,0\pm0,65$ $107,4\pm0,98$ $61,4\pm0,54$	2,18 1,58 1,53	4	51,3±1,02 107,6±1,10 61,08±1,31	3,44 1,78 3,71		51,45±0,67 109,2±0,97 61,0±0,61	2,91 1,99 2,26	

	1							Возраст,	
Промер		6+ .			7+		8+		
	n	· M±n	C	п	M±m	С	п	M±m	
Индекс:									
Основная дли-	1				į į		l		
на/наибольшая							1		
длина черепа .	14	$[0,818\pm0,0030]$	1,33	11	$0.818 \pm 0.0036$	1,39	8	$0,818\pm0,0027$	
Скуловая шири-	1			ŀ			ļ		
на/наибольшая	1			ŀ			l		
длина	14	$[0,697\pm0,0052]$	2,70	11	$[0,689\pm0,0048]$	2,22	8	$[0,689 \pm 0,0076]$	
Длина твердого	ı				l i		ŀ		
неба/основная	١			١					
длина	14	$[0,457\pm0,0025]$	1,96	10	$0,459 \pm 0,0026$	1,71	8	$[0.452 \pm 0.0050]$	
Ширина в клы-							١.		
ках/лицевая ши-	Ì								
рина (на уровне	1,4	0 646 1 0 0051	0 05	١,,	0 646 1 0 0044	0 17	ا	0 654 1 0 0047	
<i>P4</i> )	14	0,040±0,0001	2,00	11	$[0,646\pm0,0044]$	2,11	°	$[0,654\pm0,0047]$	
рина/основная		1			i '		l		
рина/основная длина	14	0 270+0 0022	2 88	11	$0,276 \pm 0,0039$	4 43	R	0 277 + 0 0036	
Amuna	1,4	10,213 10,0022	۵,00	1.1	10,21010,0003	T, TO	0	0,211 10,0000	

		Возраст,								
Промер	1+				2+					
	n	M±n	C	n	M±m	c				

## Самки

1	1	1	1	1	,	. 1
Наибольшая длина	88	144,7+0,32	2.04	45	$146,7\pm0,56$	2,55
Кондилобазальная длина	88	$131,0\pm0,27$	1,93	44	$132,7\pm0,57$	2,81
Скуловая ширина	88	$98,6\pm0,26$	2,46	45	$99.7 \pm 0.48$	3,22
Ширина между foramen					,,	
infraorbitalis	87	$41.8 \pm 0.14$	3,12	44	42,2+0,21	3,28
Мастоидная ширина	88	$61,6\pm0,17$	2,59	45	$61,7\pm0,29$	3,07
Заглазничная ширина .	87	$39,7\pm0,19$	4,34	45	$38,9\pm0,30$	5,18
Длина					. —	
верхнего ряда зубов .	88	$47,6\pm0,13$	2,55	45	$47,5\pm0,22$	3,01
нижней челюсти	88	$99,9\pm0,29$	2,68	45	$100,9\pm0,44$	2,87
Высота черепа	79	$58,0\pm0,16$	2,50	39	$58,0\pm0,29$	3,04
Индекс:					,	
Основная длина/наи-						'
большая длина черепа	88	$0,810\pm0,0012$	1,38	45	$0.812 \pm 0.0014$	1,12
Скуловая ширина/наи-						
большая длина	88	$0,682 \pm 0,0014$	1,98	45	$0,679\pm0,0020$	1,91
Длина твердого неба/				Ι.		0.40
/основная длина	88	$0,464 \pm 0,0001$	2,02	44	$0,462 \pm 0,0015$	2,13
	1					
		0.015.0.0010		١.,	0.000 + 0.0010	1 00
, ,	86	$0.617 \pm 0.0016$	2,34	43	$0,622 \pm 0,0018$	1,83
	١.,	0.000 . 0.0011		١	0.000 / 0.0010	2 00
на/основная длина	88	$0,260\pm0,0011$	3,90	44	$0,262\pm0,0013$	3,20
			ĺ	1		}
			1	١	1	ĺ
/основная длина Ширина в клыках/ли- цевая ширина (на	88 86 88	$0,464 \pm 0,0001$ $0,617 \pm 0,0016$ $0,260 \pm 0,0011$	2,02 2,34 3,90	43	$0,462\pm0,0015$ $0,622\pm0,0018$ $0,262\pm0,0013$	2, 13 1,83 3,26

