АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК, 1985

УДК 591.5:591.3

Экологические аспекты скорости роста и развития животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

В сборнике раскрываются некоторые особенности роста и развития представителей разных классов животных (амфибий, млекопитающих) в природных и экспериментальных условиях. Рассматриваются влияния экологических условий, внутривидовых отношений, структуры популяций, воздействия химических веществ разной природы, биотопических условий на скорость роста и развития организма (по морфофизиологическим и морфологическим признакам).

Сборник представляет интерес для биологов широкого профиля, экологов, специалистов, работающих в области экспериментальной биологии и медицины, студентов университетов.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

Э $\frac{21008—195(82)1300}{055(02)7}$ 21—1985.

© УНЦ АН СССР, 1985

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ, Ю. М. МАЛАФЕЕВ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

РОСТ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА

Давно известно, что численность мелких грызунов подвержена более или менее регулярным колебаниям [2, 10, 20, 21]. Одним из важных механизмов, определяющих циклический характер динамики популяций животных, многими авторами признается саморегуляция численности [1, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 27]. Эта концепция подразумевает, что изменения плотности популяций животных сопровождаются изменениями их качественного состава [18, 25]. Одной из характеристик, отражающих эти изменения, являются размеры тела животных. Колебания размеров тела, связанные с колебаниями численности, были отмечены на многих видах грызунов: в фазах подъема и пика численности они обычно крупнее, чем в годы спада и депрессии [24].

В лабораторных условиях на разных видах животных было показано, что темп их роста зависит от плотности и структуры экспериментальных групп [8, 13]. В природных популяциях грызунов также наблюдали торможение роста и созревания молодняка в годы высокой численности этих животных [3, 12]. Кроме того, по некоторым данным, в популяциях грызунов имеется связь размеров тела отдельных животных с их склонностью к расселению [15, 26], а также с выживаемостью при воздействии неблагоприятных климатических факторов [22].

Таким образом, проблема внутрипопуляционной регуляции роста тесно связана с проблемой саморегуляции численности животных. Для более глубокого понимания этой связи важно установить, существует ли зависимость выживаемости отдельных особей от их размеров и темпов роста. Этому вопросу посвящена работа, в которой приводятся и обсуждаются результаты исследований в природных условиях на полевке-экономке (*Microtus oeconomus* Pall.) методом индивидуального мечения.

Материал и методика

Исследования проводили в летние месяцы 1977 и 1978 гг. на опытном участке пойменного осоково-вейникового луга площадью 1,13 га, расположенном в среднем течении р. Хадытаяха

(Южный Ямал). Участок был охвачен сетью ловушек, которые размещали таким образом, чтобы расстояние между ними равнялось 8 м. Отловы и мечение грызунов проводили: в 1977 г. с 15 июня по 13 августа, в 1979 г. с 20 мая по 18 августа. Серии отловов длились по 3—5 сут. с перерывами в 7—10 сут. Во время отловов ловушки проверялись каждые 3—5 часов. Мечение полевок проводили общепринятым способом [7, 9]. У пойманных зверьков регистрировали метку, вес, пол и состояние генеративных органов, а затем их выпускали на месте поимки. Абсолютную численность полевок-экономок разных половозрастных групп оценивали по методу Джолли [23].

Для оценки индивидуального весового роста зверьков рассчитали удельную скорость роста [8]:

$$C = \frac{\ln W_t - \ln W_0}{\Delta t},$$

где C — удельная скорость роста зверька за период Δt, W_0 и W_t — вес животного в начале и конце периода Δt соответственно (в г живого веса). Для расчетов средней удельной скорости роста использовали данные только по тем зверькам, которые попадались в начале и в конце соответствующего периода и имели в его начале примерно одинаковый вес. Эти ограничения приводили к уменьшению объема выборки, однако они позволили устранить искажения, связанные с тем, что скорость роста животных зависит от их размеров.

Результаты и их обсуждение

Данные по динамике численности и возрастной структуры населения полевок-экономок на опытном участке за рассматриваемый период времени приведены в специальных работах [4, 5], поэтому в настоящей статье мы ограничимся лишь кратким изложением основных результатов.

