ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

УДК 591: 597.8: 591.526

ИЩЕНКО ВЛАДИМИР ГЕОРГИЕВИЧ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ БУРЫХ ЛЯГУШЕК ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

03.00.08 - зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

в виде научного доклада на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Санкт-Петербург
1999

РАБОТА ВЫПОЛНЕНА В ИНСТИТУТЕ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ

доктор биологических наук, профессор Г. А. Носков
доктор биологических наук Н. Б. Ананьева
доктор биологических наук Б. С. Туниев

ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Кафедра зоологии позвоночных животных и общей экологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Защита диссертации состоится "17 ноября" 1999 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу:199034, Санкт-Петербург, Университетская наб.,1 (Факс +812 218 29 41 или +812 114 04 44).

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Диссертация в виде научного доклада разослана
"____" 1999 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Т. Г. Лукина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы: Одна из важнейших проблем современной зоологии - разработка теоретических основ контроля численности и управления популяциями живых организмов как в нарушенных природных комплексах, так и в сравнительно не затронутых деятельностью человека (Шварц, 1973; Яблоков, 1987; Соколов и др.,1989; Северцов, 1990). Эта проблема имеет отношение как к видам с высокой численностью, играющих существенную роль в биоценозах, так и к редким, и даже исчезающим видам. Более того, разработка мер охраны редких и исчезающих видов должна базироваться на исследовании механизмов функционирования популяций наиболее обычных видов. Задачей первостепенной важности в этом плане является изучение механизмов, регулирующих фенетическое и генетическое разнообразие популяций, включая и такие характеристики как особенности жизненных циклов, определяющие воспроизводство популяций, их адаптивную реакцию на обычные колебания условия существования и на резкие антропогенные воздействия, особенно при колебаниях численности. Перспективным является изучение различного рода экологических механизмов, обеспечивающих популяционный гомеостаз, одним из которых является структурированность популяций, в широком понимании этого термина (Soulé and Kohm, 1989). Одним из наиболее актуальных направлений исследований в настоящее время представляется исследование механизмов, обеспечивающих биологическое разнообразие, его возникновение и поддержание, равно как и инвентаризация и мониторинг биоразнообразия. Исследование биологического разнообразия на внутривидовом, популяционном уровне приобретает особое значение (Северцов, 1990, Васильев, 1992, 1996), поскольку оно является обязательным источником разнообразия на более высоких уровнях. При этом становится все более понятным, что характеристики жизненных циклов, динамика популяции и структура популяции как сами по себе, так и вместе взятые могут формировать пути взаимодействия вида со средой и с другими видами, а также реагировать на антропогенные нарушения. Различного рода гипотезы относящиеся к разнообразию на популяционном уровне могут быть отнесены к нескольким направлениям исследования. Одно из них имеет дело с последствиями генетического разнообразия на биоразнообразие на более высоких уровнях. Другая группа исследований имеет дело с воздействием популяционной структуры на генетическое разнообразие включая эффект пространственной фрагментации и эффект "бутылочного горла" на биоразнообразие и третье направление относится к взаимоотношениям биоразнообразия и особенностям жизненных циклов (Younés, 1992), равно как и приложение общей теории жизненных циклов (Stearns, 1976, 1980, 1992) к проблеме устойчивости популяций.

Сказанное в полной мере относится и к амфибиям, особенно в силу того, что популяции многих видов амфибий характеризуется высокой численностью и играют существенную и нередко специфическую (Шварц, 1950; Глазов, 1975;Кузьмин, 1989; Равкин, Лукьянова, 1976; Zimka, 1976) роль во многих наземных и водных экосистемах, и механизмы, обеспечивающие функционирование популяций амфибий привлекают внимание многих исследователей (Северцов, 1995; Wilbur, 1980; Newman, 1992; Wilbur, Collins, 1973; Travis, 1984; Kaplan, 1998). Несмотря на то, что факторам, регулирующим

динамику численности популяций амфибий посвящено достаточное большое количество работ, особенно в течение последних 30 лет, до сих пор неясно, в какой мере условия роста и развития особей в водной среде, на личиночных стадиях развития, определяют репродуктивный успех особи в дальнейшем, если таковая связь вообще существует. Неясно так же, в какой мере нормальные внутрипопуляционные колебания различных характеристик жизненных циклов или качественного состава популяций сопоставимы с межпопуляционными и межвидовыми отличиями. Поэтому один из наиболее эффективных путей решения проблемы состоит в сравнении популяционных и межвидовых отличий с такими популяционными колебаниями различных характеристик, которые можно считать нормальными. Последние могут быть получены лишь на основе долговременных эталонных исследований конкретных природных популяций. Представленный цикл работ посвящен одной из главных сторон проблемы - взаимосвязи структуры популяции в широком смысле термина с её генетическим составом и важнейшими характеристиками жизненных циклов.

Цели и задачи исследования. Основной целью исследования являлось определение общности и оригинальности в проявлении разнообразия в пределах группы близких видов на различных уровнях: видовом, популяционном и на уровне внутрипопуляционных групп (возрастных, пространственных и иных) двух категорий признаков - полиморфизма по окраске и ряда основных демографических характеристик (возраст полового созревания, размеры при созревании и продолжительность жизни). При этом в процессе работы решались конкретные задачи:

1. Исследование полиморфизма группы бурых лягушек в целом.
2. Определение межпопуляционных отличий по полиморфным признакам для широко распространенных на территории России видов. Изучение стабильности популяционного фенооблика на основе долговременных исследований одной популяции.
3. Изучение роли отдельных внутрипопуляционных пространственных группировок в формировании фенооблика одной популяции.
4. Изучение важнейших демографических характеристик видов: продолжительности жизни, скорости полового созревания и размеров тела при созревании.
5. Изучение внутрипопуляционной изменчивости характеристик жизненного цикла на основе долговременных исследований.
6. Определение взаимосвязи между отдельными фазами жизненного цикла особи - наземной и водной.
7. Изучение зависимостей между фенотипической и демографической структурой популяции.

Научная новизна результатов исследования заключается в том, что впервые детально изучен полиморфизм группы близких видов амфибий с учетом разнообразных форм внутрипопуляционной изменчивости. Проведен тщательный экологический анализ полиморфизма и полно и четко обрисована роль различных внутрипопуляционных группировок в формировании фенооблика популяции и стабилизации генетического состава. Проведена оценка этих различий на фоне тех, которые складываются в природе в результате микроэволюционного процесса (межпопуляционные и межвидо-

вые). Впервые также проведена сравнительная демографическая характеристика группы близких видов лягушек на основе точного определения возраста на уровне особи с учетом различных форм изменчивости этих характеристик - внутривидовой и внутрипопуляционной. Также впервые для амфибий на основе оригинального подхода к решению проблемы определена зависимость для природной популяции между размерами тела при созревании и репродуктивным успехом и показано, что эта зависимость, в противоположность существующим представлениям, имеет обратный характер. Также установлены зависимости между фенотипической структурой популяции или её генетическим составом и демографическими характеристиками.

Теоретическая значимость работы заключается в том, что сложная экологическая структура популяции нередко связана со специфическим генетическим составом внутрипопуляционных групп, что создает базу для изменения генетического состава популяций. В то же время усложнение и динамичность экологической структуры и действие абиотических факторов делают специфику внутрипопуляционных групп легко обратимой и случайной, и экологическая структура популяции выступает в роли надежного гомеостатического механизма, препятствующего действию генетико-стохастических процессов. Экологическая структура популяций амфибий является необходимым и достаточным фактором обеспечения стабильности популяций. Показана важность популяционной структуры в формировании изменчивости характеристик жизненного цикла и обеспечении стабильности популяций в случае резких колебаний условий существования.

Практическое значение состоит в том, что описанные экологические закономерности регуляции разнородности популяций амфибий могут быть использованы при мониторинге и управлении качественным составом популяций и их численностью. Это знание может быть положено в основу разработки мероприятий по охране редких и исчезающих видов и контроля численности промысловых и утилитарно используемых видов амфибий, в частности лягушек. Полученные данные о демографии видов могут и должны быть использованы при контроле численности отдельных популяций. Кроме того, накопленный материал был использован при составлении "Определителя земноводных и пресмыкающихся СССР", служащего в качестве учебного пособия для педагогических институтов, при составлении Красной Книги Среднего Урала и Красной Книги Ямало-ненецкого автономного округа и при составлении Атласа амфибий и рептилий Европы. Результаты исследований использовались при экологической оценке отдаленных последствий радиоактивного загрязнения в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) и при написании отчетов о выполнении заданий по Государственной программе "Экологическая безопасность России" по теме 1.4.21.

Обоснование результатов В основу работы положен большой фактический материал, как собранный автором лично, так и предоставленный в его полное распоряжение другими зоологами. Всего изучено более 40 тысяч особей 7 видов бурых лягушек, добытых в разных частях ареалов в течение 20 лет . Все основные положения и выводы достаточно полно аргументированы и достоверны и изложены более чем в 60 статьях и монографии.

Апробация работы . Результаты исследований докладывались на III-VII Всесоюзных герпетологических конференциях (Ленинград, 1973, 1977; Ашхабад, 1981; Ташкент, 1985; Киев, 1989), Всесоюзном совещании по фенетике (Саратов,1976), Всесоюзной конференции "Экология популяций" (Новосибирск, 1988), На Всесоюзной конференции "Структура популяций" (Свердловск, 1989), На рабочем Международном совещании "Структура популяций" (Новосибирск, 1990), Второй Кавказской герпетологической конференции (Тбилиси, 1988), Всесоюзной конференции "Вид и его продуктивность в ареале" (Свердловск, 1984), на Третьей международной научно-практической конференции "Экология и охрана окружающей среды" (Владимир, 1996), на научной конференции "Биологическое разнообразие животных Сибири" (Томск, 1998), на II и III Азиатских герпетологических конференциях (Ашхабад, 1995; Алма-Ата, 1998), III, VI-X Совещаниях Европейского герпетологического общества (SEH) (Prague,1985; Budapest, 1991; Barcelona, 1993; Bonn, 1995; Le Bourget, 1998), на I, II и III Всемирных герпетологических конгрессах (Canterbury, 1989; Adelaide, 1993; Prague,1997).

Защищаемые положения Группа бурых лягушек, обитающих на территории России и сопредельных с ней, характеризуется общим проявлением полиморфизма (параллельный полиморфизм), и наиболее полиморфными являются виды, заселяющие больший набор ландшафтно-климатических зон и биотопов. Отдельные популяции или внутрипопуляционные группировки могут характеризоваться специфическим фенобликом, причем различия между ними могут быть сопоставлены с межвидовыми отличиями. В пределах популяции наблюдающиеся различия между отдельными хорологическими единицами непостоянны и обратимы, и эта неустойчивость обеспечивает поддержание стабильного фенооблика популяции в целом в течение больших отрезков времени. Достаточно сложная пространственная структура популяции может гарантировать стабильность её фенотипического разнообразия. Поддержание полиморфизма у изученных видов может определяться различной спецификой отдельных морф: физиологическими отличиями, демографическими особенностями и разной адаптивной ценностью.

Для изученной группы видов бурых лягушек характерна большая изменчивость основных характеристик жизненного цикла, а именно скорости полового созревания, размеров при созревании и продолжительности жизни. Видовые отличия в демографических характеристиках определяются прежде всего степенью внутривидовой изменчивости их, которая связана со степенью распространенности и эвритопности видов. В то же время видоспецифичность характеристик жизненного цикла в значительной мере определяет формирование и структуру современных ареалов изученных видов амфибий.

Значительная внутрипопуляционная изменчивость характеристик жизненного цикла определяется действием прежде всего внешних факторов. Реакция на внешние условия у отдельных внутрипопуляционных группировок в принципе не отличается от реакции отдельных популяций, заселяющих разные климатические и ландшафтные зоны. В подавляющем большинстве случаев уменьшение размеров тела при созревании приводит к увеличению продолжительности жизни и к увеличению репродуктивного успеха.

В формировании скорости оборота популяции основную роль могут играть внешние факторы, в том числе и условия роста и развития личинок, в которых реализуется присущая группе изученных видов большая пластичность и которыми определяется изменчивость размеров тела при метаморфозе, реализующаяся и в размерах тела при половом созревании. Однако ускорение полового созревания или созревание при относительно больших размерах тела не имеет репродуктивного преимущества. В случае генетической определенности скорости роста и развития личинок, прохождение метаморфоза при крупных размерах тела не имеет селективных преимуществ.

Наиболее стабильными и устойчивыми популяциями должны считаться популяции со сложной пространственной структурой, поскольку эта структура обеспечивает значительную изменчивость характеристик жизненного цикла, обеспечивающую успешное воспроизводство даже при резком нарушении возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции. Этот подход должен быть использован при разработке методов контроля состояния популяций и охране отдельных популяций и видов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Круг вопросов, охватываемый популяционной экологией животных, в том числе и амфибий, достаточно широк, но при исследовании природных популяций зоологов прежде всего интересуют такие вопросы как численность популяции и её динамика, распределение особей по территории, величина репродуктивного потенциала популяции и его реализация, вопросы роста и смертности а также различные формы внутрипопуляционного разнообразия и межпопуляционных отличий. Конечная цель большинства исследований, как правило, заключается в понимании механизмов, определяющих успешное воспроизводство популяций, но подходы при решении задач зачастую различны. В частности, популяция с точки зрения эколога, особенно в русскоязычной литературе, представляет собой самовоспроизводящуюся группу на неопределенно длительном отрезке времени (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973) при отсутствии катастрофических воздействий внешних факторов. Напротив, рядом батрахологов популяцией считается группа, в пределах которой осуществляется свободное скрещивание в период размножения, и обмен особями допускается только в течение одного периода размножения, а территориальные образования более высшего порядка рассматриваются в качестве метапопуляции (Tester, 1993 Edenhamn,1993). Учитывая то, что даже при полной панмиксии в пределах одного водоема, воспроизводство в силу действия абиотических факторов может вообще отсутствовать, а осуществляться только на основе функционирования нескольких или большого числа водоемов на ограниченной территории, понятие "метапопуляции" (Levins, 1970) зачастую полностью соответствует используемому понятию "популяция" в русской литературе. В настоящее время количество популяционных (метапопуляционных) исследований сравнительно невелико (Hairston, 1997), и даже наиболее эффектные из их проведены на части популяции. В то же время хорошо известная и давно описанная структуриро-

ванность популяций и обычность внутрипопуляционных единиц (Беклемишев, 1959; Шварц, 1960; Наумов, 1963) значительно усложняет решение многих популяционных проблем , а большая продолжительность жизни многих животных не позволяет получить многие данные, так как длительность полного популяционного цикла может превышать длительность полевого проекта (Barrowclough, Rockwell, 1993). Это справедливо и по отношению к амфибиям , тем не менее проблема нормального функционирования и устойчивости популяций у этой группы животных должна найти свое решение. Успешному решению её способствует то обстоятельство, что популяции амфибий зачастую характеризуются высокой численностью и плотностью (Duellman & Trueb, 1986), сбор обширных серий не представляет труда , а привязанность к определенным местам размножения в течение жизни и нередко слабая тенденция к миграциям (Dole, 1967; Silverstone, 1973) делают возможным достаточно надежно очертить границы природных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы положены многолетние сборы серий семи видов лягушек фауны России и сопредельных территорий, собранные как автором в 1966-1996 гг., так и предоставленные в полное распоряжение автора другими зоологами (Ищенко, 1978в). В число изученных видов вошли все представители бурых лягушек, заселяющих территорию бывшего СССР, а именно остромордая лягушка (Rana arvalis Nilsson, 1842), травяная лягушка (Rana temporaria Linnaeus., 1758), малоазиатская лягушка (Rana macrocnemis Boulenger, 1885), прыткая лягушка (Rana dalmatina Bonaparte, 1840), сибирская лягушка (Rana amurensis Boulenger, 1886), центрально-азиатская лягушка (Rana asiatica Bedriaga, 1898) и дальневосточная лягушка (Rana chensinensis David, 1875). Вопросы синонимики и таксономии рассмотрены ранее (Банников и др.,1977; Ищенко.1978; Боркин, Даревский,1987; Kuzmin,1995; Frost,1985; Grossenbacher,1997; Ishchenko,1997b; Borkin, 1997; Tomoko et al.,1999). На территорию России приходится значительная часть ареалов остромордой, травяной, дальневосточной и сибирской лягушек, малоазиатская лягушка в России обитает лишь на краю ареала, а центральноазиатская и прыткая обитают лишь на территориях республик СНГ. Все перечисленные виды достаточно обычны или многочисленны, лишь в некоторых частях ареалов внесены в региональные Красные Книги.

В процессе работы в качестве меры полиморфизма у всех особей был изучен рисунок спины (Ищенко, 1978б). Помимо описания полиморфизма и стандартных обследований (определение пола, размеров), у большинства особей был определен возраст на основе метода регистрирующих структур (скелетохронология), с использованием срезов второй фаланги 4-го пальца правой задней конечности. Определение возраста во всех случаях проводилось на основе сравнительного изучения диаметров линий склеивания, соответствующих зимовкам и относительного прироста кости. При этом во избежание возможных ошибок, определяемых резорбцией костной ткани по мере роста особи (Смирина, 1972,1974; Смирина и Макаров, 1987), во всех популяциях были добыты и обследованы молодые особи (сеголетки и однолетние), и в ряде слу-

чаев изготовлялись контрольные срезы третьей фаланги, в которой резорбция кости проявляется в меньшей степени.

Анализ демографических процессов был проведен в популяции остромордой лягушки в Талицком районе Свердловской области в общей сложности в период 1977-1997 годов. В течение этого периода определялась абсолютная численность размножающихся особей на основе полных подсчетов числа кладок яиц на территории, занимаемой популяцией, плодовитость животных, размеры тела и возраст, и одновременно учитывались фенотипические особенности. В течение нескольких лет проводилось исследование размеров тела при прохождении метаморфоза.

Всего за период исследования полиморфизм был изучен более чем у 40 тысяч особей всех видов бурых лягушек (включая сеголеток), а возраст определен более чем у 12 тысяч особей (123 центрально-азиатских, 238 прытких, 347 сибирских, 379 дальневосточных, 500 травяных, 2566 малоазиатских и более 8000 остромордых).

Статистическая обработка данных проведена с использованием пакета SAS PC v. 6.04 DOS (reg. #13074039) и SPSS v. 8.0 Win.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИМОРФИЗМА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ И ОБСЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ БУРЫХ ЛЯГУШЕК

Полиморфизм в широком смысле слова распространен среди живых организмов повсеместно, но собственно полиморфизмом обозначаются те случаи, когда две или несколько морфологически достаточно хорошо различимых, генотипически разных форм в течение большого числа поколений одновременно существуют в популяции находясь в состоянии динамического "отборного" равновесия. Точное количественное изучение статики и динамики внутрипопуляционного полиморфизма служит основой для получения информации о значениях давлений отбора в пределах популяции и о влиянии элементарных биохорологических единиц на протекание микроэволюционных процессов (Тимофеев-Ресовский, 1964).

В пределах группы бесхвостых амфибий полиморфизм известен достаточно давно, и отдельные морфы описывались в фаунистических сводках (Schreiber, 1875). Присущий виду полиморфизм известен для многих видов бесхвостых амфибий, и наиболее распространен как затрагивающий особенности рисунка спины или цвет (Savage and Emerson, 1970; Milstead et al., 1974; Stewart, 1974).Несмотря на широкое распространение непрерывной изменчивости, во многих случаях выявление морф по группе признаков не вызывает затруднения (Heyer, 1997). Нередко исследуемые особенности рисунка спины достаточно стабильны, причем частота отдельных морф может оставаться в пределах популяции постоянной в течение 5-16 лет (Nevo, 1973; Stewart, 1974; Tordoff and Pettus, 1977). Отмечено, что близкие виды могут характеризоваться сходным полиморфизмом, что позволяет предполагать становление такой изменчивости от одной предковой линии (Goin, 1950; Nevo, 1973; Bull, 1977). Постоянство такого полиморфизма вынуждает задаться вопросами , в какой мере он наследственен и какими эво-

люционными механизмами поддерживается. По крайней мере для 15 видов бесхвостых амфибий пяти семейств приведены доказательства менделевского наследования полиморфизма рисунка спины (Blouin, 1994), но гораздо менее данных о влиянии средовых факторов на формирование рисунка дорсальной части. В частности показано менделевское наследование светлой спинной полосы у Rana sylvatica (Browder et al.,1966) и Rana arvalis (Щупак, 1977, Щупак, Ищенко, 1981), у Rana nigromaculata (Moriya,1952), Rana limnocharis (Moriwaki,1953), или наличия или отсутствия пятнистости у Rana pipiens (Merrell, 1972; Richards and Nace, 1983) а также редукции характерного рисунка спины у представителей Eleutherodactylidae (Goin, 1960; Bull, 1975) или окраски у квакш (Main, 1965; Mathews and Pettus, 1966; Blouin, 1994; Reznick and Jameson, 1963; Pyburn, 1961). Согласно существующим представлениям, отбор может действовать непосредственно на окраску или рисунок или косвенно через отбор на признаки, генетически коррелированные с окраской или особенностями рисунка. Некоторые авторы допускают отбор на цвет особи или особенности рисунка сами по себе визуально ориентированными хищниками как ключевую отборную силу полиморфизма бесхвостых (Pyburn, 1961; Milstead et al., 1974; Stewart, 1974).В некоторых случаях видовые различия в полиморфизме связаны с различной биотопической приуроченностью, и в биотопах переходного (смешанного) типа встречаются все типы морф (Main, 1965). Обнаружено, например, что вариация в частоте морф между популяциями коррелирует с цветом и особенностями растительности по краям водоема (Nevo, 1973; Schueller and Cook, 1980), и кратковременные изменения в частоте морф в пределах биотопа могут вызываться изменением растительности (Pyburn, 1961; Mathews, 1971). Лабораторными экспериментами установлено, что птицы и змеи поедают лягушек, не выбирающих субстрат (Tordoff, 1980), но природных данных для таких заключений нет гипотеза становления полиморфизма хищниками достаточно правдоподобна, но адекватно не проверена, а гипотеза об отборе на коррелированные характеристики с окраской адресована прежде всего на поиски таких особенностей. Показаны, например, отличия между генетически детерминированными морфами в устойчивости к болезням в лабораторных культурах (Nevo,1973), плодовитости самок (Jameson and Pequegnat, 1971), или выживаемости во время зимовки (Merrel and Rodell, 1968). Однако полиморфизм среди амфибий настолько обычен, что трудно представить что балансирующий отбор действует на различный набор коррелированных признаков у каждого вида. Неясно, возможно ли существование одного или нескольких ключей, адаптивных черт, которые коррелированны с окраской или характером рисунка у большинства полиморфных видов. Одной из таких характеристик может быть длительность личиночного развития, которая может быть коррелированна с особенностями окраски взрослых у различных видов. Экспериментальные доказательства корреляции между длиной личиночного периода характером рисунка спины получены для Ranidella insignifera (Bull, 1977) и Rana pipiens (Merrel, 1972). У обоих видов частота морф растущих более быстро отмечается в тех частях ареала, где время существования водоемов в среднем короче. Также отмечалось, что в условиях засушливого года частота бесполосых остромордых лягушек среди молодняка ниже обычного (Ищенко, Щупак, 1974), что свидетельствует о разной скорости личиночного развития у разных генотипов.

При исследовании полиморфизма бурых лягушек в процессе работы с сериями были выделены следующие морфы по окраске спинной части туловища.

1. Морфа "striata"(S). Полосатая. Для таких особей характерно присутствие светлой дорсальной полосы, пересекающей туловище от заднего края спины до конца головы. У Rana arvalis, Rana asiatica, Rana amurensis и Rana macrocnemis (в популяциях из Закавказья) она четко отграничена от основного фона окраски, тогда как у Rana chensinensis, Rana temporaria и у северокавказских Rana macrocnemis эта полоса, если и имеется, то границы её нечетки, или она проходит не по всей длине туловища.