лет													
8+		9-	+			10+				11-15+			
c	n	<u>M±</u> m			1	ı M±n		c		_M m	c		
0,8	6 4	0,821±	0,0058	1,2	23 4	$0,839 \pm 0,011$	1 2	2,29	6	$0.813 \pm 0.0079$	2,16		
2,9	1 4	0,689;	0,0073	1,8	4	$0,710\pm0,007$	2	1,76	6	$0,696 \pm 0,0050$	1,63		
2,9	3 4	0,460±	0,0050	1,9	00 4	$(0,451\pm0,005)$	3 2	2,05	6	$0,467 \pm 0,0066$	3, 15		
1,8	9 4	0,643±	0,0045	1,2	22 4	$0,649 \pm 0,001$	8 0	) <b>,4</b> 8	6	$0,653\pm0,0099$	3,40		
3,4	2 4	0,274±	0,0030	1,8	6 4	4 0,274 ± 0,005	59 S	3,76	6	$0,279 \pm 0,0033$	2,66		
лет		3+				4+		<u> </u>		5+			
n	I	M m	1 (	_ -	$\frac{1}{n}$	$M\pm m$	,	-	n	<u>M</u> ±m			
<u> </u>	<u>!</u>					Самки			<u> </u>	***-**			
30 30 30	134	$,8\pm0,72 \\ ,0\pm0,65 \\ ,5\pm0,57$	2,	61	27 27 27	$147,5\pm0,57$ $133,9\pm0,50$ $101,4\pm0,51$	1,	99 92 56	21 21 21	$147,4\pm0,46 \\ 133,5\pm0,46 \\ 101,6\pm0,57$	1,39 1,56 2,49		
30 30 30	62	$,6\pm0,24 \\ ,1\pm0,28 \\ ,0\pm0,34$	2,	46	26 27 27	$43,1\pm0,20$ $61,9\pm0,24$ $39,5\pm0,44$		37 97 73	22 21 22	$42,5\pm0,28 \\ 62,0\pm0,27 \\ 38,7\pm0,32$	2,97 1,97 3,78		
30 30 29	101	$,1\pm0,26 ,4\pm0,64 ,2\pm0,27$		37	28 27 25	$47,8\pm0,26$ $101,6\pm0,47$ $58,2\pm0,26$	2,	85 35 17	22 21 21	$47,8\pm0,26$ $100,9\pm0,51$ $57,9\pm0,28$	2,53 2,27 2,19		
30	0,8	13±0,00	18 1,	19	27	0,817±0,0017	1,	08	21	$0.815 \pm 0.0029$	1,56		
30	0,6	$87 \pm 0,002$	26 2,	01 :	27	$0,687 \pm 0,0024$	1,	75	21	$0,690\pm0,0037$	2,39		
28	0,40	64 <u>+</u> 0,001	17 1,	92	27	$0,462 \pm 0,0019$	2,	15	21	$0,464 \pm 0,0019$	1,86		
27	0,6	26±0,003	31 2,	57	25	$0,631 \pm 0,0027$	2,	09	21	$0,627 \pm 0,0029$	2,05		
30	0,26	66±0,001	18 3,	58	27	$0,269 \pm 0,0017$	3,	20	21	$0,267 \pm 0,0021$	3,43		
								}					