Период исследований охватывал две фазы динамики численности полевок-экономок — фазу пика (1977) и фазу спада (1978 г.). Летом 1977 г. плотность полевок на опытном участке колебалась от 73 до 127 экз. на га (см. рисунок). В размножении принимали участие главным образом перезимовавшие животные. Прибылые зверьки в основной массе не размножались, а продолжительность их жизни была необычно велика. Как показал анализ материалов по индивидуальному мечению, группа переживших зиму 1977/78 гг. зверьков весной 1978 г. не менее, чем на 40 % состояла из особей, родившихся в первой половине сезона размножения 1977 г.

Летом 1978 г. численность полевок-экономок сильно снизилась (с 58 экз. на га в середине июня до 9 экз. на га в середине

Таблица 1

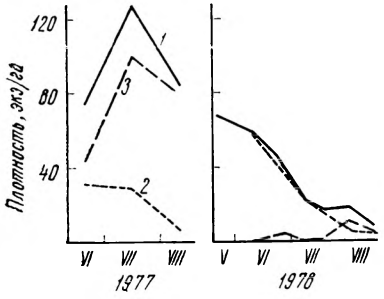
Удельные скорости роста прибылых полевок-экономок в 1977 г.
(год пика численности)

Пол	Родившиеся в начале лета				Родившиеся в середине лета			
	n	вес в июне, г	вес в августе, г	скорость роста, июнь — август	n	вес в июле, г	вес в августе, г	скорость роста, июль — август
Самки	9	23,3±0,6	22,7±0,5	—0,133±0,173	7	13,5±0,6	21,0±1,4	2,061±0,570
Самцы	12	23,6±0,8	24,8±1,8	0,222±0,122	5	15,6±0,9	23,4±0,7	1,727±0,249
Оба пола	21	23,5±0,4	23,9±0,5	0,070±0,110	12	14,4±0,6	22,0±0,9	1,922±0,339

Таблица 2

Вес тела и удельная скорость роста перезимовавших полевок-экономок на разных фазах популяционного цикла

Пол	1977 г. (пик численности)			1978 г. (спад численности)		
	вес тела в июне, г	вес тела в июле, г	скорость роста	вес тела в июне, г	вес тела в июле, г	скорость роста
Самки	64,9±2,0 n=26	63,8±2,5 n=16	—0,140±0,145 n=6	38,0±1,1 n=29	44,6±1,8 n=11	0,589±0,117 n=11
Самцы	75,0±2,5 n=7	69,2±3,4 n=10	—0,483±0,172 n=3	52,6±1,9 n=28	64,5±3,7 n=7	0,448±0,190 n=7



Плотность полевок-экономок на опытном участке.

1 — общая; *2* — плотность перезимовавших зверьков; *3* — плотность прибыльных зверьков

августа), а население опытного участка состояло в основном из взрослых (перезимовавших) особей (см. рисунок).

Таким образом, фаза пика численности полевок-экономок характеризовалась пониженной степенью участия сеголеток в размножении, а фаза спада — сдвигом возрастного состава в сторону старших животных.

Средний вес большинства полевок, родившихся в начале сезона размножения 1977 г. и достигших к концу июня веса 20—25 г, за период с конца июня до середины августа почти не изменился, а средние значения удельной скорости роста этих особей за данный период были близки к нулю (табл. 1). Среди зверьков первых генераций, однако, встречались особи, резко отличавшиеся от основной массы по скорости роста (достигшие к концу лета размеров перезимовавших полевок), но такие животные были немногочисленны (12,5 % ±6,8 % при n=24). В то же время зверьки, родившиеся в середине и второй половине лета (имевшие в середине июля вес 11—18 г) значительно увеличили свой вес ($p < 0{,}001$), так что в конце лета их размеры оказались близкими к размерам животных весенних и раннелетних пометов.

Следовательно, в год пика численности основная масса прибылых полевок-экономок по достижении веса тела в 20—25 г прекращала рост, что привело к сглаживанию различий в размерах тела животных разного времени рождения к концу лета.

Средние скорости роста взрослых (перезимовавших) полевок летом 1977 г. не отличались достоверно от нуля, принимая даже отрицательные значения (у отдельных особей за период с конца июня до второй половины июля вес тела снижался). Однако в год падения численности дожившие до середины июля взрослые полевки продолжали расти и летом: средняя индивидуальная скорость роста самок была достоверно ($p < 0{,}001$), а самцов — близко к достоверности ($p < 0{,}1$) выше нуля. В июне 1978 г. размеры тела взрослых зверьков оказались значительно меньшими, чем в июне 1977 г. ($p < 0{,}001$) (табл. 2).