2. Морфа "maculata".(M) Пятнистая. Для особей этой морфы характерен набор темных пятен на спинной части туловища и на голове. Обычно присутствует "затылочное" пятно (Терентьев, 1950) и несколько (до 10 и более) крупных, диаметром до 5-7 мм, расположенных хаотически или рядами, особенно при наличии спинной полосы.

3. Морфа "hemimaculata". Полупятнистая . Количество пятен заметно меньше , обычно 1-3. Это или затылочное пятно и 1-2 дополнительных, или 2-3 пятна в задней части туловища.

4. Морфа "punctata". Крапчатая. На спинной части туловища расположено много, более 10 или до нескольких десятков мелких, диаметром 0.5-1.0 мм, пятен.

5. Морфа "hemipunctata". Полукрапчатая. Количество мелких пятен невелико, как правило 1-5.

6. Морфа "burnsi". Чистая. Пятна и крап на спине отсутствуют. Название заимствовано по аналогии с морфой леопардовой лягушки, Rana pipiens. Общий фон окраски может значительно варьировать.

Приведенная выше схема была принята на ранних этапах работы и при первых описаниях полиморфизма исследуемой группы в целом (Шварц, Ищенко, 1968; Шварц и др., 1972; Ищенко, 1973,1978).

Поскольку наследование описанных черт, по-видимому, независимо, в популяциях многих видов встречаются различные комбинации признаков (табл.1).

Разумеется, полученная картина не охватывает всех ситуаций, могущих быть встреченными у разных видов, так как обследованный материал не полностью характеризует ареалы, а лишь их часть, но, тем не менее, собранные данные позволяют судить о различной степени проявления полиморфизма у изученных видов. Наименее полиморфны прыткая, сибирская и центрально-азиатская лягушки, у которых обнаружено лишь 6 комбинаций рисунка спины, существенно больше полиморфны дальневосточная лягушка (10 комбинаций рисунка) и травяная (11), и самыми полиморфными по изученным признакам являются остромордая травяная и малоазиатская лягушки (14- 15 комбинаций).

Видовые различия в полиморфизме близких видов обычно связываются с разнообразием мест обитания, используемых видами (Main, 1965; Stewart, 1974). Бесспорно, широко распространенные остромордая, травяная и малоазиатская лягушки характеризуются большим набором используемых биотопов, поскольку остромордая обитает как в зоне степей, так и в предтундровом редколесье, как в равнинах, так и в горах на высоте более 2000 м и в пределах одной ландшафтно-географической зоны заселяет разнообразные биотопы (Равкин, Лукьянова,1976). Травяная лягушка и малоазиатская

Таблица 1. Фенотипические варианты обследованных видов бурых лягушек

	arvalis	tempo-raria	amu-rensis	asiatica	chensi-nensis	dalma-tina	macro-cnemis
M	+	+		+	+	+	+
hm	+	+			+	+	+
P	+	+				+	+
hP	+	+			+	+	
B	+	+			+	+	+
MP	+	+					+
hmP	+	+				+	+
MhP		+					
hmhP	+	+			+		+
MS	+	+	+	+	+		+
hmS	+	+	+	+	+		+
BS	+		+	+	+		+
PS	+		+		+		+
MPS	+						+
hPS	+		+	+	+		+
hmhPS	+						
hmPS							+

проникают достаточно высоко в горы - до 2600 м и3000 м соответственно (Grossenbacher,1997; Borkin,1997). Достаточно эвритопна дальневосточная лягушка, обитающая как в широколиственных и смешанных лесах, так и на обширных болотах и по краям озер (Коротков,1972; Белова,1972; Белова, Костенко,1974; Басарукин, 1983,1989; Боркин, Басарукин, 1987). Эвритопность может проявляться не только в период активной жизни, но и во время спячки: малоазиатская лягушка, по нашим данным, может зимовать как на суше, так и в воде (Ищенко,1980б). С другой стороны, прыткая лягушка более стенотопный вид- она заселяет более однородные типы леса, предпочитая светлые, открытые биотопы, не идет высоко в горы, хотя ареал её в Европе достаточно обширен (Полушина, Кушнирук,1963; Obst,1971; Grossenbacher,1997). Сравнительно стенотопна и сибирская лягушка , имеющая достаточно обширный ареал, заселяющая, например, на обширных пространствах Западной Сибири значительно меньший набор биотопов по сравнению с остромордой лягушкой (Равкин, Лукьянова, 1972, 1976), хотя и этот вид проникает в зону и предтундровых редколесий, и лесостепей. Центрально-азиатская лягушка обитает преимущественно в лесной зоне по долинам горных рек, и в степной и пустынной зонах, но повсюду- в непосредственной близости от воды. Поднимается в горы до 3000м (Боркин, 1986; Перешкольник, 1975; Токтосунов, Портнягина,1972, 1976; Kuzmin, 1994,1995). Таким образом, можно утверждать, что степень полиморфности изученных видов в определенной мере коррелированна со степенью их экологической пластичности, что отмечено и для некоторых других представителей бесхвостых амфибий (Inger et al.,1974).

Разумеется, более корректно оперировать не столько с констатацией наличия или отсутствия различных морф в пределах вида , сколько с частотой их встречаемостью.

Так, в серии Rana dalmatina, собранной в сентябре 1972 в окрестностях Ужгорода, из 275 особей 40,4 +2.96% имели полный набор пятен спины (морфа M), 55.6+3.00% имели редуцированный набор пятен и 4 + 1.18% не имели пятен вообще. Крапчатость встречена лишь у одной особи (0.36%) , полукрапчатость - у 6 особей (2.2%). Два основных фенотипа (M и hm) охватывают 96.2% серии. Существуют определенные различия между полами. Частоты фенотипов M, hm и hP у самцов составляют 42.0 , 54.2 и 0.93%. У самок фенотип M составляет 41.7% особей, hm - 54.3%,B -0.78% и hP - 3.15%. Светлая дорсомедиальная полоса у этого вида не встречается

Сибирская лягушка (Rana amurensis). У самцов (n=201) MS- 72.1%, hmS - 19.9%, hPS - 6.7%, BS и PS - по 0.5%. У самок (n = 145) MS- 70.3%, hmS - 25.6%, hPS - 2.07%, hmhPS, PS, B - по 0.7%. Половые различия недостоверны.

Центрально-азиатская лягушка . Все 123 особи (96 самцов и 27 самок) из Киргизии имели один и тот же фенотип - MS.

Травяная лягушка. Из 493 обследованных особей M -42.4%? hm - 38.9%, B - 18.7%, P -5.7%, hP - 7.3%. S - 2.4%.

Дальневосточная лягушка. Из 521 особи пятнистые составляют в целом 26.3 %, особи с уменьшенным набором пятен - 56%, без пятен - 17.7%. Частота наличия крапа и полукрапа - 1.3% и 3.6%. Полоса присутствует у 16.9% особей.

Малоазиатская лягушка. Обследовано 2723 особи. M - 73.6%, hm - 24.1%, B - 2.3%, P -16%, hP -0.07%, S - 0-78% в разных популяциях.. Что касается встречаемости отдельных комбинаций, то , например, в популяции с Северного Кавказа (850 м над ур.м.) среди особей, добытых в период размножения, у 151 самок пятнистые составили 31.1%, полупятнистые - 45%, B -12.6 %, hmP, Mhp и MP - по 1.3%, hmhP и hP - по 0.65%. У самцов, из 735 особей , пятнистые сотавили39.2% , полупятнистые -33.06%, B - 9.11%, P - 7.1%, hP и hmP - по 3.26%, hmhP - 2.86%, MP - 1.63%, MhP - 0.4% и hmhPS - 0.14%.

Остромордая лягушка - у 7255 взрослых особей. M -67.4%, hm - 19.4%, B - 13.2%., P -1.25%, S - 37%.

Анализ сопряженности частот отдельных признаков (M, hm, P, hp, S) с видовой принадлежностью показал, что во всех случаях величина критерия χ^2 достигала высоких значений (от 101.956 до 508.887 при d.f.=6 и $p<0.001$). Величина коэффициента контингенции (C) варьирует от 0.140-0.151 для крапчатости и полукрапчатости до 0.466 для признака "полоса". Учитывая, что максимального значения (1) коэффициент контингенции достигает при не лимитированном количестве признаков, можно говорить о существенной связи между видовой принадлежностью и частотой тех или иных признаков, т.е. об определенной степени видоспецифичности полиморфизма.

Совершенно очевидно, что эта видоспецифичность может быть результатом как того, что одна из популяций вида характеризуется наибольшим фенотипическим разнообразием, так и того, что все популяции вида будут содержать максимальный набор фенотипических комбинаций, в то время как у другого вида набор фенотипических комбинаций может значительно уменьшен во всех популяциях, и это может быть кос-

венным свидетельством адаптивности полиморфизма, и ситуация значительно проясняется при сравнении отдельных популяций одного вида.

Однако прежде всего надо отметить, что при исследовании полиморфизма амфибий как правило, не рассматриваются **половые отличия,** но различия в проявлении полиморфизма между полами могут сказываться на межпопуляционных отличиях в случае неодинакового соотношения полов в разных выборках. Из 44 анализированных случаев в большинстве из них не обнаружено достоверных отличий между самцами и самками. Не обнаружено различий у прыткой, центральноазиатской и сибирской лягушек. У остромордой лягушки из 21 обследованных популяций лишь в трех случаях отмечены достоверные отличия между самцами и самками. У особей из Белоруссии (Минская область), из лесостепной зоны Челябинской области (район оз. Бускуль) и в одной из популяций Свердловской области (Талицкий район, лесная зона) обнаружены небольшие половые отличия в частоте особей с нормальной пятнистостью , хотя значения коэффициента контингенции и невелики - от 0.140 до 0.196 при p=0.005 - 0.012, но при долговременных исследованиях эти различия отмечались не ежегодно и преимущественно за счет различий в возрастной структуре. Незначительные отличия между самцами и самками Rana chensinensis обнаружены только в частоте особей со слабо выраженной крапчатостью (hp) лишь у сеголеток с о. Кунашир. У Rana macrocnemis лишь в одном случае - у трехлетних особей в популяции с Северного Кавказа (850 м) - отмечены достоверные отличия между самцами и самками в частоте особей с полным набором пятен (M). В целом, различия между полами достаточно редки и невелики, и при различного рода межпопуляционных сравнениях смешанные в отношения пола выборки вполне допустимы для анализа.

Популяционные отличия

Rana amurensis. В значительной мере исследованные популяции (четыре выборки из Якутии и по одной выборке из Томской области, окрестностей Южно-Сахалинска и Монголии, Ищенко, 1978б) отличаются по частотам морф M, hm, P и hp. Частота морфы M варьирует от 33.3% до 76.6% в различных частях Южной Якутии, в Северной Монголии составляет 47.2%, а на севере Томской области - 90.9%, на Сахалине - 56.3%. В целом неравномерность распределения морфы по ареалу статистически подтверждается . χ^2=44.524, d.f.=6, p<0.001. Коэффициент контингенции равен 0.339 при p<0.001. Для морфы hm частоты встречаемости в Якутии варьируют от 8.3 до 33.3.%, максимальная частота её отмечена в Северной Монголии - 41.7%, минимальная вне Якутии- в Томской области - 9.1% и на Сахалине - 18.8%. Коэффициент контингенции равен 0.255 , p<0.001. Морфа P редка - в двух популяциях частота её составила 25.0 и 5.6% и на Сахалине - 6.3%. В остальных случаях она не обнаружена. Коэффициент контингенции - 0.35, p<0.001. Морфа **hp** более обычна - встречена в трех Якутских сериях с частотой 4.7 - 8.3%. На Сахалине её частота равна 18.8%, в Монголии - 8.3%. В целом различия между популяциями достоверны - χ^2=16.438, d.f.= 6, p=0.012; C = 0.214. Частота особей с полосой (S) во всех популяциях одинако-

ва. Несмотря на достаточно значительные различия между популяциями, какой-либо закономерной географической изменчивости в фенотипических различиях популяций не прослеживается.

Rana chesinensis. Сравнение только двух популяций (с Кунашира и из Комаровского заповедника) не позволяет говорить о каких-либо закономерных географических отличиях популяций. Тем не менее популяции существенно и достоверно отличаются по частоте морфы M, частота которой на Кунашире составляет 34.2%, а в Комаровском заповеднике - 16.0%. Для морфы hm соответствующие частоты равны 50.0 и 61.5%, но наиболее сравниваемые популяции отличаются по частоте морфы S - 51.3% на Кунашире при отсутствии таковой в Комаровском заповеднике. Значение коэффициента контингенции очень высоко для случая сравнения только двух популяций - 0.525 при $p<0.001$.

Rana temporaria. Четыре изученные популяции (Белоруссия, Минский район, Ленинградская обл., Свердловская обл. и Полярный Урал) достоверно отличаются по частоте морфы M, которая варьирует от 26.9% (Полярный Урал) до 48.1% (Ленинградская обл.). Коэффициент контингенции равен 0.144 при $p=0.033$. Различия в частоте морфы hm (от 24.4% до 34.4%) недостоверны. Коэффициент контингенции равен 0.091, $p=0.383$. Также достоверны различия между популяциями по частоте морфы P - от 6.7% и 7.1% в Ленинградской области и Свердловской области до14.6% в Белоруссии и 25.2% на Полярном Урале. Коэффициент контингенции равен 0.207, $p<0.001$. Для морфы hp различия также достоверны - коэф. контингенции равен 0.151, $p=0.02$, и частота её варьирует от 5.1% (Свердловская область) до 26.9% (Полярный Урал). Популяции Минской и Ленинградской областей по частоте этой морфы не отличаются - 16.7 и 18.3%). Что касается морфы S, то она у травяной лягушки очень редка и частота её в Свердловской и Ленинградской областях составила лишь 1%, а в Минском районе и на Полярном Урале она не встречена. В целом различия недостоверны.

Приведенные данные позволяют утверждать, что закономерные географические различия в распределении морф на имеющемся материале не обнаруживаются, хотя на ограниченных участках ареала микрогеографические тенденции могут быть обнаружены (Пикулик, 1985; Косова, 1997).

Rana macrocnemis. Обитание в различных горных системах, на разной высоте над уровнем моря и соответственно в разных климатических условиях, естественно может накладывать отпечаток на различия в фенооблике популяций при условии той или иной степени адаптивности полиморфизма, что иногда отмечается при исследовании высотно-зависимой изменчивости (Savage, Emerson, 1970).

Значительный полиморфизм вида вместе с большой морфологической изменчивостью явился в свое время основанием для описания двух отдельных видов Rana macrocnemis Boul. и Rana camerani Boul.), поскольку некоторые популяции или группы популяций значительно отличались по окраске и пропорциям тела. Сравнение ряда популяций с Северного Кавказа и Закавказья (Ищенко, 1978б) позволило установить существенные различия в проявлении полиморфизма в исследованных частях ареала. К настоящему времени даже в пределах только Кавказского региона, т.е. сравнительно

небольшой части ареала, обнаруживается значительная изменчивость в проявлении полиморфизма этого вида (Ищенко, 1978б; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1996). Так, частота особей морфы "maculata" составляет 92.7 - 96.6% на высоте 2500 м в районе южного побережья оз. Севан, на северных склонах г. Арагац (2600м) и в зоне сухих степей вблизи г. Ереван на высоте 1300 м. На Северном Кавказе (Кабардино-Балкария) на высоте 2500 м она составляет лишь 46.9%, в окрестностях г. Нальчик (560 м) - 19.1%, а на равнине в Колхидской низменности (районо г. Поти) - 25.1%. Также велики различия между популяциями по встречаемости морфы "striata" - в Грузии на высотах 1000-2500 м частота её варьирует от 4 до 87%., причем обнаружены значительные различия между популяциями, обитающими на одной высоте. На Северном Кавказе частота этой морфы вообще невелика - на высоте 850-950м в разные годы она не встречалась или же обнаруживалась у 0.5% особей, а на высоте 2500 м (верховья р. Баксан) частота её достигала 3.1%. В тоже время в Армении отмечено значительное возрастание особей со светлой полосой при продвижении в горы от 1300 м до 2600м от 15.9% до 69.6%. В целом распределение морф по ареалу в пределах Кавказского региона неравномерно - значения коэффициентов контингенции достоверны и составляют 0.106-0.553, причем наиболее они велики для морфы "maculata" (0.463) и морфы "striata" (0.553). В тоже время нельзя говорить о строгих корреляциях между частотой морф и высотой над уровнем моря.

Rana arvalis. Уже первые специальные исследования полиморфизма остромордой лягушки (Stugren, 1966) обнаружили значительную неравномерность распространения морф в пределах ареала при отсутствии четких корреляций между ландшафтно-географической зональностью и частотой морф, хотя и на крайне небольшом материале. Проведенное нами изучение полиморфизма остромордой лягушки в пределах Урала и Западной Сибири и некоторых пунктов Европейской части ареала вида (Ищенко, 1978б) позволило выявить определенные тенденции в распространении отдельных морф. Неравномерность распределения отдельных морф по ареалу в пределах российской его части статистически высоко достоверна - для всех морф значения коэффициента контингенции варьируют в пределах 0.229 - 0.384 при $p < 0.001$. В ряде случаев отсутствуют какие-либо видимые закономерности географические закономерности в распределении морф по ареалу. Частота, например, особей лишенных пятнистости (burnsi) сравнительно низка (2.3 - 8.3%) в некоторых популяциях в степной зоне Южного Урала, на юге п-ова Ямал и в окрестностях Киева. Но она значительно выше (14.8-26.6%) в окрестностях Свердловска, в низовьях Иртыша, в горах Южного Урала и в одной из популяций Оренбургской области(Ищенко, 1978б). Наименьшая частота особей со светлой спинной полосой (striata) отмечена в пойме р. Чуна (приток р. Тасеева, левого притока Ангары) и в окрестностях Киева (5.1-6.5% из 647 и 1054 экз. Соответственно). На Урале прослеживаются определенные широтные изменения частоты особей со спинной полосой, связанные с зональностью. В четырех популяциях лесной зоны Свердловской области частота морфы "striata" колеблется в пределах 17.7 - 21.6%, но южнее, в предлесостепной зоне, на границе с Челябинской и Курганской областями, частота её повышается до 34.3- 41.70%, а в Курганской области она достигает 52.9%. На Южном Урале (Челябинская обл. и Башкирия) в территориях,

приуроченных к горам частота этой морфы составляет 34.9 -41.4%. но в равнинных участках, в степной зоне Челябинской и Оренбургской областей достигает 66.9 - 81.8%. Таким образом, можно говорить о большей частоте этой морфы в открытых биотопах. В пользу этого свидетельствует достаточно высокая частота этой морфы в низинных открытых болотах Западной Сибири (до 51.5-59.2%, Ищенко, 1978б), на низинных открытых болотах в Германии - более 80% (Büchs, 1987) и в открытых биотопах антропогенных зон (Вершинин, 1997). В Белоруссии установлена повышенная частота встречаемости морфы "striata" различных участках поймы р. Припять на большей части её протяженности по сравнению со всеми остальными участками республики Беларусь (Пикулик, 1985), но связывать эти различия с вероятным загрязнением территории нет оснований, так как по нашим данным фенотипическое разнообразие популяций остромордой лягушки из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) не отличается от такового от соседних популяций предлесостепной зоны, но все они значительно отличаются по фенооблику от близкорасположенных популяций лесной зоны. Разная приуроченность отдельных морф бурых лягушек к различным биоценотическим комплексам прослеживается и при изучении географической изменчивости проявления полиморфизма на сравнительно небольших участках ареала (Косова, 1996; Пикулик, Косова, 1992).

Внутрипопуляционная изменчивость

Стабильность популяционного фенооблика во времени может свидетельствовать как об определенной адаптивной ценности различных морф, так и о достаточности даже одноразовых выборок для характеристики отдельных популяций. Несмотря на немногочисленность долговременных исследований популяций амфибий, имеются сведения о достаточно стабильном соотношении различных морф в переделах популяции в течение длительного времени (Brown, 1965; Nevo, 1973; Stewart, 1974 и др.). Эта стабильность подтверждается и на нашем материале. В популяции малоазиатской лягушки на Северном Кавказе в течение трех периодов размножения доля особей без спинного рисунка (burnsi) варьировала от 5.2 до 8.9% при том, что в среднем в разных популяциях она составляет от 0 до 12.8%. Частота морфы "striata" в популяции из Челябинской области (Ильменский заповедник) в разные годы варьировала от 39.6 до 44.8% (Ищенко., 1978б). В популяции из Свердловской области среди размозжавшихся в период 1983-1996 гг. Частота морфы "striata" варьировала в пределах 17.8 - 27.4 % (коэффициент контингенции равен 0.045 при p=0.203). Временные различия, таким образом, значительно ниже различий между популяциями. Различий в частотах иных морф нигде не обнаружено.

Возрастные отличия. При анализе сопряженности возрастной структуры популяции с её фенотипическим составом могут возникнуть по крайней мере две ситуации. В первом случае наблюдаемые различия могут быть следствием того, что одна из возрастных групп (генераций) может отличаться по своему фенооблику "ab ovo" и сохранять свою специфику до исчезновения генерации. Во втором случае исследователь может столкнуться с возрастными различиями sensu stricto, т.е. может иметь место дифференциальная смертность разных морф. Такие ситуации могут быть обнаружены лишь

при специальных исследованиях. Тем не менее даже решение первой задачи представляет существенный интерес, так как возрастная структура может накладывать определенный отпечаток на формирование брачных пар и, соответственно, на фенооблик новых генераций. Первые данные о связях возрастной структуры популяции с генетическим разнообразием популяции (как следствие фенотипического разнообразия) были получены нами на основе определения возраста по размерам тела и использованы при построении математических моделей (Шварц, Ищенко, 1968; Ищенко, 1969,1978б; Безель и др., 1974; Мазуров и др., 1972), и поэтому, естественно, нуждаются по меньшей мере в корректировке.

Изучение распределения частот различных морф в разных возрастных группах во всех обследованных популяциях позволило установить, что отсутствуют какие-либо статистически достоверные отклонения от случайного распределения морф по возрастным группам **у прыткой и центральноазиатской лягушек**, или же они настолько малы, что связь между возрастной структурой и фенообликом выборки не обнаруживается.

У сибирской лягушки в двух популяциях из Якутии обнаружена достоверная связь между возрастом и частотой морфы "maculata" . В одной из них (район Хаты-Урях) частота этой морфы у двух- и трехлетних особей составляет 77.8 и 71.8%, тогда как у четырех- и пятилетних - 40.0 и 52.6%. Значение коэффициента контингенции в этом случае равно 0.343 при $p=0.033$. В другой популяции (район с. Покровское) к этой морфе относятся все однолетние особи, у двухлетних доля ей составляет 82.4%, у трех- и четырехлетних - 54.5 и 20.0%. Коэффициент контингенции равен 0.499 при $p<0.001$. В выборках из Томской области, Монголии и с Сахалина какие-либо достоверные возрастные различия не обнаружены.

В двух сериях **дальневосточной лягушки**, собранных на о. Кунашир и в Комаровском заповеднике, обнаружена достоверная связь между возрастом и частотой некоторых морф. Особи с Кунашира характеризуются сравнительно большой частотой морфы "maculata" среди сеголеток (31.6%), тогда как в других возрастных группах частота её колеблется в пределах 4.0 - 8.3%. Коэффициент контингенции равен 0.33 при $p<0.001$. В серии из Комаровского заповедника такой связи не обнаружено. В то же время в обеих популяциях обнаружена достоверная связь с возрастом частоты морфы "hemipunctata" (коэф. контингенции С равен 0.457 при $p<0.001$ и 0.253, $p=0.006$). У экземпляров с Кунашира частота этой морфы составляет 0.77% у особей в возрасте 1-3 года и 22.7% у четырех- - шестилетних особей. В Комаровском заповеднике соответствующие частоты равны 7.5% и 21.4%.

Если в перечисленных случаях можно говорить об определенных "возрастных трендах" в изменении частот морф, то иные ситуации наблюдаются в популяциях **травяной лягушки**. Прослеживается неоднородность распределения морфы "maculata" по возрастным группам, частота её варьирует от 8.3% до 55.0%, $C=0.409$ при $p=0.012$, но определенный возрастной тренд не наблюдается. В популяции из Свердловской области (окрестности с. Раскуиха) доля крапчатых особей (punctata) среди неполовозрелых составляет 2.47%, а среди половозрелых 33.3%, преимущественно за счет четырехлетних

особей, среди которых частота этой морфы достигает 44.4%. В целом C=0.517 при p<0.001. Во всех остальных случаях (в популяциях из Белоруссии и Ленинградской области) достоверной возрастной изменчивости не обнаружено.