								Возраст,
Промер		6+		<u> </u>	7+	8⊣-		
	n	M±m	C	n	M+m	С	n	M±m
Наибольшая длина	15	$[148,7\pm1,14]$	2,86	12	$147,6\pm1,07$	2,40	8	$149.7 \pm 1.59$
Кондилобазальная	l			1				
		$135,6\pm0,83$						$136.0 \pm 1.30$
	15	$102,0\pm0,45$	1,66	12	$102,1\pm0,46$	1,48	8	$103,4\pm1,24$
Ширина между	İ ,			l				
fo <b>rame</b> n injraor- bitalis	15	$42,7\pm0,44$	2 04	1.0	$42,6\pm0,24$	1 04	1	40 6 1 00
Мастоидная ши-	13	42,1±0,44	3,04	12	42,0±0,24	1,84	٥	$42,6\pm1,08$
	15	$62,7\pm0,46$	2 77	19	$62,3\pm0,40$	2,13	Q	$63,0\pm0,65$
Заглазничная ши-	١,,	02,7 10, 10	,	1.2	02,010	2, 10	6	00,010,00
рина	15	$39,2\pm0,66$	6,26	12	$39,2\pm0,41$	3,45	8	$38,6\pm0,37$
Длина	1					,		
верхнего ряда			l	l				
<b>зуб</b> ов		$48,5\pm0,33$			$48,2\pm0,56$	3,87		
нижней челюсти								$101,4\pm1,15$
Высота черепа	14	$58.5 \pm 0.26$	1,60	12	$57,8\pm0,33$	1,81	8	$58,4\pm0,71$
Индекс:	l		l					
Основная дли-	l		ļ	Ì				
на/наибольшая длина черена .	15	0 853 7 0 0058	1 26	١,,	$0.817 \pm 0.0048$	1 97	۰	0.817±0.0013
Скуловая шири-	13	0,020 10,0020	1,20	1,,	0,617 10,0040	1,07	٥	0,017 10,0013
на/наибольшая	ļ	j		1				
длина	115	$0.685 \pm 0.0031$	1.71	lii	$0,690 \pm 0,0049$	2.27	8	$0.691 \pm 0.0060$
Длина твердого			1			,	ľ	
неба/основная		,	1	1			ł	
длина	15	$0,459 \pm 0,0033$	2,72	12	$0,457 \pm 0,0042$	3,02	8	$[0,464 \pm 0,0071]$
Ширина в клы-		l	1	1				
ках/лицевая сто-	1		1	1				'
рона (на уровне	1	0 010 . 0 000	مار مر	١.,	0 640 ( 0 0000	0 0	١,	0 622 + 0 0076
P4)	115	0,618±0,003	12,35	112	$[0,642\pm0,0039]$	2,0	١٥	$0,633 \pm 0,0072$
Межглазпичная ширина/основ-								1
ная длина	115	0 266+0 003	4 34	lis	$0,274 \pm 0,0031$	3 80	18	$0.275 \pm 0.0044$
лил диппа	1,0	0,200 10,000	1.,0,	111	,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,	0,00	١	0,2.0.0,001
			1			l		}

50 % от числа всех исследованных животных, то это сильно сократило объем гистологических работ.

Абсолютный возраст оставшихся животных определяли по методике Г. А. Клевезаль и Е. С. Клейненберга [9] с некоторыми упрощениями, предложенными Л. М. Шиляевой и другими [10]. Эта методика основана на подсчете годичных колец в цементном слое зубов, и ее точность полностью оправдывает произведенные на гистологическую обработку затраты сил и времени. Следует заметить, что для европейской рыси определение возраста животных этим методом нами проводится впервые. На надежность определения возраста рыжей рыси по годичным кольцам в цементе зубов указывает Кроу [6].

лет											
8+		9+		10+				11-15+			
c	п	$M\pm m$	C	n	M±m	C	n	М±т	c		
2,80	8	148,7±0,96	1,71	4	$150,6\pm 2,71$	3,12	11	$149,9\pm0,94$	1,98		
2,54 3,17		135,2±0,80 102,8±0,68	1,57 1,74		137,3±2,59 105,6±2,28	3,27 3,76		$136,3\pm0,69 \\ 103,5\pm0,77$	1,59 2,35		
6,73	8	42,6±0,28	1,74	4	43,5±1,18	4,71	11	42,5±0,36	2,67		
2,72	8	$61,6\pm0,98$	4,22	4	$63,4\pm 0,96$	2,62	11	$63,4\pm0,39$	1,94		
2,54	8	$39,3 \pm 0,55$	3,69	4	$40,5\pm 0,64$	2,72	11	$39,5 \pm 0,59$	4,70		
3,15 3,07 3,22	8	$\begin{array}{c} 48,8\pm0,33 \\ 102,0\pm1,20 \\ 58,2\pm0,32 \end{array}$	1,81 3,10 1,36	4	$47,0\pm0,66$ $101,3\pm0,87$ $58,6\pm0,92$	2,37 1,48 2,73	11	$\begin{array}{c} 49,3\pm0.32 \\ 102,5\pm0.84 \\ 58,8\pm0.43 \end{array}$	2,07 2,59 2,21		
0,41	7	0,820±0,0049	1,46	4	$0,822 \pm 0,0033$	0,70	11	$0.817 \pm 0.0025$	0,98		
2,30	8	$0,691 \pm 0,0039$	1,49	4	$0,701 \pm 0,0050$	1,23	11	$0,691 \pm 0,0060$	2,76		
1,75	7	$0,467 \pm 0,0077$	4,10	4	$0,460\pm0,0023$	0,88	11	$0,464\pm0,0026$	1,78		
3,02	8	$0,636 \pm 0,0050$	2,06	4	$0,633 \pm 0,0022$	0,61	11	$0,640\pm0,0044$	2,17		
4,22	7	0,278±0,0058	5,14	4	0,277±0,0036	2,26	11	0,276±0,0030	3,44		