Ранее нами было показано, что торможение роста прибылых полевок в год высокой численности обусловлено взаимодействиями между особями разных возрастных групп на уровне небольших внутрипопуляционных группировок, и это торможение не компенсировалось после вымирания перезимовавших животных к осени. Поэтому размеры взрослых полевок весной перед паде-

Таблица 3

Вес тела в августе и удельная скорость роста за период с июня по август 1977 г. прибылых полевок-экономок первых генераций

Пол	Пережившие зиму 1977/78 гг.		Непережившие зиму 1977/78 гг.	
	вес, г	скорость роста	вес, г	скорость роста
Самки	23,4±0,5 n=16	—0,212±0,102 n=5	22,6±0,6 n=33	—0,035±0,136 n=4
Самцы	25,1±0,4 n=15	0,521±0,119 n=5	23,9±0,4 n=25	0,009±0,151 n=7

нием численности и оказались заметно меньшими, чем весной перед пиком численности [6].

Анализ роста взрослых полевок-экономок позволил выявить его особенности на разных фазах популяционного цикла: в год пика численности перезимовавшие животные уже в начале лета имели крупные размеры, успешно размножались и в течение сезона размножения практически не росли, а их смертность вплоть до середины июля была невысока (см. рисунок). В год падения численности рост переживших зиму зверьков продолжался в течение лета, весной их размеры были невелики, а смертность высока (численность изменилась с 58 экз. на га в июне до 17 экз. в июле.) Кроме того, в год спада численности, несмотря на довольно большой процент размножающихся (беременных и лактирующих) самок в июне (76,9 %±8,3 % при n=26), они, по-видимому, не смогли успешно выкормить потомство первых пометов, так как в конце июня отлавливались лишь единичные сеголетки.

Имевшиеся данные по индивидуальному мечению полевок позволили проанализировать связь размеров тела и скорости роста животных с их выживаемостью более подробно. Заметим, что ни одна из быстрорастущих особей первых генераций 1977 г., достигших к августу размеров перезимовавших зверьков и принимавших участие в размножении в год своего рождения, не пережила зиму 1977/78 гг. Такие особи резко отличались от основной массы полевок по скорости роста, и мы не включили их в приводимый ниже анализ.

Из табл. 3 видно, что в конце лета 1977 г. самцы первых генераций, недожившие до следующей весны, имели достоверно меньшие средние размеры, чем пережившие зиму 1977/78 гг. особи ($p < 0,05$). Соответственно и скорость роста за летний период у переживших зиму самцов была выше, чем у несохранившихся на участке до 1978 г. ($p < 0,05$). Для самок, однако, такие различия статистически не достоверны.

Мы не можем с полной уверенностью сказать, действительно

Таблица 4

Вес тела и удельная скорость роста полевок-экономок, переживших зиму 1977/78 гг.

Пол	Дожившие до середины июля 1978 г.			Недожившие до середины июля 1978 г.		
	вес тела в авг. 1977 г., г	вес тела в июне 1978 г., г	скорость роста (с авг. 1977 г. по июнь 1978 г.)	вес тела в авг. 1977 г., г	вес тела в июне 1978 г., г	скорость роста (с авг. 1977 г. по июнь 1978 г.)
Самки	23,6±0,5 n=10	40,3±1,1 n=16	0,173±0,018 n=10	23,2±1,1 n=6	35,2=1,9 n=13	0,127±0,024 n=6
Самцы	26,3±1,3 n=3	57,9±3,4 n=10	0,263±0,043 n=3	24,8±0,4 n=12	49,7±1,9 n=18	0,222±0,014 n=12

ли несохранившиеся в пределах площадки мечения полевки погибли за время, прошедшее с последнего отлова 1977 г. до первого 1978 г. или же они выселились с облавливаемой территории. По данным Бичема [15], расселяющиеся *Microtus townsendii* имели меньший вес, чем оседлые. Однако у расселяющихся зверьков скорость роста также была выше, чем у оседлых, что не согласуется с приведенными выше результатами (если принять, что исчезнувшие за зиму с участка полевки мигрировали). К тому же зверьки, включенные нами в анализ удельной скорости роста, были явно оседлыми, так как в год своего рождения они постоянно отлавливались в пределах опытного участка с конца июня до середины августа. Поэтому мы все же склонны отождествлять исчезновение таких зверьков из уловов с их гибелью.