При сравнении частот морф в разных возрастных группах разных популяций **малоазиатской лягушки** обнаружено, что ни в одной из 11 изученных популяций (14 выборок) не обнаружено достоверных возрастных различий в частоте морфы "maculata". Наибольшие различия отмечены в популяции из окрестностей г. Нальчик (высота 560 м), где частота морфы "hemimaculata" у двухлетних особей составляла 86.4%, а у однолетних и трехлетних - по 33.3% (C=0.469, p=0.013). Достоверные зависимости между возрастом и частотой морфы "punctata" обнаружены в популяции из Армении с высоты 1300 м (C=0.334, p=0.028) и в популяции с Северного Кавказа (850 м, C=0.171, p=0.003) в серии, собранной в период размножения 1971 года. В последнем случае отмечено постепенное увеличение частоты морфы при увеличении возраста от 0 до 50%. В этой же популяции, но в серии собранной в период размножения 1972 года , отмечено увеличение с возрастом частоты особей с небольшой степенью крапчатости ("hemipunctata") от 0 до 28.6% (C=0.301, p=0.001). Сходная зависимость частоты этой морфы от возраста обнаружена в серии, собранной весной 1972 г. на побережье оз. Севан (1950 м): частота её изменяется от 0 до 37.5% (C=0.285, p=0.004). В этой же серии обнаружены возрастные различия в частоте морфы burnsi, у двух- - четырехлетних особей она варьирует от 1.2 до 8.3%, но у пятилетних достигает 28.6% (C=0.301, p=0.001). Но различия в частоте этой морфы среди разных возрастных групп в популяции из окрестностей Нальчика совершенно иные - у однолетних она встречается у 50% особей, а у трехлетних и старше - с частотой от 8.2 до 20.8% (C=0.556, p<0.001). Наконец, возрастные изменения частоты морфы striata найдены в популяции из Армении с высоты 1300 м, где полосатые особи среди старых (старше четырех лет) вообще отсутствуют, а частота их в возрастных группах от двух до четырех лет падает с 45.8% до 7.1% (C=0.397, p=0.002). Таким образом, те или иные возрастные отличия, обнаружены у малоазиатской лягушки в 8 из 84 возможных случаев (14 серий и 6 признаков), причем далеко не всегда можно говорить именно о возрастных сдвигах в частотах морф у малоазиатской лягушки, а лишь о фенотипической специфике одной из возрастных групп (генераций).

При обследовании 21 популяции **остромордой лягушки** установлено, что нет зависимости между возрастом и частотой морф maculata , hemimaculata и burnsi. Лишь в одном случае (Челябинская обл., окрестности с. Баталы) обнаружены различия в частоте морфы striata между двухлетними и трехлетними особями - 59.0 и 86.7% (C=0.358, p=0.021). Но эти различия опять-таки не являются возрастными в строгом смысле слова, так как все однолетние и четырехлетние особи имели спинную полосу, и правильнее говорить о фенотипической специфике одой возрастной группы - двухлетних особей.

Исходя из стабильности фенооблика популяции во времени, можно предположить, что эта стабильность, или слабое варьирование фенооблика во времени, может быть следствием того, что различия в фенооблике между возрастными группами в разные периоды существования популяции могут быть различными. Такого рода ситуации мо-

гут быть изучены лишь при долговременных исследованиях возрастной и фенетической структуры популяции. Проведенное длительное исследование популяции остромордой лягушки (Свердловская обл., Талицкий р-н) позволило определить зависимость между возрастом животных и частотой морф на основе данных о 8171 особях, добытых в различные периоды размножения в течение 14 лет. При рассмотрении зависимостей для всей группы в целом установлено, что действительно имеются статистически достоверные, но слабые зависимости (C=0.057 - 0.098 при p=0.001) между возрастом особей и частотой различных морф. В частности, отмечается снижение доли морфы striata у особей старше 6 лет и снижение частоты морфы maculata (Ищенко, 1990; Ishchenko, 1994b). Однако определение тех же связей между возрастом особей и частотой морф для каждой ежегодной выборки отдельно позволяет обнаружить иные результаты. Исследуемы зависимости в разные периоды размножения или отсутствуют, или, наоборот, проявляются более четко. В шести из четырнадцати случаев обнаружено достоверное снижение с возрастом частоты морфы maculata (C = 0.150 -0.186, p=0.001 -0.018), в одном случае - увеличение с возрастом частоты морфы hemimaculata, в двух случаях выявлены достоверные ненаправленные различия между возрастными группами в частоте морфы punctata и в двух случаях - снижение с возрастом частоты морфы striata. Ненаправленные возрастные различия, являются следствием специфики отдельных генераций, закладываемой при её возникновении, так как в разные годы сеголетки, проходящие метаморфоз, могут характеризоваться различной фенетической структурой (Ishchenko, 1989b). Случаи, когда отмечаются направленные возрастные изменения, когда можно говорить не только о сопряженности между возрастной структурой и фенетическим разнообразии популяции, а уже о корреляции признаков, могут являться следствием дифференциальной смертности различных морф (генотипов). Такая ситуация была исследована при прослеживании судьбы отдельной генерации, с момента вступления её в размножение до полного отмирания. Было установлено, что , с одной стороны, морфа striata характеризуется меньшей продолжительностью жизни по сравнению с бесполосыми особями и, во-вторых, морфа burnsi характеризуется не только большей продолжительностью жизни по сравнению с морфой maculata, но и более поздним половым созреванием (Ishchenko, 1994b).

Таким образом, имеется достаточно оснований утверждать, что в популяциях бурых лягушек нередки ситуации, когда по тем или иным причинам наблюдается неравномерное распределение морф (генотипов) по разным возрастным группам, но выявление таких случаев и анализ их ,по-видимому, требует долговременных исследований популяций.

Биотопические различия. Неравномерность распределения различных морф по территории, занимаемой популяций, может быть следствием прежде всего различной возрастной структуры населения амфибий в разных биотопах в том случае, если сами по себе возрастные группы характеризуются различным генетическим составом, находящем свое отражение в фенооблике этих групп. Расхождение по биотопам животных различных возрастов, особенно неполовозрелых и половозрелых особей, достаточно хорошо известно для ряда видов амфибий (Duellman and Trueb, 1986). Даже на основе анализа только размерной структуры популяций, позволяющего достаточно надежно

выделить лишь младшие возрастные группы, различное распределение животных разных возрастов на территории становится очевидным, при этом даже в пределах одной размерно-возрастной группы в разных биотопах обнаруживается разная частота одних и тех же морф (Ищенко, 1978б). Наибольший интерес представляет распределение морф на территории популяции в период размножения, поскольку судьба потомства в разных нерестилищах, как правило, неодинакова (Ищенко, 1977, 1979а, 1982). Уже на ранних этапах наших исследований было показано, что отдельные пространственные группировки малоазиатской лягушки в период размножения характеризуются и весьма различным размерным составом и специфическим фенообликом (Ищенко, Щупак, 1975). В дальнейшем была хорошо документирована различная возрастная структура отдельных брачных скоплений в популяции остромордой лягушки (Ищенко, Леденцов, 1985а, 1987; Ishchenko, 1989). Анализ данных о полиморфизме и возрастной структуре различных брачных скоплений в популяции остромордой лягушки показал, что в различные годы степень неравномерности распределения морф по территории, используемой популяцией, различна. В отдельные периоды размножения частота морфы maculata в разных нерестилищах может быть одинакова, но может и сильно отличаться , варьируя от 26.6 до 41.1% в 1987 году или от37.5% до 52.6% в 1995 г. Частота морфы striata в 1990 г. составляла в разных брачных скоплениях от 10.0 до 23.1%, а в 1994 г. - от 19.2 до 28.1% ($p<0.001$). Однако сами по себе частоты встречаемости морф могут быть недостаточны для того, чтобы характеризовать вклад отдельных пространственных группировок в генофонд новой генерации, поскольку численность размножающихся особей в них может быть различна в разные годы. Вполне вероятны и обычны ситуации, когда в пределах одного биотопа в разные годы может размножаться или значительная или, напротив, весьма небольшая доля всех половозрелых особей. Например, в одной из популяций остромордой лягушки в Свердловской области, на заболоченной вырубке площадью около 1 га ежегодно размножается от 11.4 до 52.1% всех половозрелых особей популяции, но результативность интенсивного размножения контролируется преимущественно гидрологическим режимом водоемов, т.е. вероятностью их пересыхания. С другой стороны, в подавляющем большинстве исследований при обнаружении биотопических различий в распределении морф по территории численность популяции в целом и на разных участках её территории обычно игнорируется. Поэтому более корректно, на наш взгляд, ставить вопрос иначе. Если распределение какой-либо морфы в популяции случайно и не зависит от биотопа, т.е. она равномерно распределена по территории, то относительная её численность в любом конкретном биотопе должна совпадать с относительной численностью размножающихся в данном биотопе животных, т.е. долевое участие биотопа в период размножения во вкладе в численность должно совпадать с таковым для конкретной морфы. Проверить это достаточно легко, определив на основе данных о численности размножающихся особей в биотопе (на основе подсчета всех отложенных яйцевых масс) и определив абсолютную численность морфы в данном биотопе на основе возрастной структуры размножающихся особей и фенотипического состава выборки. На основе выборочного обследования нескольких биотопов определяется абсолютная численность отдельных морф в конкретный период размножения и сравнивается с аб-

солютной численностью размножающихся животных. Проведенное нами такого рода сравнение для морфы burnsi в популяции остромордой лягушки позволило установить, что в разных биотопах в разные периоды размножения наблюдаются существенные отклонения от теоретического соотношения вклада в численность популяции и в численность генотипа (Ishchenko, 1991,1994). Не меньшие различия обнаружены и при анализе частоты морфы punctata: участок территории популяции, в котором размножалось в течение двух сезонов 30% особей популяции, содержал в то же время в разные годы от 20 до 50% общей численности морфы. В то же время для морф maculata и striata значительных отклонений не обнаружено. Такого рода различия могут быть результатом действия разных факторов, включая разную миграционную активность разных морф (Ищенко, 1979a; Ishchenko, 1994b).

Специфика пространственных группировок при формировании генофонда новой генерации хорошо прослеживается при анализе частот отдельных морф в ряде генераций сразу после завершения метаморфоза. Так, в одной из популяций остромордой лягушки (Свердловская обл.) общая частота морфы striata среди сеголеток в разные годы варьирует от 17.7 до 24.0%. Но среди сеголеток, выходящих из различных водоемов, в разные году она варьирует от 0 до 28.8%, от 3.8 до 59.0% и т.д. Таким образом, вклад отдельных пространственных группировок в генофонд новой генерации может быть существенно различным, но поскольку вклад в численность отдельных пространственных группировок может быть значительно различным, общий аллелофонд популяции может быть сравнительно стабильным (Ищенко, 1982).

Если неравномерное распределение генотипов по территории, занимаемой популяцией в период размножения, определяет изначально разный вклад отдельных пространственных группировок в генофонд популяции, то реализация этих различий может определяться не только действием абиотических и биотических факторов, контролирующих продуктивность водоемов, но и определенными **экологическим особенностями разных генотипов**, в частности, различиями в скорости роста и развития личинок. Такого рода различия известны для некоторых видов бесхвостых, в частности для разных морф Rana pipiens, и они привлекаются для объяснения различий в распространении морф в пределах ареала вида (Mertel, 1981). В пределах изучаемой нами группы видов данные подобного рода получены по крайней мере для трех видов - травяной, остромордой и малоазиатской лягушек. Для травяной лягушки установлено, что генетический состав, определяемый по частотам морф, сеголеток выходящих из разных водоемов , с разными условиями роста и развития личинок, может быть существенно отличен, но в той же мере различен генетический состав сеголеток, выходящих из одного водоема, но в разные сроки. (Пикулик, 1977, 1978, 1985). Ранее такого рода данные были получены для остромордой лягушки (Ищенко, 1978a; Ищенко, Щупак, 1974; Щупак, 1973, 1975) и для малоазиатской лягушки (Ищенко, 1978б; Шварц, Гурвич, Ищенко, Сосин, 1972). Наиболее общий результат этих исследований состоит в том, что при исходно равном фенетическом составе родителей, размножающихся в разных частях территории популяции (в разных водоемах), у новой генерации этот состав может определяться как спецификой условий личиночного развития и роста, так и реальным временем для личиночного развития (скоростью роста и развития отдельных

генотипов). Таким образом, разнообразие новой генерации может определяться при прочих равных условиях действием абиотических факторов из-за разной реакции различных генотипов уже на личиночных стадиях развития.

Естественно, при исследовании фенетической структуры популяций или внутрипопуляционных групп нельзя обойти вниманием возможные адаптивные особенности различных морф, т.е. их различную селективную ценность Хотя данных такого рода для амфибий в целом немного, уже различная степень проявления полиморфизма у близких видов, обитающих в разных биотопах, позволяет полагать определенную адаптивность полиморфизма в пределах группы (Main, 1965; Stewart, 1974). В ряде случаев допускается различная криптическая ценность разных морф (Pyburn, 1961), в том числе и спинной полосы (Browder et al., 1966). По нашим данным наблюдаются существенные различия по содержанию гемоглобина в крови между особями Rana macrocnemis, имеющими спинную полосу (striata) и бесполосыми (53.0 и 43.4% соответственно), и на основе этих различий становится объяснимым преобладание особей striata во многих горных популяциях вида (Ищенко, 1978б). К этой же категории адаптивности полиморфизма относятся различия в интенсивности газообмена у разных морф (полосатой и бесполосой) остромордой лягушки (Добринский, Ищенко, 1981), в ионной проницаемости покровов (Вершинин, Терешин, 1996; Вершинин, 1997), позволяющие понять увеличение доли морфы striata у остромордой лягушки в открытых биотопах антропогенных зон и в тех частях ареала, где инсоляция достигает сравнительно высокой степени. Важной особенностью морф являются различия в уровне окислительно-восстановительных процессов и чувствительности у тироксину у различных морф личинок (полосатые и бесполосые) остромордой лягушки (Рункова, 1975). Описанные нами различия в продолжительности жизни между морфами остромордой лягушки также, по-видимому, носят определенный адаптивный характер, хотя в различных экологических условиях они могут реализовываться по-разному и могут наблюдаться ситуации, когда эти различия не наблюдаются. С другой стороны, в некоторых ситуациях отмечается разная зависимость между размерами тела и плодовитостью у самок striata и бесполосых особей.

Специального рассмотрения заслуживает связь между полиморфизмом и размерами тела. Во-первых, размеры тела самок определяют в значительной мере плодовитость (Salthe, Mecham, 1974) а у самцов - репродуктивный успех в конкретный период размножения (Howard, 1978). Во-вторых, на размерно-возрастных отличиях морф строились модели, описывающие изменения генетического состава популяции при направленном изменении её возрастной структуры (Безель и др., 1975; Мазуров и др., 1982). Анализ всех имеющихся в нашем распоряжении серий лягушек показал, что в большинстве случаев достоверные связи между особенностями рисунка спины и размерами тела не обнаруживаются. У четырех видов - прыткой, сибирской, травяной и дальневосточной лягушек - они отсутствуют полностью, по крайней мере на том материале, который имеется в настоящее время. В северокавказских популяциях малоазиат-

ской лягушки при сравнении особей с нормальной пятнистостью (maculata) с остальными установлено, что в фактор "пятнистость" определяет 15-20% изменчивости размеров тела при сравнении его роли с влиянием возраста, а в популяции из окрестностей г. Поти его доля в дисперсии размеров тела составляет 45%. В популяции с высоты 2600 м (Армения) обнаруживаются небольшие различия в размерах между особями морфы "burnsi" и остальными, но не во всех возрастных группах, а в популяции обитающей в Армении на высоте 1300 м 28.7%.дисперсии размеров тела определяется признаком полосатости. В большинстве популяций остромордой лягушки не найдено различий в размерах тела, определяемых именно особенностями рисунка спины, т.е. полиморфизмом. Лишь небольшие различия обнаружены у особей морфы hemimaculata по сравнению с другими в популяции Челябинской области (район оз. Бускуль) и в Оренбургской области. Наблюдающиеся в ряде случаев различия в размерной структуре и средних размерах особей разных морф в пределах одной популяции наиболее вероятно могут быть следствием небольших различий в возрастной структуре и продолжительности жизни.

Описанные проявления фенетического, а следовательно и генетического разнообразия внутрипопуляционных групп могут явиться достаточным основанием для построения различного рода логических построений поддержания этого разнообразия благодаря наличию сложной структуры (как минимум - пространственной и возрастной) популяций исследованных видов и амфибий в целом, но поскольку они в той или иной мере связаны с демографией популяций, необходимо понимание масштаба изменчивости в пределах группы различных демографических характеристик.

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ БУРЫХ ЛЯГУШЕК

Несмотря на то, что проблема сохранения биологического разнообразия может быть успешно решена лишь на основе мониторинга различных групп организмов и экосистем (Яблоков, Остроумов, 1985; Чернов, 1991; Алимов, Ленченко, Старобогатов, 1997; Savage, 1995; Soule, Kohm, 1989), исследование механизмов, определяющих динамику численности популяций и скорость оборота их, равно как и изучение демографии конкретных популяций играют очень существенную и, зачастую, первостепенную роль в сравнении даже с популяционно-генетическими (Laude, 1988). Основные характеристики популяций, необходимые для этого - смертность и рост (Ebenman and Persson, 1988). Исследование этих процессов в популяциях амфибий наиболее надежно при использовании индивидуального мечения (Halliday and Verrell, 1988; Donnely, Guyer, Juterbock and Alford, 1994). Однако многие амфибии характеризуются высокой плодовитостью и, как следствие, высокой смертностью, особенно на ранних стадиях онтогенеза. В то же время динамика возрастной структуры может быть достаточно просто определена на основе скелетохронологических исследований популяционных выборок. Кроме того, скелетохронологические исследования достаточно перспективны для изучения роста на уровне особи (Augert and Joly,1993), да и само определение возраста основывается на базе измерения приростов кости. С другой стороны, резуль-

таты скелетохронологических исследований могут зависеть от изменчивости условия обитания животных, которые принуждают к проведению сравнительных исследований (Castanet, 1986). Поскольку в последнее время отмечено снижение численности ряда популяций многих видов амфибий, включая и бурых лягушек (Kuzmin, 1994), необходимость исследования возрастной структуры конкретных видов становится очевидной.

До сравнительно недавнего времени данные, относящиеся к демографии амфибий (продолжительность жизни, время полового созревания и т.д.) были получены или на основе сведений о жизни животных в неволе, или на основе мечения и повторного отлова (Turner, 1962; Duellman & Trueb, 1986). Однако развитие и прогресс скелетохронологических исследований, позволяющих помимо точного, проводить и прижизненное определение возраста особи, привело к заключению о необходимости полного пересмотра данных, по крайней мере о продолжительности жизни и росте амфибий (Смирина, 1972, 1974; Ищенко, Леденцов, 1987 и др.). Несмотря на то, что исследования регистрирующих структур у амфибий и определение возраста на их основе начаты достаточно давно (Клейненберг, Смирина, 1969; Смирина, 1972, 1974), результаты их не были использованы при подготовке достаточно современного учебника по биологии амфибий (Duellman & Trueb, 1986). В то же время уже давно отмечено, что лишь два подхода - мечение с повторным отловом и скелетохронологические исследования могут обеспечить прогресс в исследовании демографии популяций земноводных (Halliday &Verrell, 1988). Благодаря достаточной простоте и доступности последнего метода, интенсивность исследований демографии популяций земноводных настолько возросла, что если в сравнительно недавнем их обзоре (Smirina, 1994) сообщались данные о продолжительности жизни 30 видов земноводных, полученных на основе скелетохронологических исследований, то в настоящее время число обследованных в этом отношении видов возросло более чем вдвое (не менее 65 видов), и количество проводимых исследований продолжает увеличиваться. Напротив, индивидуальное мечение с повторным отловом, хотя, безусловно, и наиболее корректно для изучения роста и смертности в популяциях земноводных, для крупных популяций часто малоэффективно, так как требует больших затрат времени и, соответственно, финансовых затрат, а также из-за большой смертности и расселения молодых особей (Berven, 1988) не всегда дает корректные результаты. В связи с определенной новизной скелетохронологических исследований, значительная часть их проведена или на разовых, или небольших выборках, но все большее значение приобретают длительные исследования возрастной структуры популяций амфибий, основанные на определении возраста животных с помощью скелетохронологии. (Ryser, 1988,1996; Gibbons & McCarthy, 1983,1984; Ishchenko & Ledentsov, 1986; Ishchenko, 1989; Kuhn, 1994). С другой стороны, отмечается , что при проведении скелетохронологических исследований земноводных получаемые результаты зависят от изменчивости условий обитания и в связи с этим необходимо проведение сравнительных исследований (Castanet, 1986).

Исследования демографии популяций амфибий, проведенные в течение последних двух десятилетий, позволили сделать несколько наиболее общих выводов. Во-первых, установлено, что возрастная структура популяций в пределах ареала может варьиро-

вать в значительной степени благодаря различной максимальной продолжительности жизни (календарный возраст) в разных популяциях. Эта продолжительность жизни, как правило, увеличивается с юга на север и с продвижением в горы (Hemelaar, 1986; Caetano, Castanet, 1993). Во-вторых, возрастная структура популяций, как правило, нестабильна во времени, что в свою очередь, делает практически невозможным использовать распределения возрастных групп для анализа смертности без данных о численности (Smirina, 1994).

Определение некоей средней продолжительности жизни для конкретных популяций на основе исследования выборочного распределения возрастных групп может приводить к значительным ошибкам из-за нередкого отсутствия или низкой численности отдельных возрастных групп независимо от возрастно-специфической смертности (пересыхание водоемов может приводить к почти полному исчезновению генерации на ранних этапах онтогенеза), и средний возраст в выборке может соответствовать генерации , численность которой минимальна (распределение возрастов в таком случае является двухвершинным), что было отмечено и для бурых лягушек (Ryser, 1988; Ищенко, Леденцов, 1987).

Существуют ряд ограничений, препятствующие корректному демографическому анализу популяций амфибий даже при наличии метода точного определения возраста на уровне особи. Так, при условии что рост молодых лягушек начинается сразу после выхода из спячки, а взрослых - вскоре после икрометания и миграции от нерестовых водоемов (Ryser, 1989), размер животных в сериях, собранных в середине сезона активной жизни, трудно точно привязать к определенному возрасту, и наиболее предпочтительны выборки, собранные или в период размножения, или в период завершения роста перед уходом на зимовку, т.е. в конце летнего сезона. Позднелетние или осенние выборки наиболее предпочтительны, поскольку в это время уже заканчивается созревание половых продуктов и легко определяется достижение зрелости лягушек, хотя биотопическое распределение животных разных возрастов может быть неодинаковым (Ищенко, Леденцов, 1987). Последнее особенно заметно в период размножения, когда неполовозрелые особи вблизи водоемов, используемых для икрометания практически отсутствуют, да и возрастной состав размножающихся особей в разных нерестилищах может сильно отличаться (Ищенко, Щупак, 1975; Ищенко, Молов, 1979; Ищенко, Леденцов, 1987; Ishchenko, 1989b, 1996). Таким образом, ряд демографических вопросов даже при точном определении возраста может быть решен только при условии корректного сбора исходного материала.

Исследование ряда серий бурых лягушек, собранных как нами, так и другими зоологами (Ishchenko, 1996) на территории России и сопредельных с нею, позволило охарактеризовать некоторые демографические особенности популяций и видов и внести соответствующие коррективы в существующие представления в ранее высказанные заключения. Очевидно, что определение неких усредненных видовых характеристик демографических паттернов видов невозможно, так как оно требует не только данных о демографии отдельных популяций, но и данных о численности вида в разных частях ареала, необходимых для расчета взвешенных характеристик. Поскольку данные второго рода практически отсутствуют и появляются в публикациях крайне редко (см.,

например, Пикулик, 1985), возможные видовые сравнения могут быть осуществлены лишь в рамках изучения географической изменчивости отдельных видов (Ishchenko, 1998b). Ниже приводятся основные демографические данные относительно всех изученных видов.