Как уже отмечалось, для оценки роста и изменения пропорций черепов рысей в возрасте до года нами были выделены
четыре возрастные класса в пределах группы сеголеток. В качестве критерия возраста в данном случае была взята последовательность смены молочных зубов постоянными. Поскольку
данных по смене зубов у европейской рыси в литературе нет,
мы опирались на схему, приведенную в работе Кроу [11] для
рыжей рыси. На основании наблюдений за группой животных
этого вида в неволе им было показано, что определенные стадии
смены зубов у сеголеток соответствуют определенному календарному возрасту. Выделенные нами стадии смены молочных
зубов постоянными для европейской рыси следующие:

I стадия. На верхней и нижней челюстях полностью сменились резцы и коренные зубы. Происходит смена клыков, пред-

коренные остаются молочными.

II стадия. На верхней челюсти сменились резцы, клыки и коренные зубы. Идет смена предкоренных зубов. На нижней челюсти произошла смена резцов, клыков и коренных зубов, а предкоренные остаются еще молочными.

III стадия. На верхней челюсти все зубы сменились на по-

стоянные, а на нижней идет смена предкоренных зубов.

IV стадия. На обеих челюстях произошла полная смена молочных зубов постоянными.

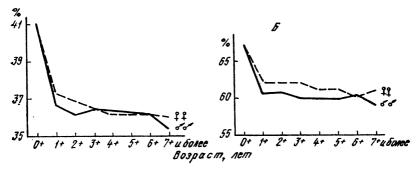
Несмотря на известную долю субъективности при выделении этих стадий и на возможность варьирования сроков наступления той или иной стадии, использование их для выделения возрастных классов сеголеток помогло проследить изменения размеров и пропорций черепа в период интенсивного роста животных (табл. 1).

## Результаты и их обсуждение

Анализ результатов измерения черепных характеристик рысей показал, что по всем изученным признакам в пределах одного возрастного класса наблюдаются достоверные различия между полами. Исключение составляет лишь заглазничная ширина, которая у самцов и самок практически одинакова (см. табл. 1 и 2). На большую величину черепов самцов европейской рыси по сравнению с самками указывал С. И. Огнев [1], и его вывод подтверждается нашими количественными данными.

Сравнение краниологических показателей сеголеток, принадлежащих к разным возрастным классам, выделенным на основании последовательности смены молочных зубов постоянными, показало, что от первой группы к четвертой происходит закономерное и быстрое увеличение размеров черепа (см. табл. 1). Это может служить косвенным подтвеждением того, что выделенные нами группы сеголеток соответствуют возрастным группам. Данные табл. 1 и 2 в общем показывают достаточно наглядно, что наиболее интенсивный рост черепа рысей наблюдается в начальный период жизни животных (до полутора лет). Кроме того, только в течение зимы первого года жизни большинство размерных характеристик увеличивается настолько, насколько они увеличиваются за весь следующий год. Таким образом, скорость роста черепа с возрастом уменьшается, однако полного его прекращения не происходит даже у самых старых животных.