В год спада численности дожившие до середины июля перезимовавшие полевки-экономки имели в начале лета достоверно больший вес тела, чем не сохранившиеся к этому времени особи ($p < 0,05$). Средние значения удельной скорости роста доживших до июля полевок оказались несколько большими, чем таковые у погибших за период с середины июня до середины июля животных, хотя различия и недостоверны. Средний вес тела сохранившихся на участке до середины июля 1978 г. самцов в августе 1977 г. также был несколько больше (хотя и недостоверно), чем у недоживших до этого времени зверьков (табл.4).

Как уже говорилось, смертность перезимовавших особей за период с середины июня до середины июля 1978 г. была высока. На участке сохранились более крупные и продолжавшие расти в течение лета особи. Поэтому размеры тела перезимовавших самцов к июлю почти сравнялись с размерами самцов в год пика численности, хотя у самок различия сохранились ($p < 0,001$; см. табл. 2).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в природной популяции полевок-экономок выживаемость была свя-

зана с размерами тела и скоростью роста. В год спада численности среди взрослых зверьков раньше погибали более мелкие особи, а размножающиеся животные продолжали расти, чего не наблюдалось в год высокой численности. Возможно, причиной этого явилось то, что в силу условий лета своего рождения (высокая плотность) они не достигли предельного веса к началу сезона размножения. Сочетание роста и размножения должно было привести к значительному увеличению энергозатрат взрослых животных в год спада численности (по сравнению с годом ее пика, когда размножавшиеся зверьки имели крупные размеры и не росли). По-видимому, в этом случае более крупные особи, родившиеся в 1977 г., находились в более выгодном положении, поскольку удельные энергозатраты у них должны быть ниже, чем у мелких зверьков, и им легче сохранить положительный энергобаланс. Это согласуется с данными Хейкуры [22], который, изучая влияние климатических факторов на популяции темной полевки (*Microtus agrestis*), показал,что особи, относившиеся к размерной группе 95,1—110,0 мм, более чувствительны к воздействию неблагоприятных условий, чем зверьки, имевшие размеры 110,1—125,0 мм.

Выживаемость полевок-экономок зависела также и от скорости их роста и размеров в год рождения. Самые быстрорастущие полевки, родившиеся в начале лета года пика численности, не дожили до весны следующего года. Рост остальных зверьков практически прекращался по достижении ими определенных размеров. Это торможение в значительной степени определялось взаимодействиями сеголеток со взрослыми полевками [6]. Среди таких сеголеток наиболее долго прожили те, которые к концу лета достигли более крупных размеров, что наиболее явно проявилось среди самцов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

2. Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов в СССР (исторический обзор массовых размножений). Л.: Наркомзем СССР, 1934. 62 с.

3. Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975, вып. 12, с. 5—61.

4. Кряжимский Ф. В., Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Динамика численности и структура популяции фоновых видов грызунов в биоценозах Субарктики и их влияние на первичную продукцию (на примере полевки-экономки).— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 3—14.

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

6. Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М. Внутрипопуляционная регуляция роста полевок-экономок в естественных условиях.— Экология, 1983, № 5, с. 69—74.

7. Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек.— В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 9—46.

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

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

10. Свириденко П. А. Размножение и гибель мышевидных грызунов. Л.: Академия, 1934. 58 с.

11. Чернявский Ф. Б., Короленко Г. Е. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на крайнем северо-востоке Сибири.— Экология, 1979, № 1, с. 80—88.

12. Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). М.: Наука, 1982. 164 с.

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

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

15. Beachem T. D. Size and growth characteristics of dispersing voles, Microtus townsendii.— Oecologia, 1979, vol. 42, N 1, p. 1—10.

16. Calhoun J. B. A method of self-control of population growth among mammals living in the wild.— Science, 1949, vol. 109, p. 333—335.

17. Chitty D. Self-regulation of number through changes in viability.— Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1958, vol. 22, p. 277—280.

18. Chitty D. Population processes in the vole their relevance to general theory.— Can. J. Zool., 1960, vol. 38, N 1, p. 99—113.

19. Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals.— J. Mammal., 1950, vol. 31, N 3, p. 247—259.

20. Elton C. S. Periodic fluctuations in the number of animals: their causes and effects.— British J. Exp. Biol., 1924, vol. 2, p. 119—163.