Наименее изученными в отношении демографии являются два вида - прыткая (Rana dalmatina) и центрально-азиатская (Rana asiatica) лягушки, сведения о которых получены нами на основе исследования единичных серий.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные о возрасте и росте **прыткой лягушки (Rana dalmatina)** получены (Ishchenko, 1994,1995b, 1996; Ищенко, 1996) на основе обследования серии в 256 экземпляров, собранной в сентябре 1972 г в Ужгородском районе Львовской области. При этом возраст определен только у 131 самки и 107 самцов, поскольку значительная резорбция кости в процессе роста препятствует точному определению возраста почти 10% особей. Период активности составляет около 7 месяцев (Полушина, Кушнирук, 1963). Период роста сеголеток перед зимовкой - 2-2.5 мес. По нашим данным, сеголетки перед зимовкой или, по крайней мере, в конце периода роста (конец сентября) имеют размеры тела 23.8-28.8 мм (в среднем - 27.6 мм). Поскольку размеры при метаморфозе и рост после первой зимовки сильно варьируют, размер животных пред второй зимовкой также сильно изменчив. Длина тела самок составляет 31.4-50.0 мм (в среднем - 36.1 мм), самцов - 34-47.5 мм(M=40.4 мм). Рост между второй и третьей зимовками также интенсивен - средние размеры тела перед третьей зимовкой составляют у самок 49.76 мм (39.6 - 58.3 мм), у самцов - 44.37 мм (36.8-49.0 мм). Перед четвертой зимовкой средние размеры самок достигают 52.7 мм, перед пятой- 53.14 мм, причем одна явно пятилетняя мелкая самка имела длину тела 40.9 мм . В то же время размеры двух самок перед шестой зимовкой равнялись 59.4 и 61.5 мм , а одной - перед седьмой зимовкой - 63 мм. Средние размеры самцов перед четвертой зимовкой равны 46.52 мм (n = 54 экз.) и варьируют в пределах 38.5 - 50мм. Шесть самцов перед пятой зимовкой имели среднюю долину тела 47.07 мм и одиночные особи перед шестой и седьмой зимовками имели длину тела 51.4 и 58 мм. В исследованной популяции особи крупнее 60-70 мм встречаются редко, хотя и достигают, по некоторым данным, 70-80 мм (Полушина, Кушнирук, 1963), в целом же обычно размеры тела не превышают 70 мм (Kuzmin, 1995) независимо от пола. Наши данные позволяют утверждать, что максимальная продолжительность жизни самцов и самок прыткой лягушки не менее 7 лет, и до предельного возраста доживают не самые крупные особи. При этом относительно более заметные различия в размерах между шести- и семилетними особями по сравнению с четырехлетними и пятилетними чем, например, при сравнении пятилетних с четырехлетними, могут определяться не возрастно-специфическим ускорением роста, а условиями года или же исходными размерами в начальный период роста на суше. В пользу последнего свидетельствует следующие данные. Поскольку размер тела коррелирует с диаметром кости (Смирина, 1983; Леденцов, 1997; Ryser, 1996), и именно с диаметром фаланга в средней части диафиза, мерилом зависимости между предыдущим и последующим размерами могут быть корреляции между диаметрами фаланг в определенном возрасте. В данном случае корреляция между диаметром линии склеивания, соответствующей первой зимовке и диа-

метром таковой для второй зимовки равна 0.548 (p=0.01), т.е. размер тела перед второй зимовкой лишь на 30% определяется размерами тела после выхода с первой зимовки, а остальная часть дисперсии длины тела определяется иными факторами. Еще менее выражена зависимость между диаметром кости при третьей зимовке с таковым для первой зимовки (коэффициент корреляции равен 0.312), но корреляция между диаметром кости соответствующим третьей зимовке существенно скоррелирована с таковым второй зимовки (r=0.776, p<0.01) . Таким образом изменчивость размеров тела перед третьей зимовкой в значительной мере (примерно на 60%) определяется размерами тела при второй зимовке.

В целом различий в возрастной структуре самцов и самок не отмечено (χ^2=3.28, d.f.=6 , p=0.772; τ = 0.02), но зависимости между полом и размером тела достоверны. В тоже время в общей дисперсии размеров тела в выборке доля влияния пола незначительна и составляет лишь 5.6%, тогда как возраст определяет большую часть этой изменчивости - 68.5%.

Сравнительные данные о демографии прыткой лягушки, основанные на данных скелетохронологии или мечении практически отсутствуют, и лишь на основе небольшой выборки с юга Италии установлена максимальная продолжительность жизни в 5 лет (Quarino, Angelini, 1994), что вполне согласуется с более длинным периодом активности в течение года в южной части ареала вида, где период роста составляет около 8 месяцев.

Поскольку данные о демографии **центральноазиатской (Rana asiatica) лягушки**, помимо наших (Ishchenko, 1995a,b; Ищенко, 1996)), вообще отсутствуют, имеющийся материал может быть использован лишь для наиболее общего сравнения. На основе полученных нами данных (серия из окрестностей Алматы , собранная весной 1972 г., включающая 27 самок и 96 самцов) можно утверждать, что максимальная зарегистрированная нами продолжительность жизни у самцов и самок - 5 лет (Ishchenko, 1996). При этом максимальная длина тела самок 62 мм, самцов - 55.4 мм . Наименьший возраст половозрелых особей - 2 года, как у самок так и самцов при минимальных размерах тела соответственно 38 мм и 41 мм. Наибольший рост происходит на втором и третьем годах жизни. Несмотря на отсутствие в выборке особей, переживших только одну зимовку, судя по размерам костномозговой полости и остаткам линии склеивания, соответствующей первой зимовке, размер особей после первой зимовки должен варьировать в пределах 20-25 мм. В то же время длина тела двухлетних самок варьирует в пределах 32.3 - 48.8 мм, самцов - 33.0-52.0 мм. У трехлетних особей эти колебания составляют 40.5- 62.0 мм и 35 - 55 мм соответственно. Размеры тела четырех- и пятилетних самок составляют 53.2 - 61 мм, самцов - 48.8 - 55.4 мм. Связь между полом и размерами в целом достоверна, достоверна (χ^2=97.7, d.f=64,p=0.004), но лишь за счет различий только в одной возрастной группе (трехлетние особи), хотя различия в возрастной структуре самцов и самок недостоверны (χ^2= 2.93, p=0.403). Преобладающей возрастной группой являются трехлетние особи (62%), доля четырехлетних и пятилетних особей составляет 5.5% для каждой группы.

Существенно больший материал имелся в нашем распоряжении для определения возраста **сибирской (Rana amurensis) лягушки** - возраст определен у 347 экземпляров из Якутии, Томской области, Северной Монголии и с Сахалина (Ishchenko, 1995a, 1996). При этом устанавливается, что само определение возраста в различных популяциях (успешность его определения) различно в силу неодинаковой скорости резорбции костной ткани в процессе роста. Так у экземпляров, добытых в Якутии, преимущественно не далеко от Якутска, линия первой зимовки сохраняется у 43.% самцов и 52% самок , в то время как у Сахалинских экземпляров она сохранена полностью лишь у 18% особей. В то же время эти различия могут быть связаны и конкретными условиями роста в определенный вегетационный период и отражать в большей степени именно эти условия, а не географические различия. Поэтому в случае работы с разовыми выборками, особенно с небольшими, определить причину различий в характере роста на основе скелетохронологического анализа не всегда представляется возможным. Тем не менее, максимальный возраст устанавливается достаточно надежно. В частности, из 198 особей добытых в Якутии семилетние (только самки) составили 2.0 %, и одна особь (также самка) была отловлена перед восьмой зимовкой (0.5%). Самцы старше шести лет в Якутских сериях нами не обнаружены. Согласно данным Белимова и Седалищева (1984) сибирская лягушка в Якутии доживает до возраста 9 лет. Однако, как отмечалось в этой работе, возраст определялся (на срезах бедренных костей) путем добавления к числу видимых линий склеивания еще двух, а нами установлено (на срезах фаланг), что вторая линия зимовки у этого вида никогда не резорбируется и часто полностью сохраняется первая, поэтому вполне оправдано предположить, что авторы завысили длительность жизни вида по крайней мере на один год, а для особей с медленным ростом это превышение могло быть еще большим. В то же время нельзя исключать того, что в разные периоды существования популяции максимальная продолжительность жизни может быть различной из-за разной продолжительности жизни различных когорт (генераций). Максимальная продолжительность жизни сибирской лягушки, по-видимому, составляет 8 лет, по крайней мере на тех данных, которые имеются к настоящему времени. Также важно и то, что заключение авторов о том, что самцы этого вида созревают позже самок, может быть следствием методических расхождений, хотя их данные и рассматривались как исключительный случай (Smirina, 1994). На самом деле половозрелость у сибирской лягушки обычно достигается как у самок, так и самцов к третьей зимовке, судя по тому, что среди особей собранных в середине августа 1974 г. в районе Якутска были обнаружены половозрелые самцы и самки перед третьей зимовкой, но в то же время небольшое количество созревающих самцов отмечается перед второй зимовкой, так же как и встречаются незрелые самки и самцы перед третьей и четвертой зимовками. Что касается экземпляров из Монголии, то для этого вида отмечалось (Кузьмин, 1986; Боркин, Кузьмин, 1988) ~~отмечалось~~ наличие в популяциях особей с не более чем пятью линиями склеивания, соответствующими зимовкам, и полагалось, что максимальный возраст в Северной Монголии у сибирской лягушки - 5 лет. Однако, по нашим данным, у более чем 95% особей из Монголии уже перед второй зимовкой резорбируется линия склеивания, соответствующая первой зимовке, а соответствующая второй - никогда.

Поэтому максимальная продолжительность жизни сибирской лягушки в Монголии - не менее 6 лет. При этом если в центральной Якутии период активной жизни (роста) составляет около 3.5 месяцев в год, то в Северной Монголии - около 4.5 месяцев. Несмотря на то что особи старше шести лет обнаружены только в выборке из Якутии и только среди самок, не найдено половых различий в распределении возрастных групп (p=0.772). Наблюдаемые различия в размерах тела между популяциями, наиболее вероятно, связаны с различным возрастным составом выборок. Анализ дисперсии размеров тела сибирской лягушки позволил установить, что большая её часть определяется возрастом (81.7%), небольшая - (1.44%) - взаимодействием возраста и пола и 16.7% - остаточная дисперсия. При этом связь пола и размеров очень невелика - τ =0.024 при p=0.735, тогда как для связи размер - возраст τ =0.76 при p=0.01.

Возрастной состав популяций **дальневосточной лягушки (Rana chensinensis)** изучен на основе двух серий, собранных в конце сентября - начале октября 1973 г. на о. Кунашир и в Комаровском заповеднике. Всего определен возраст у 379 особей. Большая часть самок достигает половозрелости к 3 зимовке, и минимальной длина тела зрелых самок составила 48.8 мм, но среди особей, доживших до третьей зимовки есть и незрелые- длиной 43.5мм и менее. Самый молодой зрелый самец (перед второй зимовкой) имел длину тела 48 мм. Максимальные размеры тела в изученных выборках - 61.5 мм для самцов и 74.3 мм для самок. Максимальный возраст особей с Кунашира - 6 лет для самок и 5 лет для самцов, в Комаровском заповеднике - 5 и 4 лет соответственно. Обследованные популяции характеризуются примерно равным периодом активной жизни в течение года - около 5 месяцев. Зависимость между полом и длиной тела отсутствует (χ^2=221.662 , d.f=206, p=0.216). В общей дисперсии размеров тела доля возрастной компоненты составляет 84.46%, взаимодействия пола и возраста - 2.19% и остаточной - 13.35%. Различия в размерах между двумя выборками определены различиями в возрастном составе их, которые являются достоверными (χ^2=31.275 , d.f.=5, p=0.001) - среди особей с Кунашира особи старше 4 лет составляют 7.8%, в Комаровском заповеднике - 0.9%.

Данные о перечисленных выше четырех видах бурых лягушек (Rana asiatica, Rana amurensis, R. chensinensis, R. dalmatina) позволяют рассматривать эту группу лягушек как виды со сравнительно короткой продолжительностью жизни - максимальный зарегистрированный нами возраст - 8 зимовок у одной особи. Вместе с тем , по крайней мере по нашим данным, эти виды не являются сравнительно крупными видами (см., например, Банников, Даревский, Ищенко и др., 1977; Kuzmin, 1995). Для всех изученных популяций характерно половое созревание преимущественно в три года и сравнительно небольшое количество репродуктивных периодов на особь в течение жизни - 3- 4 и очень редко - 5. Для них также не обнаружено сильных географических различий в перечисленных выше демографических характеристиках. Остальные три вида - Rana arvalis, Rana temporaria и Rana macrocnemis характеризуются значительно большими ареалами, обитанием в более разнообразных ландшафтно-географических и климатических зонах и сравнительно высокой степенью полиморфизма. Рассмотрение их демографических характеристик приводится ниже.

Демография травяной лягушки (Rana temporaria) была изучена нами на 4 сериях общим объемом в 500 особей, собранных Минской области, окрестностях Петербурга, на Среднем Урале и на Полярном Урале (Ishchenko, 1996). Наибольший интерес представляет рассмотрение изменчивости скорости полового созревания и скорости роста и размеров при созревании (Ishchenko, 1993).

Среди 144 особей, собранных в сентябре 1974 г. В Минской области, максимальный зарегистрированный возраст был 7 лет как у самцов, так и самок, т.е. были обнаружены особи дожившие до седьмой зимовки. Наименьший возраст половозрелых самок в серии равен трем годам (созревание достигается перед третьей зимовкой). При этом размеры трехлетних самок варьировали от 55.8 до 65.4 мм и в среднем равнялись 60.01 мм (n=10). В тоже время в выборке обнаружены также трехлетние, но неполовозрелые самки. Их размеры колебались от 46.1 до 56.8 мм (M= 51.13 мм, n=30). Длина тела половозрелых четырехлетних самок варьирует от 62.7 до 68.0 мм (M=64.85, n=6).

Минимальный возраст половозрелых самцов также равен 3 годам. Длина тела этой группы особей составляет 54.2-69.4 мм (M=60.58 мм, n=38). В то же время размеры тела трехлетних неполовозрелых (по состоянию гонад и развитию брачных мозолей) самцов колеблются в пределах 45.4-52.3 мм (M= 49.23 мм, n=12). Таким образом, как у самцов так и самок, наблюдается почти хиатус по размерам зрелых и незрелых особей в пределах одной возрастной группы, что позволяет полагать, что половозрелость в данном случае достигается прежде всего достижением определенных размеров тела, что, по-видимому, осуществляется не ранее чем в трехлетнем возрасте. Однако в серии была обнаружена незрелая самка перед второй зимовкой размером 58.6 мм, хотя в целом размеры двухлетних варьируют в пределах 40-53.2 мм у самок и 41.6-51.8 мм у самцов. Средние размеры равны соответственно 49.05 и 47.61 мм. Длительность вегетационного периода, т.е. периода потенциального роста в этой популяции составляет около 6 мес. (Пикулик, 1985).

Иная картина наблюдается у травяных лягушек из Ленинградской области. Изученная серия собрана в начале октября 1972 г. за зимовке в районе г. Мга. Минимальный определенный возраст зрелых самок - 2 года, но обнаружена одна самка размером 59.2 мм. Большую часть половозрелых составляют трех- и четырех летние особи. При этом размеры зрелых трехлетних самок равны 56.6-69.6 мм, а четырехлетних - 61.8-80.2 мм. Размеры тела трехлетних неполовозрелых самок равны 50.5-59.3 мм, и, таким образом, наблюдается определенное перекрытие по размерам тела одновозрастных зрелых и незрелых особей. Но размеры незрелых двухлетних самок равны 49.6-53.2 мм, т.е. существенно меньше незрелых трехлетних. Минимальный возраст зарегистрированный в серии для половозрелых самцов - три года при размерах 58.2-70.0 мм Размеры тела незрелых трехлетних и двухлетних самцов не превышают 52.3 мм. Длительность потенциального периода роста на суше не превышает 5 месяцев.

Принципиально иная картина наблюдается на Приполярном Урале. Изучение серий лягушек, собранных преимущественно в период размножения в районе стации Красный Камень и на хребте Оббе в 1958-1960 гг. позволило установить, что минимальный возраст половозрелых самок равняется 5 годам (размножение после пятой зимовки). Размеры тела зрелых пятилетних самок равны 59.0-72.7 мм. Однако в выборках при-

сутствовали и пережившие пять зимовок незрелые самки - с размерами 40-59.6 мм и незрелые четырехлетние самки длиной 46.2-61.5 мм. Ясно, что некоторые молодые особи достигают минимальных размеров, при которых достигается половозрелость в относительно раннем возрасте, но или не приступают к размножению, или перестают расти после достижения определенных размеров.

У самцов минимальный возраст половозрелых особей равен 4 годам, и размеры зрелых четырехлетних равны 61.2-70 мм, а пятилетних - 62.0 -70.5 мм. Размеры незрелых трехлетних в изученной серии самцов равны 32-46.3 мм. Можно полагать, что на северном пределе ареала вида (в одном из участков) у самцов половозрелость определяется достижением достаточно крупных размеров тела при быстром росте после третьей и до четвертой зимовки, а у самок, по-видимому, половозрелость достигается в первую очередь особями, растущими медленно, поскольку именно между 4й и 5й зимовками происходит созревание яиц, и рост замедляется. Достижение размеров, необходимых для наступления половозрелости, в более раннем возрасте , видимо, достигается высокими энергозатратами на рост, а не на развитие половых продуктов.

Максимальная продолжительность жизни зарегистрирована для самок 17-18 лет, самцов - 12 лет. Общий период роста не превышает 2-2.5 месяцев в год (Топоркова, Зубарева, 1965; Шварц, Ищенко, 1971). Продолжительность жизни в 10 лет может рассматриваться нормальной.

Для травяных лягушек, обитающих на Среднем Урале (южная часть Свердловской области), наиболее старыми особями оказались самцы и самки , пережившие 7 зимовок (Ishchenko, 1996). Максимальные размеры тела Свердловских особей 76.2 мм для самцов и 77.4 мм для самок, но наиболее старый самец имел длину тела 63.3 мм , а самка - 77.4 мм. Из общей дисперсии размеров тела на долю возрастной компоненты приходится 72.82%, взаимодействие возраста и пола - 0.82%, остаточная дисперсия составляет 26.36%.

Полученные данные в целом подтверждают высказанную ранее точку зрения об увеличении продолжительности жизни с продвижением на Север (Шварц. Ищенко, 1971), и наблюдаемая картина соответствует наблюдаемой иногда при сравнении равнинных и горных травяных лягушек - скорость роста в северной популяции соизмерима с таковой в более южных на достаточно большом временном отрезке, по крайней мере в первые годы жизни, хотя максимальные размеры тела отмечены именно у особей северной популяции (рис.1а). В то же время достаточно хорошо известно, что длительность периода активности в разных климатических зонах может значительно отличаться, (Licht, 1975; Hemelaar, 1986), что накладывает отпечаток на общую среднюю скорость роста (Licht, 1975). Зависимости, описывающие соотношение между размерами тела и возрастом, выраженным как количество зимовок, пережитых особью, могут быть недостаточно корректны, так как не учитывают длительности периода активности в разных участках ареала. Поэтому корректнее оценивать возраст животных, выраженный как количество месяцев, прожитых животными вне периода зимней спячки. При этом, естественно, приходится прибегать к допущению, что этот период потенциального роста реализуется полностью во всех случаях. По крайней мере для травяной лягушки известно, что молодые особи начинают активно расти сразу

Рис.1а. Зависимость между возрастом и длиной тела в популяциях травяной лягушки

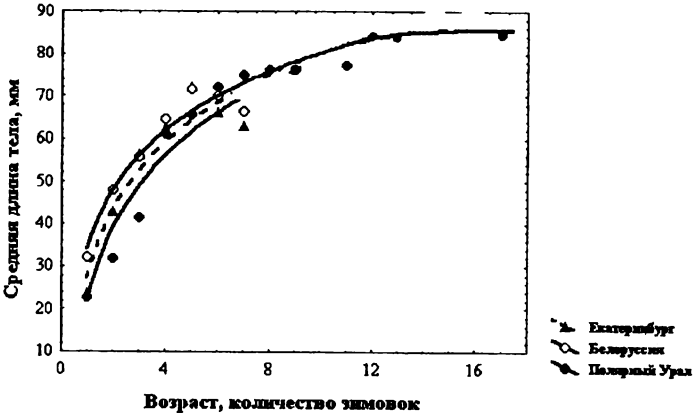
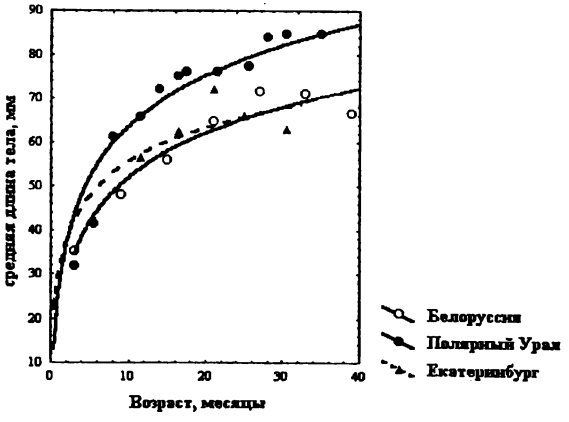


Рис. 1б .Зависимость между размерами тела и возрастом в популяциях травяной лягушки



после выхода с зимовок (Смирина, 1980). Полученные нами таким образом кривые роста (рис.1б) позволяют придти к совершенно иному выводу - северные травяные лягушки характеризуются не большей продолжительностью жизни, а более высокими темпами роста. Причин этому (вернее, объяснений) может быть несколько, но по меньшей мере два обстоятельства заслуживают внимания. Во-первых, экспериментально показано, что молодые леопардовые лягушки (Rana pipiens) в условиях длительного фотопериода (а длительность его в Субарктике значительно больше по сравнению с лесной зоной) растут быстрее по сравнению с обычной фотопериодической ситуацией (Richards and Lehman, 1980). Во-вторых, суммарная биомасса наземных беспозвоночных в условиях, например, Приполярного Урала и Южного Ямала не ни-

же таковой подтаежных лесов Среднего Урала, но реализуется в течение гораздо более короткого вегетационного периода (Ольшванг, 1992), и, таким образом, среднесуточные обилие и доступность ресурса для северных амфибий оказываются значительно выше, а рост амфибий зачастую определяется условиями питания (Smith, 1976; Claussen, Layne, 1983; Seale, 1987). Одним из факторов, определяющих увеличение продолжительности жизни в северных популяциях может явиться время, необходимое для достижения половозрелости. В частности, в условиях Приполярного Урала в силу климатических особенностей региона, молодые особи сразу после завершения метаморфоза не имеют возможности расти и уходят на зимовку (Топоркова, Зубарева, 1965), и, таким образом, размер молодых после перовой зимовки соответствует таковому при прохождении метаморфоза, который в различных частях ареала вида варьирует очень слабо (Ryser, 1996). Поэтому для достижения размеров, необходимых для полового созревания в условиях короткого вегетационного периода, требуется большее количество сезонов роста, что может иметь следствием увеличение продолжительности жизни, поскольку она зависит и от времени полового созревания (Kara, 1994). При этом суммарная продолжительность жизни, выраженная во времени активной жизни, может быть сопоставимо близкой.

Достаточно резко различия в характеристиках жизненных циклов у амфибий в целом и бурых лягушек в частности могут проявляться при сравнении горных и равнинных популяций. На территории России и сопредельных с нею два вида проникают относительно высоко в горы - малоазиатская и остромордая лягушки. При этом малоазиатская лягушка поднимается в горы повсеместно на протяжении всего ареала (Baran, 1969; Baran, Atattur, 1986), а остромордая - только на Алтае (Яковлев,1979, 1980).