Среди исследованных нами черепных признаков выделяется заглазничная ширина. Как уже указывалось, она практически одинакова у самцов и самок и, кроме того, не увеличивается с возрастом; имеется даже тенденция к ее уменьшению, особен-



Возрастные изменения отношений высоты черепа (A) и длины мозгового отдела ( $\mathcal{B}$ ) к кондилобазальной длине черепа у рыси на Среднем Урале.

но заметная у самцов. При этом к концу жизни заглазничная ширина черепов самцов в среднем становится даже меньше, чем у самок (для возраста 10+t=3,84).

Половые различия в индексах, характеризующих основные пропорции черепа, выражены слабо. Это означает, что, несмотря на различия в абсолютных размерах, пропорции черепа самцов и самок (по крайней мере, исследованные нами) сходны.

Отношение скуловой ширины к наибольшей длине черепа имеет тенденцию к увеличению по мере старения животных, а индексы длины твердого неба к основной длине — к уменьшению. Отношения межглазничной ширины к основной длине и ширины в клыках к лицевой ширине с возрастом увеличиваются. Скорость изменения последнего индекса с возрастом явно уменьшается, и его возрастные изменения аналогичны таковым большинства абсолютных размерных характеристик черепа (кроме заглазничной ширины).

Как было показано нами ранее [12], отношение высоты черепа к кондилобазальной длине с возрастом уменьшалось, причем скорость этого уменьшения снижалась по мере увеличения возраста исследованных особей (см. рисунок, A). Точно таким же было отношение длины мозгового отдела черепа к кондилобазальной длине (см. рисунок, Б). Таким образом, в процессе онтогенеза у рыси наблюдается тенденция к относительному «уплощению» и «расширению» черепа. Кроме того, ширина в клыках растет быстрее, чем лицевая ширина, а размеры мозгового отдела черепа медленнее, чем его длина. Это указывает на относительно большую скорость роста черепных признаков, характеризующих аппарат, предназначенный для захвата и удержания пищи. Сходные тенденции возрастных изменений черепов европейской рыси отмечал С. И. Огнев [1], однако наши данные позволяют судить еще и о скорости этих изменений, а также дают общую картину роста черепа рыси в течение жизни.

Большой объем полученной нами выборки позволил установить максимальную продолжительность жизни рыси в природе (поскольку животных старших возрастов меньше, чем болеемолодых, то при небольшом объеме выборки вероятность того, что самые старые животные попадут в пробу, весьма мала). Среди черепов, имевшихся в нашем распоряжении, два принадлежали самкам в возрасте 15+ лет. Одна из них была отловлена капканом 28 февраля 1970 г. в охотничьем хозяйстве «Динамо» Первоуральского района Свердловской области, а другая 20 января 1973 г. в Харловском охотничьем хозяйстве Ирбитского района Свердловской области. Среди самцов три имели возраст 12+ лет. Первый был добыт 20 января 1967 г. в Дико-Уткинском охотничьем хозяйстве Шалинского района; второй 22 февраля 1973 г. в хозяйстве «Динамо» Первоуральского района, а третий 25 февраля 1980 г. в Знаменском хозяйстве Ирбитского района Свердловской области. Таким образом, по нашим данным, видно, что в природе, скорее всего, самки рыси живут дольше, чем самцы. По данным П. И. Данилова с соавторами [13], в Ленинградском зоопарке отдельные рыси доживали до 19-20 лет, а И. Г. Пидопличко (цит. по [14]) указывал, что продолжительность жизни рыси может составлять до 25 лет. Видно, что установленная нами продолжительность жизни рысей в природной популяции в условиях Среднего Урала несильно отличается от наблюдавшейся в условиях содержания этого вида в неволе, хотя и несколько меньше.

#### Заключение

В результате наших исследований получена картина возрастных изменений размеров и некоторых пропорций черепа европейской рыси. По большинству абсолютных краниологических показателей черепа самцов имеют большие размеры, чем черепа самок того же возраста. Наиболее интенсивный рост черепа рыси наблюдается в начале жизни и продолжается до возраста, примерно соответствующего возрасту полового созревания. В дальнейшем скорость увеличения размеров черепа сильно снижается, однако полного прекращения роста не наблюдается и у самых старших животных.