21. Elton C. S. Voles, mice and lemmings. Oxford: Calderon Press, 1942. 496 p.

22. Heikura K. Effects of climatic factors on the field vole, *Microtus agrestis*.— Oikos, 1977, vol. 29, N 3, p. 607—615

23. Jolly C. M. Explicity estimates from capture-recapture data with both death and immigration.— Biometrika, 1965, vol. 52, p. 225—247.

24. Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals.— Adv. Ecol. Res., 1974, vol. 8, p. 268—399.

25. Krebs C. J. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation.— Can. J. Zool., 1978, vol. 56, N 12, p. 2463—2480.

26. Myers J. H., Krebs C. J. Genetic, behavioural and reproductive attributes of dispersing field vole, *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*.— Ecol. Monogr., 1971, vol. 44, N 1, p. 53—78.

27. Wynne-Edwards V. S. Animal dispersion in relation to social behaviour.— N. Y.: Hafner Publ. Co, 1962. 653 p.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

В. Г. ИЩЕНКО, А. В. ЛЕДЕНЦОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОСТМЕТАМОРФИЧЕСКОГО РОСТА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Одна из важнейших задач экологии — накопление данных о росте разных видов в природных условиях [4], поскольку без таких сведений невозможно составить более или менее точного представления о биологической продуктивности отдельных популяций животных. Наибольшую ценность имеют данные, характеризующие индивидуальный рост и его изменчивость. Амфибии, чьи популяции могут достигать большой численности и играть заметную роль в трансформации энергии в биоценозах, постоянно находятся в поле зрения экологов, исследующих рост отдельных видов. В то же время неоднократно подчеркивалось, что количество данных о росте земноводных ограничено и далеко от необходимого для характеристики закономерностей роста этой группы в целом. При этом исследователи роста в естественных условиях отмечают невозможность учета многообразия факторов, влияющих на рост в лабораторных условиях [10], а авторы, занимающиеся лабораторными экспериментами, говорят о невозможности определения большинства факторов среды, воздействующих на рост животных в природе [6]. Не отрицая важности обоих подходов, мы, тем не менее, полагаем, что изучение роста животных в природных условиях представляет наибольший интерес, так как лишь эти исследования позволяют оценить изменчивость размеров тела как возрастную, так и в пределах отдельных возрастных групп. Кроме того, данные, полученные в лабораторных условиях, далеко не всегда могут быть экстраполированы на природные популяции. Эти соображения привели нас к заключению о необходимости разностороннего изучения роста отдельных особей непосредственно в естественных условиях. Объектом исследования явилась остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilss.

Материал и методика

Исследования проводились в несколько этапов в 1980—1982 гг. в популяции остромордой лягушки в Свердловской области. В 1980 г. в пойме небольшой реки, где обычно проходит рост сего-

леток остромордой лягушки до зимовки, с помощью полиэтиленовых заборчиков было огорожено четыре участка пойменного луга. В них были выпущены сеголетки сразу после завершения метаморфоза. Длина тела у всех особей замерялась штангенциркулем с точностью до 0,1 мм и вес тела определялся на торсионных весах с точностью до 1 мг. Кроме того, были огорожены еще два участка: один — в молодом сосново-березовом лесу с преобладанием в подстилке сныти и второй — вокруг небольшого водоема, расположенного на обочине лесной дороги, где в течение лета неоднократно встречались молодые неполовозрелые особи остромордой лягушки. Выпуск молодых особей производился таким образом, чтобы в пределах одной опытной площадки помещались или животные исходно разных размеров, или примерно одинаковых размеров, но прошедшие свое личиночное развитие в разных водоемах. Площадь каждого участка составляла 200—250 кв. м. На них в 1980 г. было выпущено около 2 тыс. сеголеток.

В 1982 г. проводилось повторное изучение роста сеголеток в период до первой зимовки. Для этого участок пойменного луга, поросший таволгой и осоками, был огорожен пластиком. Площадь участка составляла около 300 кв. м. На эту территорию выпустили 933 сеголетка. Учитывая опыт работы 1980 г., с площадки по возможности убирали живородящих ящериц, могущих поедать сеголеток лягушек. У всех животных определялась длина тела, а у части — вес тела. В 1980 г. все сеголетки метились индивидуально, но животные, отсаженные на разные участки, имели повторные одинаковые метки. В 1982 г. помимо индивидуального мечения отрезанием пальцев у наиболее мелких особей (длинной 10—11 мм и весом 100—150 мг) было проведено индивидуально-групповое мечение, когда одинаковой комбинацией отрезанных пальцев метились пять особей. Кроме того, у них зарисовывались распределение и форма пятен спины. При повторных обловах опытной площадки идентификация особей не вызывала затруднений.