Имеющиеся в литературе данные относительно демографии этого вида (Тертышников, Логачева, Кутенков, 1978; Леденцов, Мелкумян, 1987; Pagano, Giacoma, Balletto, 1988; Gokhelashvili, Tarkhnishvili, 1994; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1996) основаны на сравнительно небольших сериях, собранных в разные сроки периода активности, и определение возраста проведено с использованием различных костей, что значительно затрудняет проведение сравнительного анализа. Обширный материал, полученный на основе определения возраста 2566 особей из 10 популяций Северного Кавказа и Закавказья (Ishchenko, 1996) позволяет внести существенные коррективы в имеющиеся представления о демографии этого вида.

Исследование изменчивости демографических характеристик малоазиатской лягушки представляет интерес в связи с тем, что, как было показано ранее, степень морфологического сходства между популяциями у этого вида (в пропорциях тела и размерах) не является следствием только различий обитания на разной высоте над уровнем моря, но и действием иных факторов (Ищенко, 1986). Поэтому можно ожидать, что изменчивость скорости роста и, соответственно, продолжительности жизни коррелирует не только с привязанностью к определенному высотному поясу.

Наибольший материал был получен из популяции, обитающей на высоте 850-900 м в районе Голубых озер (Кабардино-Балкария), где в течение трех периодов размножения (1970-1972 г.г.) были собраны большие серии и возраст определен у 909 особей

(150 самок и 759 самцов). Минимальный зарегистрированный возраст размножающихся особей - 2 года, и животные этой возрастной группы составляют в среднем 12.8% самок и 12.4% самцов. Большую часть размножающихся составляют трех- и четырехлетние особи - 43.6 и 30.2% у самок и 43.8 и 34.8% у самцов. Пяти- и шестилетние особи составляют в среднем 13.4% самок и 8.7% самцов. Лишь весной 1971 г. Были добыты два самца пережившие 7 и 8 зимовок. Таким образом, можно говорить о том, что в данной популяции встреча самцов старше 6 лет маловероятна (0.2%) , также как и маловероятна продолжительность жизни самок более 6 лет. Корреляция между полом и возрастом отсутствует, вклад пола в дисперсию размеров тела нулевой, доля влияния возраста - 54.1%, взаимодействия пол - возраст- 4.75% и остаточная дисперсия составляет 41.15% общей дисперсии размеров тела половозрелых животных. Различий между годами не обнаружено.

Анализ большой выборки (возраст определен у 673 особей) собранной на побережье оз. Севан (1950 м над ур. моря) позволил установить, что минимальный возраст размножающихся - 2 года, и животные этой группы среди самцов и самок составляют 9.5%. Особи, пережившие три, четыре и пять зимовок составляют среди самок соответственно 39.7, 33.2 и 14.6% , у самцов - 35.9, 33.8 и 17.3%. Шестилетние составляют по 3% самцов и самок и лишь три самца (из 474) пережили 7 зимовок. Корреляции между полом и возрастом недостоверны, и в дисперсии размеров тела доля возрастной компоненты составляет 51.31%, взаимодействия пол - возраст - 5.43%, остаточная дисперсия - 43.25%.

Иная картина наблюдается при анализе животных собранных в пойме р. Манташ на северных склонах г. Арагац на высоте 2600м. Общий объем выборки - 487 особей, но возраст определен только у 455 особей. Среди особей доживших до третьей зимовки встречаются как половозрелые так и не созревшие, и у самок минимальный размер половозрелых 48.4 мм, а у самцов - 49.5 мм. Среди четырехлетних встречены также незрелые особи- менее 47 мм, но большинство особей перед четвертой зимовкой- половозрелы. Максимальная продолжительность жизни у самок в этой популяции - 10 лет, у самцов - 12 лет. Среди половозрелых особей четырехлетние составили 6.4% у самцов и 6% у самок. Особи 5-10 лет у самок составили 33.3, 9.5, 19.0, 14.3, 8.3 и 9.5%. У самцов эти доли были соответственно равны 19.4, 14.7, 18.7, 19.4, 11.4, и 8.0%. Особи 11 и 12 лет составили 1.67 и 0.33%. Для этой популяции характерна не только сравнительно большая продолжительность жизни, но и достаточно высокая частота в выборке старших возрастных групп, что может свидетельствовать о сравнительно высокой выживаемости после достижения половой зрелости до предельного возраста , причем большей у самцов нежели у самок. Для этой популяции достоверны зависимости между полом и возрастом и доля половой компоненты в дисперсии размеров тела равна 11.2%, а возраста - 71.28% при остаточной дисперсии лишь 17.5%.

Рассмотренные выборки характеризуют популяции не только обитающие на разной высоте, но и в значительной мере удаленные (на сотни километров)и изолированные друг от друга. Представляет определенный интерес сравнение популяций, обитающих на разных высотах, но в пределах достаточно ограниченной территории, между которыми обмен особями если и не известен, то, по крайней мере исходя из наибо-

лее общих представлений о миграционной способности лягушек, весьма возможен.. Такого рода выборки были изучены нами из биотопов среднего течения р. Баксан (Кабардино-Балкария), собранные осенью 1972 г. Так , в пойме р. Адыр-су, правого притока р. Баксан, на высоте 2400 м, в конце сентября из 61 особей малоазиатской лягушки (38 самцов и 23 самки), собранных на зимовке (на суше) 3 особи (две самки на четвертой зимовке размером 45 и 51.4 мм и одна на второй зимовке - размером 44.3 мм) были неполовозрелыми, а остальные - самцы от 4лет (от 56 мм) до 12 лет, и самки от 4 лет (от 57.8 мм) до 10 лет, все были половозрелы. Максимальный размер самок составил 77.6 мм (8 лет), самая старая (10 лет) имела длину 69.4 мм. Самый крупный самец имел размер 73.2 мм (8 лет), а самый старый (12 лет) - 72 мм. Достоверно значимой связи между полом и возрастным составом не обнаружено. В общей дисперсии размеров тела доля возрастной компоненты составляет 51.51%, пола - 18.76%, взаимодействия пол - возраст - 13.76% и остаточная дисперсия - 23.97%.

В тоже самое время серия малоазиатских лягушек (24 самки и 69 самцов) была собрана в зимовальном водоеме близ с. Тегенекли на высоте 1800 м, на расстоянии в 4.5 км (по прямой) от предыдущей популяции. Все особи были собраны при температуре воды около 4^0С и все самки находились в амплексусе и сохраняли достаточно высокую активность (при поимке перемещались по дну водоема). Поскольку размеры пойманных на зимовке лягушек отличались от размеров отлавливаемых на этой территории в период размножения не более чем на 2-3 мм, а в период размножения измерения проводились на свежедобытых экземплярах, можно с уверенностью было полагать, что все зимовавшие были половозрелыми, что в дальнейшем подтвердилось вскрытием. Максимальный возраст в этой серии был равен 9 зимовкам у обоих полов. Минимальный размер тела половозрелых самок 56.3 мм (3 года) , самцов-56.1 мм (2 года). Максимальная длина тела самок 77 мм, самцов - 80.0 мм (в обоих случаях - в возрасте 9 лет). Достоверной связи между полом и возрастом не обнаружено. Возраст определяет 67.56% изменчивости размеров тела, взаимодействие возраст - пол - 9.83% и остаточная дисперсия - 22.61%.

Наконец, третья серия была собрана в 7 км вниз по течению р. Баксан близ с. Верхний Баксан , на высоте 1500 м. (15 самок и 43 самца), где лягушки находились еще в активном состоянии. Большинство самок имели возраст 2-4 года (добыты перед второй, третьей и четвертой зимовками), но одна имела возраст 9 лет (перед девятой зимовкой). Среди самцов большую часть составили также особи 2- 4 года, но по одной особи были добыты пяти-, шести, и восьмилетние лягушки и два самца в возрасте семь лет (зимовок). Минимальная длина тела двухлетних половозрелых самок составила 53мм, максимальная для незрелых в том же возрасте - 47.4 мм. Максимальный размер самок - 85.5 мм в возрасте 9 лет. Минимальный размер двухлетних самцов - 59.8 мм и все были половозрелы. Максимальная длина тела самцов в серии - 75.3 мм в возрасте 8 лет. Достоверной связи пол - возраст также не обнаружено, вклад возраста в общую изменчивость размеров тела составляет 38.65%, пола - 1.161%, взаимодействия пол - возраст - 31.49% и остаток - 28.24%.

В то же время в нашем распоряжении имелась небольшая серия малоазиатских лягушек , собранная в 2 км от с. Тегенекли, но на противоположном берегу р. Баксан на

высоте 2500 м, в зоне альпийских лугов, где лягушки постоянно размножаются и обитают в близи небольшого водоема, в котором и зимуют. Из-за малой численности лягушек в данном пункте всего было собрано только 6 самок и 26 самцов разного возраста. Несмотря на то, что максимальные размеры отловленных здесь лягушек равнялись у обоих полов 72 мм, не было обнаружено животных старше 5 лет. Так же как и во многих других популяциях, не обнаружено связи между полом и возрастом и доля возрастной компоненты в изменчивости размеров тела составляет 83.3%б а пола - лишь 1.17%.

Такая же низкая продолжительность жизни обнаружена в популяции малоазиатской лягушки, обитающей в совершенно иных условиях - в Колхидской низменности. В 1985 г. В окрестностях г. Поти было добыто 17 самок и 20 самцов этого вида, где он, по-видимому, достаточно малочислен, так как данная небольшая серия собрана при достаточно интенсивных поисках. Максимальный зарегистрированный возраст у самок оказался 6 зимовок, у самцов -5. Максимальные размеры самок - 72.8 мм, самцов - 65.8 мм, половозрелость самцов достигается в возрасте 2 года при размерах не менее 45.6 мм, самок - также в 2 года при длине тела не менее 48.4 мм. Доля возраста в изменчивости размеров составляет 54.6%, остальная часть дисперсии размеров приходится на остаточные факторы.

Сравнительно небольшая максимальная продолжительность жизни обнаружена в серии малоазиатской лягушки собранной в 1985 г. в Армении в долине р. Аргичи у пос. Мартуни, в горно-степной зоне на высоте 2500м, включающей 16 самок и 39 самцов. Ранее (Леденцов, Мелкумян,1987) сообщалось, что максимальный возраст малоазиатской лягушки в этой популяции - 5 лет (без указания пола). По нашим данным, максимальный зарегистрированный здесь возраст составляет не менее 7 лет. Однако большая часть самок имела возраст 2- 4 года, пяти- и шестилетние особи в выборке отсутствовали, но одна особь пережила 7 зимовок. Самки после двух зимовок были половозрелыми (во второй половине лета после второй зимовки) при длине тела не менее 50.4 мм и максимальная длина тела их была равна 60 мм (трехлетняя особь). Брачные мозоли у самцов развиты после второй зимовки при длине тела не менее 50.7 мм и максимальный возраст самцов - 6 лет при длине тела 59.8 мм. Также недостоверны отличия в возрастной структуре самцов и самок, и 54.9% изменчивости размеров тела определяются возрастом, а остальная часть дисперсии- остаточными факторами, но не полом.

Наконец, достаточно репрезентативная выборка малоазиатской лягушки была собрана нами в период размножения в марте 1973 г. в Армении, в районе с. Гехадир на высоте 1300м. Всего была добыта 51 самка и 62 самца. Поскольку в данном районе, в зоне сухих горных каменистых степей, количество биотопов, пригодных для амфибий весьма ограничено, особи всех возрастов обитают в прибрежной полосе небольших тростниковых болот, в результате чего собранная серия включала в себя животных самых разных возрастных групп, от особей переживших одну зимовку до самых старых. Максимальный зарегистрированный возраст самок составил 5 лет при длине тела 48 мм, половозрелость зафиксирована у животных не моложе трех лет. Максимальная длина тела - 73.5 мм (в возрасте 4 года). Половозрелость самцов также зарегистриро-

вана в 3 года при размерах не менее 49 мм. Максимальная длина тела - 71.3 мм (5 лет). Большая часть особей доживает до 6 лет , но обнаружен один самец, переживший 9 зимовок. Вероятно из-за разницы в максимальном возрасте между полами 3 года обнаружены достоверные отличия в возрастной структуре самцов и самок - значение коэффициента контингенции равно 0.476 при p=0.015 а величина коэффициента корреляции Спирмена равна 0.523 при p=0.01. В дисперсии размеров тела доля пола составляет13.47%, возраста - 64.4% и остаточная дисперсия - 22.13%.

Изученный вид в определенной степени может служить моделью для решения некоторых демографических проблем амфибий, в частности изменчивости характеристик жизненного цикла. Полученные данные о демографии малоазиатской лягушки (табл.1) позволяют оценить относительную роль различных факторов в формировании демографической структуры вида у амфибий, в частности у лягушек.

Во-первых, очевидно, что само по себе продвижение в горы не гарантирует как увеличение продолжительности жизни (увеличение календарного возраста), так и потенциального периода роста. Наименьшая максимальная продолжительность жизни обнаружена как в равнинной популяции (Колхидская низменность), так и на высоте 2500 м (Баксанское ущелье, зона альпийских лугов). Объем выборок в данном случае, как ни странно, по-видимому не сказывается на результатах, так как в сравнительно небольших выборках с Северного Кавказа (высоты 1500, 1800 и 2400м) обнаружены практически все возрастные группы. В то же время максимальная продолжительность жизни, безусловно, характерна для популяций, обитающих на сравнительно больших высотах. Что касается максимально возможного периода роста, то он, разумеется , также значительно варьирует, как следует из сравнении разных популяций, но он может варьировать и в пределах одной популяции из-за изменчивости прежде всего сроков пробуждения от спячки и начала размножения(Эфендиев, Ищенко, 1976). Лишь в трех случаях отмечены достоверные положительные корреляции (при значениях r от 0.674 до 0.944) - между максимальной продолжительностью жизни и максимальным периодом роста и количеством периодов размножения на особь, но не найдено зависимости между минимальными размерами тела при созревании, как самцов, так и самок и количеством репродуктивных периодов или продолжительностью жизни Наиболее вероятно влияние конкретных условий существования и роста животных, которые могут быть сходны на разных высотах, так и различны на одинаковых или близких. Использование сумм накопленных температур (Ryser,1996; Tarkhnishvili, Gokhvelashvili, 1996), превышающих определенный порог (например, 5^0C), не всегда корректно, так как стандартно они определяются на высоте 1-1.5м над землей, а в условиях сильной инсоляции в зоне альпийских лугов или горных степей доступные температуры на поверхности почвы, где обычно обитают лягушки, могут быть значительно выше чем в лесной зоне при прочих равных условиях. Очевидно, что продолжительность жизни и количество репродуктивных периодов, а следовательно и скорость оборота популяций, определяются взаимодействием как длительности периода активности в течение года, температурами среды и, возможно, биоценотической обстановкой, определяющей наличие и доступность ресурса (Ishchenko, 1998a). Результатом различий по комплексу

Табл.2. Некоторые демографические характеристики популяций малоазиатской лягушки

высота над уровнем моря, пол	n	минимальный возраст созревания (лет)	минимальный размер половозрелых, мм	максимальная продолжительность жизни (лет)	максимальный период роста (мес.)	макисмальные размеры тела, мм	количество периодов размножения
5 ♂	20	2	45.6	5	33	65.8	4
♀	17	2	48.4	6	39	72.8	5
850 ♂	759	2	52.3	8	44	79.7	7
♀	150	2	52.8	6	36	78.2	5
1300 ♂	62	3	49.0	9	56	71.3	7
♀	51	3	48.0	5	30	71.5	5
1500 ♂	43	2	59.8	8	42	75.3	7
♀	15	2	53.0	9	47	85.5	8
1800 ♂	69	2	56.1	9	43	80.0	8
♀	24	3	56.3	9	43	77.0	7
1950 ♂	474	2	47.0	7	33	81.0	6
♀	199	2	51.8	6	28	84.6	5
2400 ♂	38	4	56.0	12	46	73.2	9
♀	23	4	57.8	10	38	77.6	7
2500 ♂	26	3	59.2	5	24	72.0	3
С.Кав. ♀	6	3	63.7	5	24	72.0	3
2500 ♂	39	3	50.4	6	22	59.8	4
Арм. ♀	16	3	50.7	7	26	60.0	5
2600 ♂	341	3	49.5	12	46	72.8	10
♀	117	3	48.4	10	38	70.7	8

внешних факторов являются различия в росте, наблюдаемые при сравнении разных популяций (рис.2). В приведенных результатах обращает на себя внимание не только то, что наиболее высокогорная популяция характеризуется наименьшим ростом, что в большинстве случаев рассматривается нормой (Kara, 1994) , но и то, что сравнительно небольшой рост отмечен и в равнинной популяции. Представляется весьма вероятным, что несмотря на длительный период активности в условиях Колхидской низменности (не менее 7 месяцев по сравнению с 3.5-4 месяцами в высокогорных популяциях) малоазиатские лягушки, как и иные амфибии, питающиеся на суше, нередко, а именно в период интенсивных осадков, сталкиваются с малодоступностью корма из-за низкой активности многих насекомых. Кроме того, как было показано В.Н. Ольшвангом (1992), и в Колхидской низменности суммарная сезонная биомасса наземных беспозвоночных сравнима с таковой для лесной зоны Среднего Урала или юга Субарктики, но распределена во времени в гораздо большем отрезке его, в силу чего единовремен-

ное количество корма для земноводных может оказаться значительно ниже, чем в иных сообществах, включая и высокогорные.

Если наблюдаемое разнообразие жизненных стратегий (время наступления половой зрелости, изменчивость размеров тела при созревании, продолжительность жизни и т.д.) можно связывать с мозаичностью условий существования среды, характерной для горных систем, то особый интерес представляет изучение изменчивости тех же характеристик в пределах более или менее сходных условий существования, по крайней

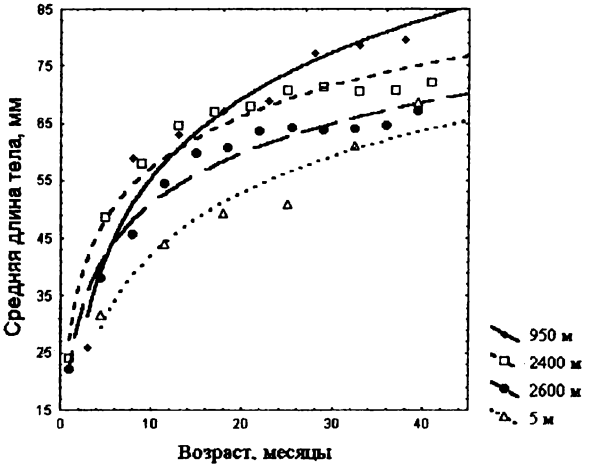


Рис.2. Зависимость между размерами тела и возрастом в популяциях малоазиатской лягушки на разной высоте на уровнем моря

мере в сходных климатических условиях. Исследование такого рода проведено на **остромордой лягушке (Rana arvalis Nilss.).** Предварительные исследования (Шварц, Ищенко, 1971; Леденцов, Ищенко, 1984) позволили придти к выводу об увеличении продолжительности жизни у остромордой лягушки при продвижении на Север и продвижении в горы, причем в первом случае заключения основывались только на основе исследования размеров тела. Однако при этом не затрагивались вопросы роста, скорости оборота популяций. Накопленные в дальнейшем материалы (Ishchenko, Ledentsov,1993; Ishchenko, 1996; Ищенко,1996) позволили достаточно полно охарактеризовать изменчивость характеристик жизненного цикла этого вида.

Обработка данных для выборок из различных частей ареала в целом (1420 особей из различных частей Урала, Западной Сибири и Европейской части России) позволила установить, что, например, в изменчивости размеров тела доля фактора "популяция" составляет 3.76%, пола - 13.72%, а возраста - 60.81% при доле взаимодействия "возраст - популяция" в 9,47%, взаимодействия "популяция - пол" - 1.76% и ошибке - 10.48%. Таким образом, наибольшие отличия в размерах между выборками определяются прежде всего различной возрастной структурой выборок, причем зависимость

между фактором "популяция" и возрастной структурой достаточно высока - значение коэффициента контингенции достигает 0.751 при $p < 0.001$.

Наиболее детально исследована демография вида в популяции, обитающей в юго-восточной части Свердловской области, и результаты, полученные на основе длительных исследований, во многом могут быть использованы в качестве эталонных. Размеры тела впервые размножающихся самок в этой популяции составляют 37-52 мм, причем эти размеры относятся именно к наиболее молодым животным - двухлетним самкам, хотя первое размножение происходит обычно после третьей или четвертой зимовки, и значительно реже - после пятой. Максимальная продолжительность жизни самок - 11-12 лет , самцов - 8 лет. Максимальные размеры - 64 мм. Число репродуктивных периодов для самок варьирует от 5 до 10 в разных генерациях. В общей дисперсии размеров тела влияние пола определяет от 0 до 6.58%, взаимодействия пол - возраст - 8.93% - 22.47%, возраст определяет 31.82 - 50.76% дисперсии и ошибка составляет 45.71 - 37.94% в разные периоды существования популяции. При рассмотрении всех данных, собранных за 15 летний период исследований, на основе определения возраста у 8166 особей, устанавливается, что влияние пола на изменчивость размеров тела составляет лишь 2.91%, взаимодействия пол - возраст - 0.97%, возраста - 57.68% и ошибка (остаток) - 38.44%. Достоверные связи между возрастом и полом обнаруживаются не ежегодно и они незначительны, но при слиянии данных за ряд лет обнаруживается , что значение коэффициента контингенции для зависимости пол - возраст составляет лишь 0.119 при $p < 0,001$.

Популяция, обитающая в северной части Тюменской области (Березовский район, Северо-западная часть Ханты-Мансийского округа) характеризуется продолжительностью жизни до 6 лет. Половозрелость отмечена у самцов перед второй зимовкой при размерах тела от 46 мм, у самок - перед третьей зимовкой при длине тела 42 мм. Различия в размерах тела между полами связаны преимущественно с возрастом - достоверной связи пола с возрастом не обнаружено, доля возраста в изменчивости размеров тела составляет 42%, а пола - лишь 3.51%. Максимальные размеры тела в имеющихся у нас выборках - 58 мм.

Однако в наиболее северной популяции (юг п-ова Ямал) наблюдается совершенно иная ситуация - даже в сравнительно небольшой выборке (23 самца и 37 самок) встречены особи , дожившие до 9-й зимовки (отлов производился в конце лета) у обоих полов. При этом особи старше пяти лет составили 78.6% самок и 56.4% самцов. Однако все особи , дожившие до 4-й зимовки были неполовозрелыми, а зрелыми являлись самки перед 5-й зимовкой при длине тела 44.8 мм и самцы того же возраста крупнее 50 мм. Таким образом, для данной популяции отмечается позднее половое созревание при сравнительно крупных размерах тела. Учитывая короткую протяженность периода роста в условиях Субарктики (2 месяца) и отсутствие возможности роста сразу после завершения метаморфоза, общий период роста перед первым размножением составляет около 8 месяцев, что соответствует созреванию в умеренных широтах перед третьей зимовкой, а иногда и перед второй. Количество репродуктивных периодов для данного региона в жизни остромордых лягушек не превышает пяти. Реально оно еще меньше, так как в серии была обнаружены две неполовозрелых самки - длиной тела 38 мм

(перед шестой зимовкой) и 44 мм (перед седьмой). В этой серии также незначительно влияние пола на изменчивость размеров тела (5.89%) и велико влияние возраста - 62.9%.

Небольшая серия (5 незрелых особей, 12 самок и один самец) собранная в окрестностях г. Игарка, как выяснилось, состояла из особей разного возраста - от 2 до 10 лет. Единственный самец длиной 50.7 мм после 6 зимовки был зрелым, а половозрелые самки (от 5 лет) имели длину тела от 44 мм.