По мере роста черепа происходят изменения его пропорций: признаки, связанные с размерами аппарата, предназначенного для удержания и захвата добычи развиваются быстрее, чем общие размеры черепа. Кроме того, с возрастом черепа рысей становятся относительно более «широкими» и «плоскими». Так же, как и большинство абсолютных размеров черепа, индексы, характеризующие его пропорции, изменяются тем медленнее, чем больше возраст животных. Такое снижение скорости изменения признаков с возрастом не зависит от направления этих изменений (увеличение или уменьшение).

Наиболее интенсивный рост черепа рыси происходит в первый год жизни; установить это удалось с помощью выделения возрастных классов в группе сеголеток (возраст 0+). Выбор в качестве критерия возраста сеголеток стадии смены молочных зубов постоянными позволяет оценить действительный возрастной состав добытых молодых рысей.

Наши данные позволяют оценить продолжительность жизни рыси в природе. На Среднем Урале самки европейской рыси живут минимум 15 лет, а самцы 12. Таким образом, максимальная продолжительность жизни самок больше, чем самцов.

Возрастная изменчивость краниологических признаков рыси значительна, поэтому при сопоставлении разных выборок черепов этого вида (например, при изучении географической изменчивости или полового диморфизма и т. п.) следует обязательно учитывать возрастной состав сравниваемых проб.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, т. 3. Хищные и ластоногие. М.: Биомедгиз, 1935, с. 196-235.
- Fitts S. H. Age, food habits and reproduction of the bobcat (Lynx rufus) in Arkansas: M. Sc. thesis, Univ. Arkansas, 1973. 80 р.
   Строганов С.У. Звери Сибири. Хищные. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- 414 c.
- 4. Матюшкин Е. Н. Рыси голарктики. Т. 18. Млекопитающие (исследования по фауне Советского Союза). — Сборник трудов Зоологического
- ния по фауне Советского Союза).— Соорник трудов Зоологического музея МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1979, с. 76—162.

  5. Saunders J. K., Jr. The biology of the Newfoundland lynx: Ph. D. thesis, Ithaca. Cornell Univ., 1961. 109 p.

  6. Crowe D. M. The presence of annuli in bobcat tooth cementum layer.—

  J. Wildl. Mgmt., 1972, vol. 36, N 4, p. 1330—1332.
- 7. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников.-Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14, с. 97—112.
- 8. Малафеев Ю. М. Возрастная и половая изменчивость некоторых морфологических признаков рыси на Среднем Урале.— В сб.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, c. 106-111.
- Клевезаль Г. А., Клейненберг Е. С. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1972. 142 с.
- 10. Шиляева Л. М., Морозова О. И., Леушина Н. С. Сравнительная оценка методов и техника определения возраста песца. — В сб.: Охота, пушнина и дичь. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1975, вып.
- 49-50, c. 110-117.

  11. Crowe D. M. Aspects of aging, growth and reproduction of bobcats from Wyoming.— J. Mammal., 1975, vol. 56, N 1, p. 177-198.
- 12. Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В. Возрастные изменения краниологических признаков у рыси на Среднем Урале. — В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН
- СССР. Свердловск, 1979, с. 49—50.

  13. Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери северо-запада СССР. Л.: Наука, 1979, с. 25—55.

  14. Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1972, т. 2, ч. 2, с. 385—457.

## СОДЕРЖАНИЕ

Φ.	В.	Кряжимский. Возрастная структура популяции полевок-экономок на разных фазах динамики их численности	3
Γ.	В.	Оленев. Особенности возрастной структуры изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки)	9
В.	Γ.	И щенко. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) и ее возможные экологические последствия	23
Л.	M.	Сюзюмова, Ш. Х. Хайретдинов. Внутрипопуляционная изменчивость морфогенеза в пространственных группировках остромордой лягушки	50
C.	Л.	Пятых. Изменчивость показателей морфологии мозга в связи с динамикой внутрипопуляционной структуры сеголеток остромордой лягушки	72
Л.	C.	Некрасова. Динамика видового состава нападающих кровососущих комаров северной тайги Урала	79
Ю.	M	I. Малафеев. Онтогенетические изменения краниологических показателей рысн (Lynx lynx L.)	84

Возрастная структура популяции полевок-экономок на разных фазах динамики их численности. Кряжимский Ф. В.—В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

С помощью метода мечения и повторных отловов исследовали возрастную структуру популяции полевок-экономок в годы пика и спада численности на Южном Ямале. В год спада численности в популяции преобладали более старшие по возрасту особи, чем при высокой численности. Причиной этого было торможение роста и увеличение продолжительности жизни полевок, родившихся в условиях высокой плотности популяции. Обсуждаются механизмы, приводящие к «постарению» популяции перед падением численности.

Таблиц 2. Илл. 2. Библиогр. 14 назв.

УДК 599.323.4+591.5

Особенности возрастной структуры, изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки). Оленев Г. В.— В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

На уровне отдельных генераций рассмотрены особенности пятилетней динамики возрастной структуры грызунов в меченой природной популяции. Прослежены закономерности формирования и функционирования конкретных возрастных структур и их связь с условиями отдельных биотопов. Анализируются закономерности изменений соотношения отдельных возрастных групп в популяции в течение их жизни. Рассматривается вопрос о специфике сезонных генераций грызунов, на конкретном материале — вопрос о механизмах поддержания генетической разнородности популяции. Прослеживается определенная связь между динамикой структуры и численностью популяций, определяющее значение придается структуре.

Таблиц 1. Илл. 3. Библиогр. 13 назв.

УДК 591.5:598

Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) и ее возможные экологические последствия. И щенко В. Г.—В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

Наблюдениями и полевыми экспериментами, проведенными в популяции остромордой лягушки, установлено, что отдельные пространственные группировки (микропопуляции) продуцируют ежегодно сеголеток, характеризующихся сходными размерами тела, изменчивость которых в пределах миропопуляции ниже общепопуляционной для новой генерации и не зависит от сроков личиночного развития. Установлено, что ведущая роль в формировании определенных размеров тела при прохождении метаморфоза принадлежит комплексу условий, характерных для водоема, причем действие одного какого-либо фактора не определяется. Относнтельный вклад отдельных микропопуляций в численность новой генерации варьирует во времени, в связи с чем каждая новая генерация обладает специфичным морфофизиологическим обликом (размеры тела и скоррелированные с ними биологиче-

ские особенности). При равной скорости роста животных исходно разных размеров тела достижение половозрелости осуществляется или в разном возрасте, или же при одновременном созревании средняя плодовитость генерации варьирует во времени. В конечном итоге колебания продукции популяции во времени определяются колебаниями ее пространственной структуры под действием абиотических факторов.

Таблиц 6. Илл. 9. Библиогр. 48 назв.

УДК 591.17+393

Внутрипопуляционная изменчивость морфогенеза в пространственных группировках остромордой лягушки. Сюзюмова Л. М., Хайретдинов Ш. Х.—В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

Проведены исследования изменчивости развития скелета и его отделов у сеголеток остромордой лягушки в природных условиях с учетом особенностей развития в личиночный период (сроков личиночного развития и экологических особенностей отдельных водоемов) и последующего роста животных на суше до ухода на зимовку. Установлено, что вес скелета сразу после окончания метаморфоза определяется общими размерами животных. Вариабельность относительного веса скелета и его отделов отражает особенности их формирования у животных в период личиночного развития. Прослежены особенности роста скелета и его отделов у сеголеток до осенней депрессии. Отмечено замедление темпов нарастания скелета и некоторых его отделов к осени и установлены межгрупповые различия по скорости роста разных отделов скелета (в основном осевого отдела и черепа) у сеголеток из разных микропопуляций. Определена изменчивость пропорций тела сеголеток разных микропопуляций с возрастом и коррелятивные связи абсолютных, и относительных отделов скелета. Обсуждается вопрос о фомирующем влиянии сочетанного воздействия отбора и экологических условий на развитие скелета и фенооблик животных.

Таблиц 4. Илл. 2. Библиогр. 39 назв.

УДК 591.481.1

Изменчивость показателей морфологии мозга в связи с динамикой внутрипопуляционной структуры сеголеток остромордой лягушки. Пятых С. Л.— В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

Исследуется взаимосвязь морфологии мозга со скоростью роста, развития, типом динамики выхода сеголеток из водоемов одной популяции за два года. Показано, что под влиянием комплекса факторов, ускоряющих развитие, формируются лягушата со специфическими пропорциями основных отделов мозга, относительно большим весом мозга, в отличие от животных, выходящих из того же водоема позднее, и по сравнению с сеголетками, выросшими в водоемах с замедленными условиями развиня. Обсуждаются возможные последствия для популяции наличия четких внутрипопуляционных групп по морфологии мозга.