Различия, сходные с различиями среднеуральских и северных популяций, наблюдаются и при сравнении горных и предгорных популяций остромордой лягушки. Для сравнения нами использовались серии, собранные А.В. Яковлевым на Алтае, в районе Алтайского заповедника на высоте 560 м и в районе оз. Тетыколь на высоте 1860 м, где различия в длительности периода активной жизни составляют в среднем 40 дней и более (Яковлев, 1985). В целом достоверных различий в возрастной структуре выборок на основе критериев сходства не обнаружено, но в предгорной популяции половозрелые особи представлены животными пережившими от 4 до 8 зимовок, причем самки встречены только четырех и пятилетние, размером от 58.1 до 64.4 мм, тогда как самцы представлены большим количеством возрастных групп - от трехлетних до восьмилетних (Ishchenko, 1996) при длине тела 53.5 - 68.2 мм, хотя самый старый имели длину тела лишь 62 мм. В высокогорной популяции половозрелые самки представлены в серии только трех и четырехлетними особями длиной тела 51.8-57.2 мм, тогда как половозрелые самцы имели возраст от 3 до 11 лет при длине тела 41.4 (3 года) - 63.0 мм (9 лет). Самый старый (11 лет) имел длину тела 57.5 мм. При сравнении этих двух выборок наблюдалась достаточно редкая ситуация - обнаружены статистически достоверные различия в возрастной структуре самцов и самок (χ^2 =18.836, d.f.=8, p=0.019 при высоком значении коэффициента контингенции - 0.461 , p= 0.019). Учитывая, что размер выборок, по-видимому, достаточен (23 самки и 41 самец) можно говорить о разных репродуктивных стратегиях у представителей разных полов (Stearns, 1976), а именно о разном количестве репродуктивных периодов на особь у самцов (7-9) и самок (2). Для алтайских остромордых лягушек не отмечено достоверной связи размеров тела с высотой и несколько иная роль факторов, определяющих изменчивость размеров тела - доля возраста составляет 36.95% и взаимодействия пол - возраст - 41.05%.

Принципиально иная картина наблюдается при сравнении выборок, собранных в различных участках Среднего Урала и на Южном Урале, в разных зонах. В большой серии (213 особей), собранной в период размножения на юго-востоке Свердловской области, а именно в предлесостепной зоне (Талицкий район), не обнаружено особей переживших более 5 зимовок, причем переживших пять зимовок было только 0.97% самцов, а среди самок были только 2-3-летние особи, тогда как среди самцов - 3- 5-летние. Минимальный размер размножающихся самок - 36.6 мм, самцов - 32.4 мм, максимальный - 55 мм. Пол не определяет размеры тела и влияние возраста сравнительно невелико - 18.21%, т.е. для этой популяции характерна сравнительно высокая изменчивость размеров тела в пределах одной возрастной группы, высокая по крайней мере по сравнению с возрастными различиями. Это может быть связано с достаточно

быстрым созреванием и быстрым ростом перед созреванием и сравнительно короткой продолжительностью жизни.

Анализ трех выборок, собранных на расстоянии 15-20 км друг от друга на границе Свердловской и Челябинской областей, примерно в 100 км западнее предыдущей, но также в предлесостепной зоне, позволил установить что в этом районе половозрелыми становились самцы и самки перед второй зимовкой при длине тела 36.6 и 33.6 мм и при максимальных размерах - 53.6 и 49.8 мм. Максимальная продолжительность жизни 5 лет - встречена лишь у двух особей (2.32%), доживших до пятой зимовки. В этой группе влияние фактора "популяция" на размеры тела невелико и составляет лишь 2.47%, но влияние возраста значительно - 68.92% при доле остаточной дисперсии в 28.28%. Между выборками отмечены небольшие различия в возрастной структуре (χ^2=20.995, d.f.=8, p=0.007). Величина коэффициента контингенции равна 0.447 при p=0.007).

Анализ серии остромордых лягушек, собранных в конце лета 19171 г. В Ильменском заповеднике (Челябинская обл.) на границе лесной и лесостепной зон, позволил установить, что как у самцов, так и у самок наиболее старыми животными являются особи, дожившие до четвертой зимовки. Примечательно, что ранее, когда анализировалась возрастная структура выборок из данной территории на основе размеров тела, определялось, что в популяции присутствуют особи старше 6 лет (Шварц, Ищенко, 1968; Ищенко, 1978б). Половозрелые самцы и самки встречены среди особей, доживших до второй зимовки, причем среди "двухлетних" половозрелые составляют около 50%., а более взрослые являются все половозрелыми. Таким образом , количество репродуктивных периодов не превышает трех. Среди половозрелых доля доживающих до четвертой зимовки составляет 10.5% у самок и 12.7% у самцов. Размеры половозрелых самок - 35.0 - 52.7 мм, самцов - 35.2 - 57.6 мм. Доля возраста в изменчивости размеров тела составляет 55.34%, пола - 12.02%.

Сходная картина наблюдалась в серии остромордых лягушек, собранных в степной зоне на юге Челябинской области близ с. Баталы. Половозрелыми являются особи, дожившие до второй зимовки, и среди самок не встречено особей переживших более трех зимовок, а самцов - более двух, т.е. обнаружены особи дожившие соответственно до четвертой и третьей зимовок. Минимальный размер зрелых самок - 41.2 мм, самцов- 37.5 мм при максимальных размерах 57.3 мм и 57.8 мм среди большей части выборки, но один самец имел длину тела 64.7 мм. Возраст определяет 84.03% изменчивости размеров тела, остальная часть дисперсии приходится на "случайные" факторы (внутригрупповую, независящую от пола дисперсию).

Также показано, что в ряде популяций остромордой лягушки Белоруссии и Украины наблюдаются сходные демографические особенности (Ishchenko, 1996).

Наконец, представляет интерес анализ данных, характеризующих остромордую лягушку в целом. При допущении, что описанные различия или сходства между изученными популяциями являются стабильными и численности в пределах ареала , вернее в разных частях его сопоставимы, допустимы слияние имеющихся данных в единую выборку и общий анализ дисперсии размеров тела. Такой анализ 1420 особей остромордых лягушек позволил установить, что на общую дисперсию размеров тела в большей

степени влияет возраст. Доля этого фактора составляет 60.81%. Достаточно высоко влияние пола (благодаря его эффекту в некоторых популяциях) - он определяет 13.72% всей изменчивости. Роль фактора "популяция" сравнительно невелика - он определяет лишь 3.76% дисперсии размеров тела, взаимодействие "популяция-пол" определяет 1.76% дисперсии, взаимодействие популяция-возраст - 9.47% дисперсии и остальные 10.48% дисперсии определяются не учитываемыми факторами. Это позволяет полагать , что в пределах ареала зависимости размер- возраст в целом сходны у самцов и самок, а отмечаемые различия между полами в размерах тела определяются преимущественно различиями в продолжительности жизни или просто различиями в возрастном составе выборок разных полов. Сходные закономерности отмечены у некоторых видов хвостатых амфибий (Caetano, Castanet, 1993)

На основе вышеизложенных данных можно сделать некоторые заключения , справедливые для всей изученной группы в целом.

Во-первых, устанавливается, что если популяция достаточно возрастно-структурирована, то все возрастное разнообразие улавливается даже в небольших (20-30 особей) выборках. Следовательно, отсутствие широкого набора возрастных групп в выборке, даже небольшой, свидетельствует о сравнительно небольшой продолжительности жизни животных в исследуемом регионе, хотя большой объем выборок для исследования демографии всегда предпочтительнее.

Несколько неожиданным оказывается достаточно малая роль у всех исследованных видов пола в формировании изменчивости размеров тела. В ряде случаев при расщеплении дисперсии размеров тела на составляющие влияние пола вообще не обнаруживается, как, например, у травяной, дальневосточной, сибирской и центральноазиатской лягушек. Решающее значение имеет возраст и лишь в некоторых случаях - взаимодействия пол - возраст. Это делает возможным при сравнении зависимостей размеров тела от возраста использовать совместно самцов и самок.

В случае большого ареала вида могут существовать зоны , в пределах каждой из которых различия в демографической структуре популяций ниже, чем между ними. Примером этому служат популяции остромордой лягушки лесостепной и лесной зон. Помимо различий в биоценотических обстановке, неизбежных для разных природных комплексов, нельзя сбрасывать со счетов и историю формирования ареалов, т.е. некую филогенетическую переменную, которая практически не может быть измерена. С другой стороны, если рассматривать внутривидовую изменчивость характеристик жизненного цикла как безусловно адаптивную стратегию, то изученные виды существенно отличаются по степени внутривидовой изменчивости, и если пластичность онтогенеза рассматривается как адаптация, то не исключено, что возможности расселения видов и формирования их ареалов могут определяться именно возможностью адаптивно реагировать на изменения среду путем изменения характеристик жизненного цикла.

Важнейшим результатом отличий в продолжительности жизни являются отличия в количестве репродуктивных периодов на особь в разных популяциях в разных частях ареала вида и, соответственно, разная скорость оборота популяций и их устойчивость. Так, в лесостепной зоне Среднего и Южного Урала подавляющее большинство особей размножается не более двух раз в жизни, и в результате двух последовательных за-

сушливых сезонов воспроизводство популяции может быть значительно подорвано. Напротив, увеличение количества репродуктивных периодов на протяжении жизни особи создает базу для большей устойчивости популяций в случае даже повторяющегося неблагоприятного воздействия внешних факторов. С этой точки зрения, как ни парадоксально, горные и северные популяции широко распространенных видов, т.е. популяции, заселяющие с общепринятой точки зрения экстремальные условия, могут быть значительно устойчивее.

В то же время продолжительность жизни *sensu stricto* , т.е. выраженная как длительность активной жизни, при сравнении разных популяций варьирует существенно меньше по сравнению с количеством репродуктивных периодов. Причины, определяющие продолжительность жизни у амфибий (физиологические механизмы) исследованы весьма незначительно (Hota, 1994; Kara, 1994), так как различные физиологические сравнения проводились преимущественно на животных разных размеров с неизвестным возрастом. Одним из факторов, определяющих удлинение продолжительности жизни рассматривается большее во времени пребывание в состоянии спячки и большая частота нахождения в условиях приводящих к снижению метаболизма в горных и северных популяциях (Hemelaar, 1986). В целом можно говорить о существенных различиях изученных видов в длительности активной жизни. Для травяной лягушки максимальная продолжительность жизни определяется нами в 34-38 месяцев в разных популяциях, у прыткой - 36-40 месяцев, у малоазиатской - 36-40 месяцев, у дальневосточной и сибирской лягушек - соответственно 20-25 и 25-30 месяцев. В то же время длительность жизни особей разных генераций в пределах одной популяции у остромордой лягушки может варьировать от 20 до 55 месяцев.

Согласно общей теории жизненных циклов (Stearns, 1976,1977; Stearns and Koella, 1986 и др.), задержка роста на ранних этапах онтогенеза, в частности до времени нормального полового созревания, может иметь следствием как задержку созревания но при "нормальных" или более крупных размерах тела, так и созревание в "обычном" возрасте, но при меньших размерах тела, причем эти результаты получены при сравнении жизненных циклов разных видов. При этом описываемые различия рассматриваются как разные репродуктивные тактики, хотя зачастую данные о внутривидовой изменчивости до сих пор остаются небольшими (Smirina , 1994). Вместе с тем как недостаток распространенных подходов к трактовке разнообразия характеристик жизненного цикла отмечается определенная фиксированность как времени наступления половозрелости, так и размеров при созревании, т.е. допускается их статичность (Houstin and McNamara,1997). С другой стороны, некоторыми авторами отмечается значительно большая роль размеров тела при созревании по сравнению с возрастом достижения половой зрелости (Barbault, 1988). Исследование относительной роли размеров при созревании и скорости полового созревания может быть достаточно корректно осуществлено на основе долговременных исследований жизненных циклов отдельных генераций (когорт) в пределах одной популяции. Ниже приводятся результаты такого рода исследования.

ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В популяционной экологии многих групп организмов, и прежде всего видов с большой продолжительностью жизни, включая амфибий, существует достаточно большой круг вопросов, могущих быть удовлетворительно решенными только при условии проведения длительных стационарных исследований. Помимо определения естественных, не зависимых от антропогенного пресса, пределов колебаний численности популяций (Pechmann et al., 1991), результаты их могут быть положены в основу для оценки результатов экспериментальных исследований и оценки роли естественных колебаний условий среды во времени. Во-вторых, может быть оценена роль редких или катастрофических событий в жизни популяции или сообщества и, в-третьих, современные события или состояния популяций могут быть оценены в историческом контексте (Heske, 1997; Cody, Smallwood, 1996). В то же время неясно, какова должна быть длительность исследований для того, чтобы они могли рассматриваться в качестве долговременных, так как для видов с большой продолжительностью жизни даже десятилетия могут быть недостаточны для того чтобы исследовать скорость оборота генераций избегая при этом возможных автокорреляций (Hairston, 1996). Кроме того, любые долговременные исследования неизбежно связываются с возможными миграциями как в пределах популяции так и в результате контактов с соседними и должны проводиться с учетом пространственной структурированности популяций (Sjögren-Gulve, Ray, 1996; Gilpin, 1996). Поэтому выбор территории для исследования играет весьма существенную, если не решающую роль. Необходимые долговременные исследования проводились нами в популяции остромордой лягушки (Rana arvalis).

В процессе работы выбор был остановлен на популяции, заселяющей сосново-березовые леса на юго-востоке Свердловской области, где большинство водоемов, используемых для размножения, возникло в результате лесохозяйственной деятельности человека, и наблюдаемая ситуация является типичной для территорий, охваченной деятельностью леспромхозов (Ищенко, 1978г, 1979а, 1987). Изначально размножение остромордых лягушек было приурочено к водоемам расположенным в пойме небольшой лесной реки и к нескольким небольшим водоемам, расположенным на территории поселка. В дальнейшем, в процессе лесохозяйственной деятельности, для вывоза леса в 1963-64 гг. были обустроены лесные дороги, вдоль которых в результате выемки грунта возникли многочисленные бульдозерные ямы размером от 10 до 200 кв. м и глубиной от 0.5 до 1.5 м . В начале 1980-х годов в районе исследований рубка леса практически прекратилась и население земноводных к этому времени использовало для размножения как заросшие сформированные водоемы, расположенные вдоль дорог, так и заполняемые талыми водами понижения в лесных массивах на вырубках или колеи на просеках. Исследуемая территория с востока и запада ограничена многокилометровыми сельскохозяйственными угодьями, засеваемыми зерновыми культурами, с юга - заболоченными массивами, где численность земноводных крайне низка, а с севера - преимущественно сухими сосново-березовыми лесами. Общая площадь, заселяемая земноводными и исследуемая нами определяется в 35-40 кв. км, и на этой территории помимо доминирующего вида земноводных - остромордой лягушки - обитает

травяная лягушка, численность которой на два порядка величин ниже, серая жаба (ежегодно размножается несколько сот особей), обыкновенный тритон и сибирский углозуб. Численность последнего вида достаточно высока - ежегодно размножается несколько тысяч особей. Возможные иммиграции сведены к минимуму - в период интенсивного расселения сеголеток лягушек (июль-август) на краевых участках исследуемой территории за 20 лет исследований отмечены лишь единичные встречи лягушек, а в периоды размножения на этих участках отмечались лишь немногие десятки кладок икры.

Изначальной целью исследований было изучение динамики возрастной структуры популяции остромордой лягушки на основе выборочного определения возраста и данных об абсолютной численности размножающихся животных, поскольку аналогичные исследования до конца 70-х годов на амфибиях вообще не проводились. В процессе накопления данных и совершенствования методик исследования было установлено, что получаемые материалы могут быть успешно использованы для определения зависимости между особенностями жизненного цикла и окружающих условий и репродуктивным успехом особи (Fisher, 1930), интерес к которому все более возрастает (Arnold,Wade, 1984; Clutton-Brock, 1988; Newton, 1989; Паевский, 1985 и др.)

Сами по себе данные о времени полового созревания и/или размерах при созревании могут быть недостаточно информативны, поскольку единожды определяемые они характеризуют лишь некое стационарное состояние популяции или вида, или генерации, но не характеризуют репродуктивного вклада особи в течение всей её жизни. В то же время достаточно хорошо известно что ценность какого-либо генотипа определяется прежде всего его репродуктивным успехом, тем, что в настоящее время называется Life-time reproductive success (LRS). Эта величина определяется в демографии наиболее трудно, и данных о ней, по крайней мере для амфибий, практически не существует для природных популяций. Трудность определения этой статистики обусловлена рядом причин. Прежде всего, потому что часто продолжительность жизни особи может быть значительно больше длительности полевого проекта, т.е. такого рода исследования, как правило, не финансируются. С другой стороны, на уровне особи эта величина может быть достаточно стандартно определена путем индивидуального мечения большого количества особей с последующим наблюдением над смертностью, исследованием плодовитости и продолжительности жизни и, естественно, роста. Для амфибий такое решение практически немыслимо, поскольку тривиально то, что пара родителей должна доводить до половозрелого состояния по крайней мере пару потомков с тем, чтобы популяция не исчезла при условии, что особь размножается один раз в жизни, т.е. из тысячи отложенных яиц к моменту размножения должны выжить два. Но поскольку лягушки живут по несколько лет и размножаются несколько раз в жизни эта выживаемость будет значительно ниже, порядка 1:2000-1:3000. Таким образом, для получения данных о репродуктивном вкладе в течении всей жизни 100 особей, необходимо мечение сотен тысяч особей на уровне яйца, или, даже в случае крупных популяций, необходимо метить индивидуально всех метаморфизирующих в популяции сеголеток. Реально эта задача практически не решается, так как требует больших финансовых затрат. На наш взгляд, возможен иной подход, предлагаемый и использо-

ванный мною при решении такой задачи. Он заключается в следующем. Вполне осуществимо определение некоего усредненного успеха особи на уровне одной генерации, исходя из данных о животных, размножающихся в течение одного конкретного периода размножения, т.е. в случае бурых лягушек, одного года. Численность новой генерации может исходя из количества размножающихся самок, которое легко определяется по количеству кладок икры, отложенных в один сезон. При этом допускается, что все половозрелые особи размножаются, и размножаются в течение всей жизни ежегодно до смерти. Разумеется это допущение, но и нет оснований полагать обратное, поскольку за все годы исследований на Среднем и Южном Урале равно как и при анализе серий бурых лягушек, собранных в Западной Сибири и на Дальнем Востоке (R. arvalis, R. amurensis, R. chensinensis, R. asiatica) лишь однажды при вскрытии была обнаружена одна самка из примерно 5000 особей (R. arvalis), взрослая, перед зимовкой, но без икры. Разумеется, такие ситуации возможны, но они, по-видимому, крайне редки и в расчетах ими можно пренебречь. Итак, ежегодно достаточно легко определить количество кладок, отложенных за весь период размножения на территории, заселяемой конкретной популяцией. Таким образом определяется численность новой генерации на уровне отложенных кладок икры. Далее, через, например, два года можно проводить отлов размножающихся самок, определять их возрастной состав по выборке и при этом опять-таки определять количество всех самок, размножавшихся на исследуемой территории по количеству кладок. Таким образом легко определяется абсолютная численность отдельных возрастных групп (двух-, трехлетних и т. д.), принимающих участие в размножении в конкретный период времени. Аналогичный сбор данных повторяется ежегодно в течение нескольких лет и, таким образом, получаются данные о численности одной и той же генерации на размножении в каждом последовательном возрасте вплоть до полного исчезновения генерации. В результате репродуктивный успех (усредненный) определяется как отношение числа кладок, отложенных одной генерацией, к исходной численности генерации на уровне кладки. Этот успех можно выразить и как отношение количества спариваний, произведенных генерацией, к исходному количеству родительских самок. Второй приём, который может быть использован, - исследование количества яиц, отложенных во всей популяции. При этом определяется численность новой генерации на уровне яйца и затем определяется общее количество яиц, отложенных конкретной генерацией, также за всю её жизнь. Этот способ также корректен и также достаточно прост, поскольку определение плодовитости не представляет сложности. И третий путь, который предлагается и используется нами, состоит в определении численности генерации на уровне сеголетки и определения в дальнейшем, сколько сеголеток дали эти "новые" сеголетки за всю свою жизнь. Это наиболее трудоемкое решение задачи, так оно требует знания средней смертности от яйца до метаморфоза в разных водоемах в разные годы, причем на достаточно большом количестве материала. В идеальном варианте такая работа должна проделываться ежегодно на большом количестве водоемов. Технически задача вполне решаема, но практически не осуществима,, так как требует опять-таки больших финансовых затрат из-за необходимости привлечения большого количества рабочей силы. Однако представляется возможным на начальном этапе проделать эту работу на нескольких водо-

емах в течении нескольких первых лет исследования и в дальнейшем пользоваться некоей усредненной величиной. Тогда для определения численности новой генерации на уровне сеголеток необходимо использовать средние данные об эмбриональной и личиночной смертности, или же суммарные, и знать количество водоемов, ежегодно продуцирующих сеголеток, количество особей (самок), отложивших икру в эти водоемы и плодовитость самок. Все три способа, перечисленные выше, в равной мере оправданы логически, но в разной мере трудоемки. Таким образом, независимо от способа, реально определить, какое количество потомства дает генерация за всю жизнь, а при знании начальной численности генерации - средний репродуктивный успех (сколько одна "среднестатистическая" новорожденная самка дает кладок, яйцо - яиц, сеголетка - сеголеток, самка- самок). Далее. Поскольку работа должна проводиться несколько лет, параллельно изучается не только плодовитость размножающихся особей и возраст их, но и их размеры. Таким образом, определяются размеры тела самых молодых особей, размножавшихся каждый год, т.е. тем самым определяются размеры тела при созревании генерации. Это и есть вторая часть задачи. И третье, что необходимо учитывать, это численность размножающихся животных, которая, естественно, колеблется год от года (Pechmann et al., 1991; Gelder, 1987; Ishchenko, Ledentsov, 1986, Ishchenko, 1989a,b; Ищенко, 1991а,б), численность новой генерации также может колебаться год от года даже независимо от колебаний численности родителей, поскольку гидрологический режим водоемов колеблется сильно, а именно он, в первую очередь, определяет успешное завершение метаморфоза. Поэтому общий вклад генерации, её общий репродуктивный успех необходимо всегда делить на её начальную численность (на уровне кладки, или яйца, или сеголетки - это не принципиально), с тем чтобы определить, сколько, в среднем, одна самка, или особь независимо от пола, новой генерации, дает сеголеток или яиц или самок. Таким образом определяется усредненный жизненный репродуктивный успех одной особи. Эта величина не индивидуальная, но она, по крайней мере, может быть получена достаточно точно. И эту величину мы можем сравнивать со средними размерами тела генерации по достижении половой зрелости. Последнее обстоятельство важно потому, что именно размерам при созревании отводится ведущая роль при формировании и эволюции репродуктивных тактик (Stearns, 1976, 1977, 1992; Stearns and Koella, 1986). При этом оказывается, что вполне достаточно иметь дело с самками, поскольку когда мы изучаем аналогичную ситуацию у самцов, то мы должны знать ежегодное соотношение полов в популяции, или же по крайней мере в её половозрелой части и исходить также из поголовного и пожизненного размножения всех половозрелых особей. Эта задача также трудно решаема, хотя импонирует точка зрения Duellman and Trueb (1986), согласно которой определяемое соотношение полов в популяции зависит от тщательности исследователя и методов его исследования, и при корректном исследовании оно оказывается близким к 1:1. В нашем случае, когда мы имеем дело с популяцией остромордой лягушки, мы неоднократно сталкивались с ситуацией, когда оказывалось, что при отловах канавками летом лягушек соотношение полов оказывалось 2:1 или 3:1 в пользу самцов, а при сплошных обловах на этой же территории на площадках (Barbault, 1971) это соотношение оказывалось равным или близким к 1:1. Или же, с другой стороны, массовые отловы, про-

веденные нами в популяции в период размножения с помощью канавок, независимо от водоема, дали нам соотношение почти идеальное 1:1.