Илл. 1. Библиогр. 12 назв.

#### УДК 595.771:591.5

Динамика видового состава нападающих кровососущих комаров северной тайги Урала. Некрасова Л. С.—В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

Приведены данные 1975 г. по изменению удельной численности нападающих кровососущих комаров в подзоне северной тайги Урала (Свердловская область). Выявлено, чтоиз 14 видов взрослых насекомых к массовым относились Aedes communis и A. punctor, многочисленным — Culiseta bergrothi. A. excrucians, A. hexodontus, остальные — к малочисленным и редким. Проанализирована динамика численности четырех основных видов комаров.

Таблиц 2. Илл. 2. Библиогр. 9 назв.

#### УДК 577.3+591.5

Онтогенетические изменения краниологических показателей: рыси (Lynx lynx L.). Малафеев Ю. М.— В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982.

На основании анализа большого фактического материала: (676 черепов рыси, собранных за 14 лет на Среднем Урале) приводятся результаты изучения возрастных изменений основных краниологических показателей, характеризующих общиеразмеры и основные пропорции черепа. Для анализа привлекалось 15 промеров черепа.

Абсолютный возраст рысей определяется с точностью доодного года, а в группе сеголеток, кроме того, было дополнительно выделено четыре возрастных класса на основании данных о последовательности смены молочных зубов постоянными.

Показано, что по большинству размерных характеристик черепа самнов больше черепов самок того же возраста. Наиболее быстрый рост черепа происходит в начальный период жизни животных (до наступления половой зрелости), но он не прекращается и у более старших особей. По мере роста черепа происходит изменение его пропорций: у более старых животных череп относительно более «плоский» и «широкий», чем у молодых. Признаки, характеризующие размеры аппарата для добывания и удержания добычи, увеличиваются с возрастом быстрее, чем общие размеры черепа. Среди животных, добытых на Среднем Урале, максимальный возраст самок. 15+, а самцов 12+ лет. Таблиц 2. Илл. 1. Библиогр. 14 назв.

## ИМЕЕТСЯ В ПРОДАЖЕ

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Интродукция и акклиматизация декоративных растений. 10 п. л. Цена 1 р.

Сборник содержит материалы по интродукции и акклиматизации декоративных растений в Ботаническом саду Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Дана характеристика новых перспективных сортов древесных и цветочных растений открытого грунта, видов водных и прибрежных, а также дикорастущих растений для целей озеленения. Декоративные оранжерейные растения для внутреннего озеленения исследованы в сортовом разнообразии с указанием способов содержания и размножения. Приведены сведения о местообитании, происхождении исходного материала, морфологических особенностях и декоративных качествах интродуцентов.

Сборник представляет интерес для ботаников-интродукторов, селекционеров, специалистов по зеленому строительству, учителей биологии, студентов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91 РИСО УНЦ АН СССР

## ВЫХОДИТ В СВЕТ

# сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. 7 п. л. Цена 70 коп.

В сборнике представлены результаты многолетних исследований природных популяций животных Урала. Рассматривается изменчивость внутрипопуляционных группировок по морфологическим, физиологическим и цитологическим признакам, оценивается роль этой изменчивости в динамике структуры и численности популяций млекопитающих и амфибий.

Работы представляют интерес для ученых-биологов и сту-

дентов вузов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91 РИСО УНИ АН СССР

#### ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И АМФИБИЙ

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор Т. П. Бондарович Обложка художника М. Н. Гарипова Техн. редактор Н. Р. Рабинович Корректор Е. М. Бородулина

РИСО УНЦ № 1156—16(82). Сдано в набор 4.01 82. НС 14265. Подписано к печати 24.08.82. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага типографская № 1. Усл. печ. л. 6,5. Уч.-нэд. л. 7,0. Тираж 600 экз. Цена 1 р. Заказ 63.

> РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91. Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.