Поскольку изначально допускалось, что в разных частях популяции могут размножаться животные разного возраста (неравномерное распределение животных разных генераций по территории, оккупируемой популяцией в силу различной продуктивности различных водоемов), выборочное изучение возрастного состава проводилось ежегодно на основе проб, взятых из 3-4 основных нерестилищ, в которых размножается около 80% всех особей ежегодно. Уже на первом этапе исследований было установлено, что распределение животных во время размножения по территории, занимаемой популяцией неравномерно, и степень этой неравномерности нестабильны во времени. Различные пространственные группировки характеризуются различным долевым участием во вкладе в новую численность генерации, и величина этого вклада варьирует во времени (Ищенко, 1982, 1983, 1988, 1989а). Во-вторых, в период размножения разные нерестилища (водоемы или группы близкорасположенных водоемов) характеризуются различным возрастным составом производителей, и эта специфика определенных биотопов может сохраняться во времени в течение ряда лет (Ищенко, Леденцов, 1985а, 1987; Ishchenko, Ledentsov, 1985, 1986, 1993). Например, в 1984 г. на долю трехлетних особей во время размножения в разных участках территории популяции приходилось от 1.3 до 13.3% размножающихся особей, а особи старше пяти лет составляли от 0.4 до 6.6%. При определении сопряженности возрастной структуры и биотопа в этом случае χ^2=27.556, d.f.=10, p=0.002, а величина коэффициента контингенции равнялась 0.244 при p=0.002. В 1994 году доля четырехлетних особей в разных нерестилищах варьировала от 5.7 до 15.5%, шестилетних - от 12.6 до 27.1% (χ^2=63.589, d.f.=15, p<0.001; коэффициент контингенции - 0.239 при p<0.001). Эти обстоятельства в известной мере усложняют проведение исследований, так как становится очевидной необходимость раздельного сбора исходных данных при условии что икрометание в разных нерестилищах, удаленных на расстоянии до 10-14 км друг от друга, может происходить одновременно и порой в очень сжатые сроки, вплоть до нескольких часов. С другой стороны, не учитывать возможного эффекта пространственной структуры популяции нельзя, так как разнообразие мест размножения амфибий в лесной зоне, особенно в результате лесохозяйственной деятельности, можно считать тривиальным (Ищенко, 1978г, 1979а; Sjögren-Gulve and Ray, 1996).

Поскольку уже в начале исследования возрастной структуры такие ситуации допускались, удалось избежать возможных, порой значительных, ошибок в определении общей возрастной структуры популяции. Средние размеры половозрелых особей и плодовитость также определялись отдельно для каждой пробы и ежегодные средние размеры для генерации в целом, равно как и плодовитость определялись как взвешенные средние величины. В результате исследований численности и возрастной структуры популяции с 1980 по 1996 год были получены все необходимые нам данные.

Прежде всего было определено, что разные генерации характеризуются разной продолжительностью жизни, которая для самок варьирует от 6 до 11(12) лет (Ищенко, Леденцов, 1987; Ishchenko, 1989 b, c; Ищенко, 1991а,б; Ishchenko, 1997 и др.). При этом

различия в продолжительности жизни отдельных генераций вполне сопоставимы с различиями между географически удаленными популяциями, обитающими в разных ландшафтно-географических или климатических зонах (см. выше). В то же время влияние годичной изменчивости длительности периода роста не может дать такого эффекта, так как укорочение или удлинение периода роста в конкретный год действует одновременно на несколько генераций, и при различии в максимальной продолжительности жизни генераций в 5-6 лет на долю изменчивости календарных сроков икрометания приходится лишь два-три месяца.

Во-вторых, устанавливается, что разные генерации, т.е. животные проходившие метаморфоз в разные годы, характеризуются разным ростом (рис. 3). Разумеется, в данном случае мы имеем дело с групповым ростом, и каждая последующая средняя величина является следствием роста и смертности. В то же время различия между двумя зависимостями поразительно сходны с таковыми, наблюдающимися при сравнении разных популяций. И, наконец, обращает на себя внимание различие в размерах тела при созревании. На основе сравнения двух кривых роста можно придти к заключению, что увеличение размеров тела при созревании имеет следствием более крупные размеры тела и в последующем календарном возрасте и сокращение продолжительности жизни. Безусловно, приведенные кривые не исчерпывают всех возможных случаев, и более корректно оперировать с данными о среднем репродуктивном успехе генерации, учитывающем не только рост и смертность, но и плодовитость.

При сравнении статистики, характеризующей репродуктивный успех генерации, со средними её размерами при созревании, полученными для 12 генераций в исследуемой популяции мы получаем достоверную обратную зависимость (рис. 4). Во всех остальных случаях, при использовании иных статистик (количество кладок, отложенных генерацией в пересчете на одну самку или количество сеголеток, произведенных генерацией или количество яиц, отложенных в пересчете на одно яйцо при возникновении генерации) корреляции варьируют в пределах от -0.674 ($p=0.016$) до -0.771 ($p=0.003$). Таким образом, однозначно устанавливается, что увеличение размеров при созревании не приводит к увеличению общего репродуктивного успеха (Ishchenko,1997). В пределах достаточно большого интервала размеров тела при созревании (46-52 мм) репродуктивный успех варьирует относительно слабо, но, поскольку в популяции бывают ситуации, когда по тем или иным причинам, размеры тела при созревании резко уменьшаются, существенно возрастает продолжительность жизни и, соответственно или несоответственно, возрастает суммарный репродуктивный успех. Т.е. вывод может быть таковым. При существенном уменьшении размеров тела при созревании репродуктивный успех не снижается, а напротив, увеличивается. По-видимому, нельзя говорить о том, что увеличение размеров тела при созревании приводит к снижению репродуктивного успеха, он остается примерно в норме, но важнее другое, что при снижении размеров тела при созревании репродуктивный успех увеличивается. Таким образом, созревание при низких размерах тела дает определенные репродуктивные преимущества. В связи с этим целесообразно рассмотрение ограниченных данных о величине репродуктивного усилия и зависимости его от размеров тела.

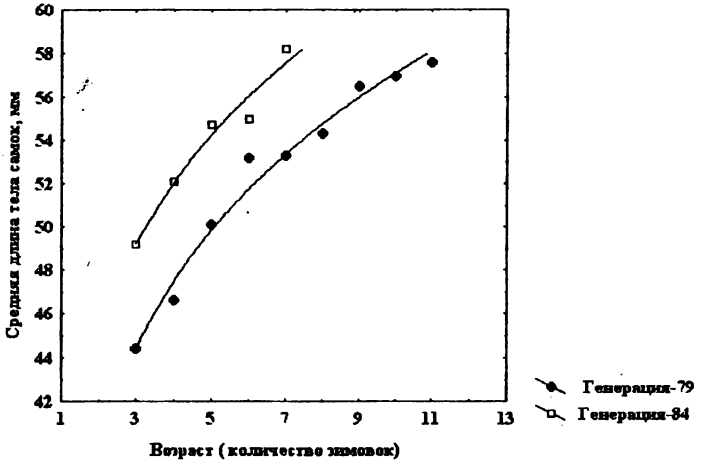


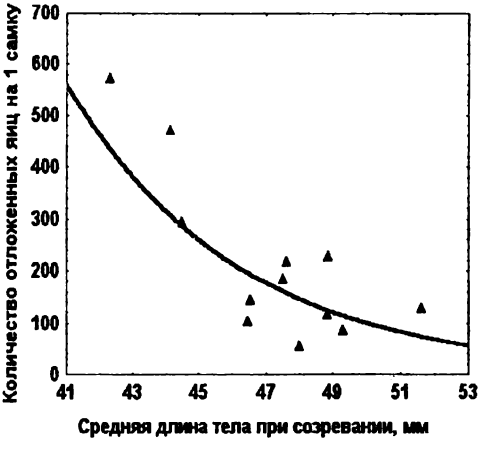
Рис.3. Рост различных генераций в популяции остромордой лягушки

Величина репродуктивного усилия является одной из ключевых характеристик в популяционной экологии животных (Pianka, 1970), поскольку она связана со скоростью роста, продолжительностью жизни и скоростью оборота популяции. Существующие оценки репродуктивного усилия у амфибий в большинстве случаев основаны на определении относительной массы кладки или диаметра яйца и плодовитости (Gelder, 1986; Ryser, 1996; Gibbons and McCarthy, 1984; Черданцев и др.,1997). Однако при этом, как правило, не учитывается содержание воды в организме, как в каркасе, так и в половых продуктах. Также допускается, что энергетический эквивалент яйца постоянен и пропорционален размеру яйца (Kaplan, 1980). Кроме того, практически не изучены зависимости между величиной репродуктивного усилия и возрастом животных.

При проведении нами в 1987-1988 годах исследований плодовитости и возрастной структуры в популяции остромордой лягушки, как обычно, отловленные в природе брачные пары в амплексусе помещались в отдельные стеклянные сосуды и свежеотложенная икра изымалась, от кладки бралось 30-50 яиц, которые отдельно выдерживались в воде до стадии первого дробления (два бластомера). На этой стадии определялся диаметр яйца под бинокуляром с точностью до 0.05 мм. В основной массе кладки все яйца пересчитывались, после чего икра помещалась в сушильный шкаф и высушивалась до постоянного веса при температуре 60^0 С . Самки после откладки икры умерщвлялись эфиром, определялась длина тела штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, после чего они также высушивались до постоянного веса. В некоторых случаях определялся и вес яйцеводов. В результате были получены данные о сырой и сухой массе тела 56 самок остромордой лягушки, сырой и сухой массе яиц, диаметре яйца. При определении плодовитости сухой массы половых продуктов учитывалось количество яиц, использованных при определении диаметра яйца.

Рис. 4. Зависимость между числом яиц, откладываемых генерацией (в пересчете на одну самку при прохождени метаморфоза) и размерами генерации при созревании

r = - 0.796 p = 0.002



Изученные самки имели длину тела 41.2 - 61.0 мм и возраст от 3 до 9 лет (зимовок). Плодовитость у изученных особей колебалась от 335 до 1499 яиц, диаметр яйца - 1.69-2.25 мм . Средний сухой вес яйца колеблется от 0.434 до 2.67 мг . Как и следовало ожидать, плодовитость в значительной мере скоррелирована с размерами тела (r=0.657, p=0.001) и не зависит от возраста (r=0.120, p=0.449), но длина тела хорошо коррелирует с возрастом (r=0.622, p=0.001). Коэффициент частной корреляции между плодовитостью и возрастом без влияния размера тела равен -0.490 при p=0.001, таким образом, можно полагать, что при старении и отсутствии роста плодовитость может снижаться, хотя в действительности этого не происходит, так как рост у амфибий наблюдается в течение всей жизни, и скелетохронологические исследования лишь подтверждают это. Диаметр яйца практически независим от возраста (r= -0.271, p=0.105) и длины тела самки (r= -0.151, p=0.359) и плодовитости (r=0.048 , p= 0.771). Средний сухой вес яйца в некоторой степени увеличивается с возрастом (r=0.419, p=0.006) и не зависит от длины тела (r=0.139, p=0.375), плодовитости (r= -0.180, p=0.247) и сухой массы каркаса тела, т.е. сухой массы тела без массы половых продуктов (r=0.214, p=0.174. В тоже время отмечена слабая отрицательная его связь с его диаметром (r= - 0.326, p= 0.046), что может быть обусловлено различным содержанием воды в яйцах разного размера. Величина репродуктивного усилия, определяемая как отношение сухой массы половых продуктов самки к общей сухой массе организма, варьирует в широких пределах - от 15.9 до 47.9%, но не зависит от возраста особи (r= 0.001,

p=0.993), длины тела самки (r= 0.074, p=0.596), но, естественно, связана как с плодовитостью (r= 0.442, p=0.003) так и с сухой массой яйца (r=0.486, p=0.003). Среднее значение репродуктивного усилия равно 33.36% при коэффициенте вариации 21.2%. В то же время коэффициент вариации среднего диаметра яйца составляет 6.6%, а среднего сухого веса яйца (межсамковая изменчивость) - 33.6%. Различия последних двух величин особенно важны, потому что сравниваемые признаки характеризуются близкой размерностью, и различия в коэффициенте вариации не могут быть объяснены различиями в средних значениях. Эти данные могут быть дополнительным подтверждением различного содержания воды в половых продуктах разных самок. Об этом же свидетельствуют и небольшие данные о сухой массе яйцеводов. При исследовании самок до и после овуляции установлено, что в результате овуляции и сырая и сухая масса яйцеводов уменьшаются в несколько раз.

Для интерпретации полученных данных требуется определенное допущение, которое состоит в том, что энергетический эквивалент единицы массы тканей организма или стабилен, или же его изменчивость достаточно низка для того чтобы существенно влиять на количество энергии, заключенное в единице массы половых продуктов или каркаса организма. При этом допущении можно утверждать, что величина репродуктивного усилия не зависит от возраста или размера животного и определяется прежде всего плодовитостью особи и сухой массой яйца, но не его диаметром и, следовательно, объемом. Следовательно такие величины, как диаметр или объем яйца, равно как и объем половых продуктов не могут надежно характеризовать репродуктивное усилие. Главные составляющие репродуктивного усилия - плодовитость и сухая масса яйца - подвержены сильной индивидуальной изменчивости, определяемой условиями роста в период созревания половых продуктов (температура среды, специфика биотопа и характер питания особи) и, возможно, генетической индивидуальной изменчивостью. В природных условиях определить роль конкретных факторов, по-видимому, не представляется возможным. Тем не менее отсутствие связи между величиной репродуктивного усилия и возрастом или размером тела представляется принципиальной характеристикой, так как на основе ранее полученных данных о продолжительности жизни и размерах тела при созревании можно утверждать, что половое созревание при более низких размерах тела (при общем диапазоне длины тела у впервые размножающихся самок 37-52 мм) не имеет следствием снижения репродуктивного усилия , но наоборот, в связи с увеличением продолжительности жизни и количества репродуктивных периодов на особь, приводит к увеличению суммарного репродуктивного успеха особи на протяжении жизни. Как следствие из полученных результатов можно принять утверждение, что в случае, когда размеры тела при созревании определяются размерами тела при метаморфозе, также очевидно, что скорость роста на личиночных стадиях не влияет на величину репродуктивного усилия на стадии имаго. Главное следствие созревания при небольших размерах тела - увеличение количества репродуктивных периодов на особь с сохранением нормального репродуктивного усилия и увеличение общего репродуктивного успеха.

Естественно, при подобного рода исследованиях нельзя исключать и то обстоятельство, что различные генерации могут достигать половозрелости с разной скоростью, в

разном (в среднем) возрасте, что также может иметь следствием созревание при различных размерах тела. Таким образом, вопрос может быть сформулирован достаточно просто: имеется ли корреляция между скоростью созревания генерации и её репродуктивным успехом? Определить среднюю скорость созревания без массового индивидуального мечения практически невозможно. Однако, на наш взгляд, вполне допустимо иное решение задачи. На основании ежегодного определения размерно-возрастной структуры размножающихся особей и данных об абсолютной численности определяется абсолютная численность одной и той же генерации в разные периоды размножения. Именно эти данные и кладутся в основу для расчета репродуктивного вклада генерации и её репродуктивного успеха. Для исследованной популяции они приведены в табл.3 . Как отмечалось выше, эти данные получаются на основе исследования численностей и возрастной структуры различных нерестилищ. В некоторые годы в популяции встречаются на размножении двухлетние особи, но численность их всегда невелика и в дальнейших расчетах ею можно пренебречь. Ясно, что значительная часть самок любой генерации размножается после третьей зимовки. В то же время численность той же генерации на размножении в последующем, четырехлетнем возрасте является результатом как созревания части генерации к четвертой зимовке, так и смертностью части особей после первого размножения в трехлетнем возрасте. Отношение этих численностей (N_3 : N_4) может условно, в первом приближении, быть принято за скорость созревания генерации. В нашем случае это отношение варьирует от 0.355 (генерация 1979 года рождения) до 1.157 (генерация 1989 года). Определение связи этой величины со средним репродуктивным успехом генерации обнаружило отсутствие каких-либо достоверных корреляций независимо от характера использованных статистик (см. выше). Если этот прием достаточно корректен, то можно утверждать, что скорость полового созревания не определяет продолжительность жизни и репродуктивный успех особи. К сожалению, отсутствие каких-либо иных аналогичных данных для амфибий не позволяет безоговорочно принять это утверждение.

Существует еще одна большая проблема, к решению которой можно подойти не выходя за рамки проведенного исследования. В наиболее общей форме она формулируется достаточно просто: являются особенности жизненного цикла в наземной стадии следствием особенностей его на личиночных стадиях развития?

Достаточно хорошо известно, из большой серии работ (Ищенко, 1989б), проведенных, как на бесхвостых, так и на хвостатых амфибиях, что размеры тела при метаморфозе могут определяться массой факторов, а именно плотностью, температурой, пищей, конкурентными отношениями с другими видами, химическим взаимодействиями и т.д. Но общая теория (Wilbur, Collins, 1973; Wilbur, 1980; Travis, 1984; Северцов, 1995; Шварц и др., 1976) отдает предпочтение прохождению метаморфоза при крупных размерах тела, поскольку допускается, что более крупные особи более конкурентоспособны. Действительно, логично ожидать, что более крупные сеголетки, при прочих равных условиях, могут использовать более широкий спектр пищевых объектов по сравнению с мелкими. Более того, прохождение метаморфоза при более крупных размерах тела по сравнению с мелкими энергетически дешевле, хотя этому вопросу посвящено

Табл.3. Расчетные численности самок различных генераций в популяции остромордой лягушки в период размножения в 1981-1996 гг.

Год рождения генерации	Возраст (количество зимовок) в период размножения									
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1979	50	4938	13897	11200	4653	1655	636	259	25	12
1980	38	3491	8446	6497	4610	968	513	115		
1981		1788	1830	954	528	311	166			
1982		4693	5314	2133	1519	363	83			
1983	56	6984	8432	5022	1764	772	371	73		
1984		1685	2907	2505	1201	187	219			
1985		1461	2587	1992	436	97	28			
1986		4043	5769	4438	1201	748	377			
1987	213	11782	18123	7714	3736	2231	197			
1988		2130	3548	2649	1777	543				
1989	33	2796	2415	2016	647					
1990	144	11131	25924	3804	156					
1991		3446	3804	407						
1992		2691	835	?						
1993	44	4571	?							

лишь одно корректное исследование (Crump, 1981). Кроме того, из ограниченного числа исследований известно, что увеличение размеров тела при метаморфозе приводит к увеличению размеров тела при созревании или ускорению созревания, что в той или иной мере имеет непосредственное отношение к адаптивности.(Berven, 1988, 1990; Smith, 1987; Semlitsch,1987; Semlitsch et al., 1988,1993; Scott,1994). Данные о дальнейшей судьбе животных, созревающих при разных размерах отсутствуют. Проведенное нами исследование показывает, что да, действительно, в природе наблюдается большая изменчивость размеров тела при метаморфозе, как у сеголеток, выходящих на сушу из одного водоема в разные годы, так и в пределах одной популяции во время одного года, т.е. эта изменчивость и хорологическая и хронографическая, определяемая прежде всего структурой популяции (Ищенко, 1991а, б). Для остромордой лягушки нами установлено (Ищенко, 1991а), что в пределах популяции на уровне одной генерации метаморфоз может в разных водоемах завершаться при сырой массе тела от 70 до 1030 мг и длине тела от 9 до 22 м. При этом эти различия могут быть вовсе не связаны с плотностью, поскольку в природе плотность личинок практически никогда не бывает таковой, каковой она устанавливается в экспериментальных исследованиях, так же как и смертность в природе личинок не бывает такой низкой, как в лабораторных экспериментах (Petranka,1989), что зачастую не позволяет использовать лабораторные

данные для анализа или расчета природных ситуаций. Тем не менее, есть все основания утверждать, что именно средовые факторы, определяют размеры тела при метаморфозе. Так, при изучении изменчивости сырой массы тела сеголеток остромордой лягушки сразу после завершения метаморфоза, было установлено, что из общей дисперсии сырой массы тела на долю фактора "водоем" приходится 54.37%, на взаимодействие факторов "год рождения" и "водоем" - 18.5% дисперсии, непосредственно на долю фактора "год рождения" - 1.9% и остаточная дисперсия составляет 25.22% общей дисперсии. Последняя включает в себя межсамковые отличия и внутрикладковую изменчивость, т.е. преимущественно генетические факторы. Таким образом, большая часть изменчивости размеров тела при метаморфозе приходится на долю средовых факторов, хотя определенная роль генетических факторов не исключается (Newman,1990, 1992; Kaplan, 1998).

Однако больший интерес представляет дальнейшая судьба этой изменчивости. Поскольку исследование роста с помощью мечения у амфибий может быть неэффективным из-за значительной смертности преимущественно в молодом возрасте, уже перед первой зимовкой (Ляпков, 1992) и, возможно, за счет разной миграционной активности животных разных размеров (Berven, 1990; Smith, 1987), решение задачи может быть осуществлено поэтапно. На первом этапе возможно мечение сеголеток сразу после завершения метаморфоза с последующим отловом вскоре после первой зимовки. Проведенные исследования на травяной и остромордой лягушках(Ляпков, 1995, 1996, 1997 и др.) показали, что в природе могут наблюдаться разные ситуации: более мелкие сеголетки могут частично догонять в размерах исходно более крупных перед уходом на зимовку, более поздно вышедшие на сушу также могут достигать размеров близких к сеголеткам, прошедшим метаморфоз в более сжатые сроки, но могут наблюдаться и обратные ситуации, причем различные ситуации могут быть прослежены и у разных видов, и в разных популяциях одного вида. Для остромордой лягушки нами было установлено, что если средний вес сеголеток сразу по завершении метаморфоза был равен для четырех водоемов 112, 223.2, 222.9 и 405 мг, то у особей, отловленных по берегам тех же водоемов сразу после выхода из первой зимовки он был равен соответственно 621, 1190, 1032 и 2228 мг . Это и аналогичные данные дали основание полагать, что более крупные исходно (при метаморфозе) сеголетки, в возрасте одного года (после зимовки) также остаются более крупными (Ищенко, 1980а). Однако в таких ситуациях нельзя исключать эффект миграций животных из других водоемов, поэтому более корректными являются результаты, полученные на основе индивидуального мечения. Полученные нами данные в результате индивидуального мечения и повторного отлова (Ищенко, Леденцов, 1985б) позволяют полагать, что изменчивость роста сеголеток достаточно значительна, но ситуации, когда более крупные сеголетки остаются более крупными и в более старшем возрасте нередки. Эти результаты в значительной мере совпадают с результатами, полученными на других видах амфибий (Scott, 1994). Для решения задачи на последующем этапе могут быть использованы результаты скелетохронологических исследований. Основанием для этого служат описанные положительные корреляции у бурых лягушек между диаметром фаланги в наиболее узкой части её эпифиза и размером тела. Известно, что как у самцов, так и самок травяной

лягушки и серых жаб величина коэффициента корреляции между этими величинами достигает 0.9-0.95 (Смирина,1983; Ryser,1996), а у остромордой лягушки - 0.98 (Леденцов, 1996). По нашим данным корреляция между диаметром фаланги и размером тела в различных популяциях малоазиатской лягушки варьирует в пределах 0.85-0.95, у прыткой лягушки она составляет 0.874, у дальневосточной - 0.886. Таким образом, достаточно высокие корреляции измеряемых диаметров кости (фаланги) с использованием регрессионного анализа позволяют ретроспективно оценивать размеры тела особи в ряде предыдущих возрастов. В то же время очевидные зависимости дают достаточно веское основание для использования диаметров костей при анализе роста на уровне особи и судить об изменчивости темпов роста различных популяций у разных видов (Augert, Joly, 1993).Весьма важным представляется то обстоятельство, что средний диаметр фаланги высоко коррелирован с площадью среза, т.е. достаточно точно характеризует прирост кости и, следовательно, размеров тела (Леденцов, 1991). Таким образом, решение задачи о зависимости между размерами при созревании и размерами тела после первой зимовки может быть найдено на основе скелетохронологических данных по крайней мере для исследуемой группы видов. В качестве исходного положения можно принять то, согласно которому однолетние особи с более крупным диаметром кости обладают и более крупными размерами тела. Здесь, однако, следует иметь в виду, что описанные высокие корреляции получены при анализе серий, охватывающих практически весь спектр изменчивости размеров тела - от сеголеток или однолетних особей до самых крупных. Простейший прием - сравнение кривых роста кости на уровне особи - уже обнаруживает то, что исходно крупные особи чаще остаются более крупными в более старшем возрасте, и это справедливо и для амфибий, и для рептилий (Hagstrom, 1977; Smirina, Rojtberg, 1996; Леденцов, 1986 и др.). Анализ многолетних данных, полученных при долговременном исследовании популяции остромордой лягушки позволил установить следующее. Во-первых корреляции между диаметром кости в возрасте первого размножения и после первой зимовки в значительной мере разнятся у самцов и самок, причем у самок они всегда более низкие и равны 0.3-0.4 по сравнению с самцами, у которых они достигают 0.4-0.6 у разных генераций. Это может быть объяснено большой изменчивостью энергозатрат на репродукцию самок (большая изменчивость плодовитости и размеров яиц) при одних и тех же размерах тела . Данные о тратах на репродукцию и рост для самцов бесхвостых амфибий практически отсутствуют, но сравнительно низкая изменчивость размеров семенников (Jorgensen, 1992) или их относительной массы, по-видимому, находят свое отражение в том, что корреляции между размерами самцов при половом созревании и в ювенильном возрасте значительно выше, чем у самок. Во-вторых, и что более важно, не следует ожидать больших корреляций между диаметром кости в возрасте три или четыре года с диаметром в однолетнем возрасте, так как рост у исследованных видов (см выше) по крайней мере в течение первых нескольких лет не линейный. Поэтому важным представляется следующее. Достаточно высоки корреляции между размерами кости в возрасте один и два года и при оценке корреляции между диаметром кости в возрасте два и три года и три и четыре года. Иными словами, размеры тела в каждый конкретный период размножения, могут в определенной, хотя и необязательно

большой степени, определяться размерами тела в предыдущем возрасте. Другой способ обработки данных- анализ компонент дисперсии диаметра кости в трехлетнем возрасте у остромордой лягушки - показал, что дисперсия размеров тела при созревании в значительной мере (на 60-70%) определяется размерами тела животных после первой зимовки (за суррогат размеров тела, как указано выше, использовались средние диаметры фаланги). В целом , насколько можно судить по нашим данным, в наиболее общей форме следующее утверждение может быть принято. Несмотря на большую индивидуальную изменчивость скорости роста, отмечающуюся у всех изученных видов, наибольшие шансы иметь крупные размеры при половом созревании имеют особи, характеризующиеся сравнительно крупными размерами в пределах одной возрастной группы в более младшем возрасте, в том числе и в возрасте одного года. Размеры же в возрасте одного года могут определяться рядом факторов, в том числе и размерами тела при метаморфозе. Таким образом, наиболее крупные размеры тела при половом созревании могут определяться и размерами тела при метаморфозе и, следовательно, условиями личиночного развития и роста. В то же время эффект размеров при метаморфозе может проявляться у разных популяций одного вида или у разных видов поразному, равно как и затушевываться действием иных факторов. Тем не менее это не исключает возможности влияния размеров тела при метаморфозе на размеры при созревании.

Таким образом, первое следствие из наших данных состоит в том, что прохождение метаморфоза при крупных размерах тела не дает репродуктивного преимущества . Далее, если прохождение метаморфоза при крупных размерах тела определяется генетическими факторами), то, следовательно, крупные размеры тела при метаморфозе не имеют селективных преимуществ. В-третьих, как было показано, морфологическая разнородность новой генерации, выражающаяся прежде всего в сильной изменчивости размеров тела при метаморфозе, определяется разнообразием биотопов, используемых популяцией при размножении, т.е. структурированностью популяции (Ищенко, 1977, 1983, 1987, 1988, 1989а, 1991а,б). Поэтому достаточно крупные пространственно структурированные популяции всегда будут обеспечивать большее разнообразие жизненных стратегий, которое по своим масштабам не менее всего разнообразия, характерного для всей группы изученных видов, за исключением видоспецифичности скорости роста, определяющей значительные различия видов в размерах тела. С этой точки зрения, способность вида использовать широкий набор биотопов в период размножения (разные типы водоемов) явно адаптивна, ибо если прохождение метаморфоза при сравнительно крупных размерах тела может иметь следствием созревание при более крупных размерах тела и соответственно большую плодовитость уже при первом размножении, т.е. обеспечивает увеличение скорости оборота популяции, то низкие размеры тела при метаморфозе могут иметь следствием или созревание и первое размножение при более низких размерах тела, или же задержку созревания, но в любом случае - увеличение количества репродуктивных периодов на особь, и такие особи (или генерации) будут иметь определенные преимущества в случае воздействия на популяцию неблагоприятных факторов среды (повторяющиеся засухи или иные причины, снижающие численность новой генерации).

Заключение

К настоящему времени накоплено большое количество данных, свидетельствующих о том, что для изученных видов бурых лягушек характерно образование не только крупных и стабильных популяций во многих частях их ареалов, но и, как правило, сильно структурированных, прежде всего структурированных пространственно. Так же хорошо известно, что становление таких популяций и их успешное функционирование, определяется не только естественными процессами, но и в значительной мере хозяйственной деятельностью человека. Как результат этой деятельности во многих частях ареалов видов возникает большое количество новых мест размножения и развития и роста новых генераций. Этот положительный эффект деятельности человека, естественно, не снимает с повестки дня вопрос о нарушении многих биотопов и снижения численности популяций многих видов амфибий также во многих частях ареалов. Тем не менее исследование структурированных популяций амфибий параллельно со сравнительным изучением межпопуляционных и межвидовых отличий по многим признакам может служить основанием для суждений о скорости преобразования популяций и их устойчивости, степени воздействия на них человека и разработки мер контроля численности или охраны конкретных видов.

Достаточно хорошо известно, что пространственная структура популяций у амфибий проявляется прежде всего в период размножения, когда, в результате миграций, происходит распределение особей по различным водоемам. При этом в силу разной абиотической обстановки в разные периоды существования популяции (разные периоды размножения) на территории, занимаемой популяцией, количество водоемов, пригодных для размножения, может варьировать, равно как может меняться и биотическая обстановка в пределах одной пространственной группировки. Пространственная структура популяций для большинства видов амфибий является нестабильной. Формирование пространственной структуры популяции нередко сопровождается неравномерным распределением генотипов по территории, занимаемой популяцией, причем отличия между отдельными внутрипопуляционными хорологическими единицами по частоте отдельных морф могут быть не менее различий между географически значительно удаленными популяциями. Этот феномен создает основу для быстрых микроэволюционных преобразований популяций в случае изменения пространственной структуры популяций. В тоже время одни и те же пространственные группировки в разные периоды размножения характеризуются различным вкладом в численность новой генерации. И вклад этот во времени непостоянен как из-за перераспределения животных по территории, занимаемой популяцией, так и непостоянства абиотической обстановки, определяющей длительность существования водоемов в разные годы, в силу чего в норме ни одна из микропопуляций не характеризуется постоянным специфическим вкладом во внутрипопуляционное разнообразие. Таким образом, любые ненаправленные изменения пространственной структуры популяции могут оказывать лишь кратковременное воздействие на внутрипопуляционное фенетическое и генетическое разнообразие, и в последующие периоды существования популяции аналогичное изменение структуры популяции может иметь обратный эффект. Нестабильность во време-

ни пространственной структуры и ненаправленное действие абиотических факторов препятствуют быстрому и направленному изменению генетического состава популяций.

Вместе с тем имеется ряд адаптивных черт популяций бурых лягушек, контролируемых также пространственной организацией популяций, но гораздо более эффективно и с большими последствиями. Эти признаки относятся к различного рода демографическим характеристикам, т.е. характеристикам жизненного цикла, которые также подвержены различным формам внутрипопуляционной изменчивости, по размаху сходной также с межпопуляционными или межвидовыми отличиями. Различные внутрипопуляционные хорологические единицы характеризуются прежде всего тем, что отличаются условиями роста и развития личинок (в самом широком понимании этого термина), и от распределения половозрелых особей по территории в период размножения зависит не только численность новой генерации, но и её исходная размерная структура. В дальнейшем специфика этой структуры сохраняется, и она в значительной мере определяет размеры тела при созревании, возраст полового созревания продолжительность жизни и репродуктивный успех особей. Генетическая детерминированность демографических характеристик, связанная с полиморфизмом, при этом не исключается, но, по-видимому, играет меньшую роль в формировании широкой внутрипопуляционной изменчивости по сравнению с действием абиотических и биотических факторов. Эта внутрипопуляционная изменчивость характеристик жизненного цикла, естественно, отражает присущую всем изученным видам пластичность, адаптивность которой очевидна (Caswell, 1983; Reznik, 1990). Однако реализация этой пластичности в значительной мере определяется сложной структурой популяции, прежде всего пространственной. Кроме того, реализация потенциальной изменчивости может зависеть и общих климатических и биоценотических условий региона, определяющих в значительной мере реализацию возможностей роста и развития не только на личиночных стадиях у лягушек, но и имаго. Это создает предпосылки для разработки методов и осуществления эффективного контроля над демографическими процессами в популяциях изученных видов.

ВЫВОДЫ

1. Для группы бурых лягушек, обитающих на территории России и сопредельных с нею характерно общее проявление полиморфизма по рисунку дорсальной части туловища (параллельный полиморфизм), и в пределах изученной группы наблюдается широкая изменчивость в его проявлении, как между видами, так и значительная внутривидовая. Наиболее полиморфными являются виды с более обширным ареалом и осваивающие наибольшее количество биотопов.
2. Для популяций изученных видов характерна сложная пространственно-временная организация, в разных частях ареала вида проявляющаяся в разной степени. Во многих случаях отдельные хорологические единицы и возрастные группы характеризуются различным фенообликом и, следовательно, разным вкладом в генофонд популяции.

Однако в силу нестабильности среды, перераспределения особей по территории, занимаемой популяцией и иных факторов, вклад различных внутрипопуляционных групп в генофонд популяции оказывается не стабильным, и устойчивость популяции определяется именно лабильностью отдельных хорологических единиц. На примере исследования полиморфизма двух видов - малоазиатской и остромордой лягушек - показано, что генетическая структура и экологическая структура популяций в значительной мере взаимосвязаны и популяция функционирует как эколого-генетическое единство.

3. Различия в проявлении полиморфизма между отдельными популяциями и группами популяций при стабильном фенооблике во времени свидетельствуют об адаптивности определенного фенооблика популяций. Эта адаптивность проявляется и в экологической и физиологической специфике отдельных морф. В большинстве случаев значительное внутривидовое разнообразие обеспечивается спецификой популяционного разнообразия.

4. В пределах изученной группы видов существует большая изменчивость основных характеристик жизненного цикла - скорости роста и полового созревания, размеров тела при созревании, смертности после созревания и максимальной продолжительности жизни. Существующие отличия по этим характеристикам между видами проявляются прежде всего в различном размахе географической изменчивости.

5. Наибольшая географическая изменчивость демографических характеристик отмечена у наиболее экологически пластичных видов, заселяющих наибольший набор ландшафтно-географических зон или поясов, проникающих как в предтундровые редколесья, так и высоко в горы. Освоение "экстремальных" условий существования сопровождается в большинстве случаев увеличением максимальной продолжительности жизни и изменением скорости роста.

6. При исчислении продолжительности жизни как общего периода активной жизни за исключением периода зимних спячек устанавливается, что географически удаленные популяции, заселяющие разные климатические зоны, равно как и популяции, обитающие в различных высотных поясах, могут характеризоваться близкими величинами продолжительности жизни. Географические различия в пределах вида как и различия между видами при таком подходе в значительной мере сглаживаются.

7. Изученные виды характеризуются сходным возрастом полового созревания. Этот возраст увеличивается при продвижении широко распространенных видов на север и с продвижением в горы. В большей степени при этом увеличивается максимальная продолжительность жизни. Таким образом, продвижение в горы и на север не сопровождается общим увеличением продолжительности жизни, но имеет следствием увеличением количества репродуктивных периодов на особь в экстремальных условиях и снижение скорости оборота популяций.

8. Между исследованными видами существуют значительные различия в скорости роста, следствием чего и являются значительные различия между видами в средних размерах половозрелых особей. Видоспецифичность роста проявляется прежде всего в различиях в росте до полового созревания.

9. При анализе географической и высотной изменчивости роста у изученных видов устанавливается, что различия между популяциями могут быть объяснены как разным количеством периодов зимних спячек, так и разной биоценотической обстановкой в разных популяциях. Достижение половозрелости может происходить при сравнительно сходных размерах тела в разных популяциях, но календарный возраст полового созревания определяется временем, необходимым для достижения минимальных размеров тела.

10. Размеры тела при первом размножении значительно варьируют во всех популяциях всех изученных видов, и эта изменчивость может определяться большой изменчивостью размеров тела при метаморфозе и изменчивостью роста за период от прохождения метаморфоза до наступления возраста полового созревания. Отмеченные зависимости между скоростью полового созревания и размерами при созревании и максимальной продолжительностью жизни между отдельными популяциями в той же мере прослеживаются и при сравнении различных генераций (когорт) в пределах одной популяции. Различные генерации в пределах одной популяции могут характеризоваться разными размерами при созревании и разной продолжительностью жизни.

11. На основе специальных долговременных исследований, проведенных на популяции остромордой лягушки, впервые для амфибий устанавливается, что снижение размеров тела при созревании в пределах популяции приводит не только к увеличению максимальной продолжительности жизни, но и к значительному увеличению количества репродуктивных периодов на особь, что имеет следствием увеличение среднего для генерации репродуктивного успеха. Наибольший репродуктивный успех имеют особи, достигающие полового созревания при минимальных размерах тела.

12. Внутрипопуляционная изменчивость размеров тела при созревании определяется многими факторами, но в том числе и размерами тела при метаморфозе. Наиболее крупные метаморфозирующие особи имеют больше шансов или достичь полового созревания раньше, или при более крупных размерах тела. Учитывая вышесказанное, следует признать, что прохождение метаморфоза при более крупных размерах тела не имеет в дальнейшем репродуктивных преимуществ и в случае генетической определенности не имеет селективных преимуществ.

13. Учитывая, что во многих случаях размеры тела при метаморфозе определяются действием многих биотических и абиотических факторов, в разной степени действующих в разных хорологических единицах в пределах популяции, можно утверждать, что демографические особенности популяций могут в значительной мере определяться их пространственной структурированностью.

14. С точки зрения скорости оборота популяций и количества репродуктивных периодов на особь, наиболее устойчивыми по отношению к колебаниям факторов среды следует считать северные и горные популяции широко распространенных видов и популяции умеренной зоны но со сложной пространственной структурой.

15. Полученные данные позволяют разработать простую и надежную систему мер контроля численности популяций амфибий, особенно на территория с интенсивной лесохозяйственной деятельностью.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., Просвещение,1977. 414 с
2. Безель В.С., Ищенко В.Г., Попов Б.П., Шварц С.С. Опыт математического моделирования экологических механизмов преобразования генетической структуры популяции // ДАН СССР, 1975, т.221, № 4, с. 964-966.
3. Воронов Г.А., Зиновьев Е.А., Ищенко В.Г., Юшков Р.А. Рептилии, амфибии, рыбы. Красная Книга Среднего Урала. Екатеринбург. 1996. С.39-51.
4. Добринский Л.Н., Ищенко В.Г. Материалы по газообмену остромордой лягушки, Rana arvalis // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5 Всесоюзной. Герпетологической конференции. Ленинград, Наука, 1981. С. 51-52.
5. Ищенко В.Г. Изменение частоты доминантного гена "striata" при изменении возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск,1969. С.38-39.
6. Ищенко В.Г. О судьбе отдельных генераций в популяции остромордой лягушки // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971. С.47.
7. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм и некоторые вопросы систематики бурых лягушек // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов Третьей Всесоюзной герпетологической конференции. Ленинград, 1-3 февр.1973. Л., 1973. С. 93-94.
8. Ищенко В.Г. Продуктивность популяций бесхвостых амфибий как функция структуры популяции // Вопросы герпетологии. Авторефераты. докладов 4 Всесоюзной Герпетологической конференции. Ленинград, 1977. С. 101-103.
9. Ищенко В.Г. О выживаемости разных генотипов остромордой лягушки на личиночных стадиях развития // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск, 1978а. С. 35-36.
10. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., Наука, 1978б. 147 с
11. Ищенко В.Г. О коллекции лягушек фауны СССР // Фауна, экология и изменчивость животных. Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978в, с . 3-5.
12. Ищенко В.Г. О влиянии деятельности леспромхозов на численность земноводных // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Ч.3. Животный мир. Свердловск, 1978г. С.53-54.
13. Ищенко В.Г. Структура и численность популяции остромордой лягушки в подзоне предлесостепных лесов Зауралья // Экологические исследования в лесных и луговых биоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979а. С. 39-46
14. Ищенко В.Г. Рост и развитие личинок остромордой лягушки в зависимости от условий содержания // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979б. С. 45-46.

15.Ищенко В.Г. Материалы к росту сеголетков остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980а. С. 39-40.

16.Ищенко В.Г. Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Boul.) // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980б. С. 27-30.

17. Ищенко В.Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) и её возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23-49.

18. Ищенко В.Г. Пространственная структура как фактор стабилизации продуктивности популяций амфибий // Экология, 1983, № 2, с. 76-78.

19.Ищенко В.Г. Степень морфологического сходства популяций малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Blgr.) // Герпетологические исследования на Кавказе. Труды ЗИН АН СССР, том158, 1986. С. 100-104.

20.Ищенко В.Г. Антропогенные воздействия и структура популяций амфибий // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С.34-35.

21.Ищенко В.Г. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий // Экология популяций. Тез. Докладов Всесоюзного Совещания. Ч.2. Москва, 1988. С.151-153.

22. Ищенко В.Г. Экологические механизмы, обеспечивающие стабильность популяций амфибий // Экология, 1989а, № 2. С. 12-19.

23.Ищенко В.Г. Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т.17.М. 1989б. С. 5-51.

24.Ищенко В.Г. Экологическая и фенетическая структура популяции остромордой лягушки на Среднем Урале // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного совещания по фенетике природных популяций. М., 1990. С. 105-106.

25.Ищенко В.Г. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий // Экология популяций. М. Наука, 1991а. С. 114-128.

26.Ищенко В.Г. Популяционная экология амфибий // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологию М., Наука, 1991б. С.77-92.

27. Ищенко В.Г. Проблемы демографии и сокращения численности популяций некоторых видов бурых лягушек Евразии // Экология и охрана окружающей среды Тез. докладов 3-й международной и 6-й Всероссийской научно-практической конференции. Владимир, 1996. С. 125-127.

28.Ищенко В.Г. Амфибии // Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа. Екатеринбург. 1997. С.71-75.

29.Ищенко В.Г., Леденцов А.В. О росте остромордых лягушек после метаморфоза // Вопросы экологии животных. Информационные материалы Института экологии растений и животных (отчетная сессия зоолог. лабораторий). Свердловск, 1982. С.15.

30.Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Внутрипопуляционная изменчивость возрастной структуры у остромордой лягушки // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов VI Всесоюзной герпетологической Конференции. Ташкент, 18-20 сент. 1985 г. Ташкент, 1985а. С.89-90.

31.Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития. Свердловск, 1985б. С. 11-21.

32.Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 40-51.

33.Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. Об экологических отличиях отдельных генотипов в популяции остромордой лягушки // Экология, 1974, №4, С. 93-95.

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

35.Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск/ 1979. С. 49-60.

36.Леденцов А.В., Ищенко В.Г. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в различных частях ареала // Вид и его продуктивность в ареале. Проблемы герпетологии. Свердловск, 1984. С.26-27.

37.Мазуров В.Д., Смирнов А.И., Безель В.С., Ищенко В.Г. Математическая модель генетической структуры популяции // Математическое моделирование процессов в медицинских и биологических системах. Свердловск, 1982. С.66-71.

38.Шварц С.С., Ищенко В.Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюллетень Московского общества Испытателей природы, отд. биол., 1968,т.73, вып.3, с. 127-134.

39.Шварц С.С., Ищенко В.Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т.3. Земноводные. // Труды Института экологии растений и животных УФАН, 1971, вып. 79. Свердловск, 1971. 58 с .

40.Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Сосин В.Ф. Функциональное единство популяции // Журнал общей биологии, 1972. Т.33, №1, с. 3-14.

41.Щупак Е.Л., Ищенко В.Г. О биологической продуктивности популяции остромордой лягушки // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968. С. 57-59. 24.

42.Щупак Е.Л., Ищенко В.Г. К генетике полиморфизма окраски у остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.) // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Ленинград, 1981. С. 128-132.

43.Ishchenko V.G. Long-term study of population structure and numbers in moor frog, Rana arvalis Nilss. in the Middle Urals // Abstracts of First World Congress of Herpetology. Canterbury, 1989a.

44.Ishchenko V.G. Population biology of amphibians. Soviet Scientific Reviews, Ser. F. Physiol.- Gen. Biol., Harwood AP GmbH, London, 1989b. Vol.3. p.119-151.

45.Ishchenko V. G. Ecological mechanisms for ensuring color polymorphism in the population of moor frog, Rana arvalis Nilss. // Abstracts of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Budapest, 1991. P. 42.

46.Ishchenko V.G. Life-span and growth in population of the common frog, Rana temporaria L. // Abstracts 7th Ordinary general Meeting Societas Europaea Herpetologica. Barcelona, 1993. P.81.

47.Ishchenko V. G. Life-history traits variation in some Eurasian brown frogs // Second World Congress of herpetology, Adelaide, Australia, 1994a. Abstracts. P.129-130.

48. Ishchenko V.G. Ecological mechanisms determining stability of color polymorphism in the population of moor frog, Rana arvalis Nilss. // Russian Journal of herpetology, 1994b, vol.1, no. 2, p.117-120.

49.Ishchenko V.G. On the Demography of Rana asiatica Bedr. and Rana amurensis Blgr. // Abstracts of the Second Asian Herpetological Meeting, Ashgabat, 1995a. P. 27.

50.Ishchenko V.G. Problems of declining populations and demography in some Euroasiatic brown frogs // 8th Ordinary General Meeting Soc. Europaea Herpetologica (SEH). Abstracts. Bonn, 1995b. P.67.

51.Ishchenko V.G. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // Russian Journal of herpetology, 1996, vol. 3, no. 2, p. 143-151.

52.Ishchenko V.G. Maturity and reproductive Success of Different Generations in the Population of Rana arvalis Nilss. In the Middle Urals // Herpetology'97. Abstracts of the Third World Congress of Herpetology 2-10 August 1997. Prague.1997a. P.103.

53.Ishchenko V. G. Rana arvalis Nilsson, 1842 // Atlas amphibians and Reptiles in Europe. Paris, 1997b. P.128-129.

54.Ishchenko V.G. Size and maturity of Rana macrocnemis at different elevation at Caucasus// Abstracts Third Asian Herpetological Meeting. Kazakhstan, Almaty, 1-5 Sept. 1998.

55.Ishchenko V. Variation in Size and Age of Maturity in Populations of Seven Ranidae species from Russia and adjacent territory. Progr. And Abstr. 9th Ordinary General Meeting SEH, Le Bourget du Lac, France, 25-29 August 1998. Chamberg, France, 1998.

56.Ishchenko V.G., Ledentsov A.V. Age structure dynamics of Rana arvalis Nilss. population // Abstracts of Third Ordinary General Meeting of Societas Herpetologica Europaea, Prague, 1985. P. 71-72.

57.Ishchenko V.G., Ledentsov A.V. Dynamics of Age structure in a Population of the Moor Frog, Rana arvalis Nilss.// Studies in Herpetology. Proceedings of The European Herpetological Meeting (3rdOrdinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica). Prague, 1986. P. 503-506.

58.Ishchenko V.G., Ledentsov A.V. Life-history traits variation in populations of the moor frog, Rana arvalis Nilss. // Abstracts 7th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica. Barcelona, 1993. P.81.

Подписано в печать 30.07.99 Формат 60 x 84/16. Тираж 100 экз. Заказ № 178
ООО "ИРА УТК". 620219 Екатеринбург, ул. К. Либкнехта 42