Параллельно с этим в 1980—1982 гг. на территории, занимаемой популяцией остромордой лягушки, после окончания периода размножения (когда происходит выход с зимовок неполовозрелых особей) проводился массовый отлов молодых, преимущественно одно- и двухлетних животных, их мечение путем отрезания пальцев и зарисовки спинного рисунка. Меченые животные выпускались в месте поимки. В разные годы количество молодых особей, концентрирующихся в одних и тех же местах, неодинаково. В 1980 г. было помечено 2 300 неполовозрелых особей, переживших не менее одной зимовки, в 1981 г.—1 650 и в 1982 г.—465 особей. Отрезанные при мечении пальцы фиксировались в спирте и в дальнейшем были использованы для определения возраста по срезам костей, в частности фаланг пальцев [3]. Поскольку в ряде случаев установлено, что реги-

Таблица 1

Количество выпущенных и повторно отловленных сеголеток остромордой лягушки на опытных площадках в 1980 г.

№ площадки	Дата заселения	Колич. выпущенных сеголеток			Колич. повторно отловленных *	
		мелкие 234 мг (145—289)	средние 296 мг (200—457)	крупные 517 мг (297—830)	средние	крупные
1	28.06—1.07	103	184	—	0	0
2	29.06—1.07	95	172	—	0	0
3	1; 4; 6.07	—	194	151	88	68
4	4; 7; 13.07	--	195	129	49	0
5	10—13.07	—	125	120	1	0
6	11—14.07	—	—	367	0	83

* Мелкие животные в ловушки не попадали.

стрирующие структуры (линии склеивания) могут формироваться не только во время зимовок, но и перед первой зимовкой [5, 8, 9], окончательное заключение о возрасте меченых животных составлялось в 1982 г., когда были исследованы срезы костей сеголеток, отловленных на площадке в конце августа, незадолго перед их уходом на зимовку. Помимо этого, измерялись диаметры костей и годовые приросты. Заключение о возрасте каждой изученной особи составлялось только на основе комплексного анализа [14]. Поскольку определение возраста по срезам костей достаточно трудоемко и требует большого количества времени, оно было проведено в первую очередь у тех особей, для которых имелись данные о росте при повторных обловах территории. В результате мы смогли составить представление как о приросте животных разного возраста за разные отрезки времени, так и одного возраста, но исходно разных размеров. Скорость роста оценивалась на основе расчета удельной скорости роста C [12], но из-за небольших значений эта величина в дальнейшем приводится как ($C \times 10^2$).

Результаты и их обсуждение

Рост сеголеток. Поскольку в популяциях земноводных метаморфоз обычно растянут на достаточно большой промежуток времени, сеголетки, прошедшие метаморфоз, в разное время и при разных размерах тела оказываются в неодинаковом положении и, возможно, под разным воздействием внешних факторов, что отражается на росте животных. Поэтому в 1980 г. на огороженные участки были выпущены сеголетки, прошедшие личиночные стадии в разных водоемах и закончившие их при

Таблица 2

Прирост линейных размеров сеголеток остромордой лягушки в 1980 г.

Группа	Исходные размеры, L_0, мм	n	Период роста, t_1, дни	Удельная скорость роста $C_1 \times 10^2$	L_1, мм	L_2, мм	Удельная скорость роста $C_2 \times 10^2$	Конечные размеры, L_2, мм
1	14,15 (11,8—16,0)	54	27—28	1,346 (0,5—2,18)	19,85 (14—25)	40—41	1,12 (0,7—1,50)	21,0 (16—26)
2	14,60 (12,3—17,0)	49	24—25	1,221 (0,49—1,70)	19,52 (17—23)	36—42	1,051 (0,71—1,34)	21,6 (19—25)
3	18,14 (15,5—21,4)	52	23—24	1,20 (0,44—1,98)	24,47 (20—28)	35—36	0,912 (0,5—1,3)	25,46 (18—28)

Таблица 3

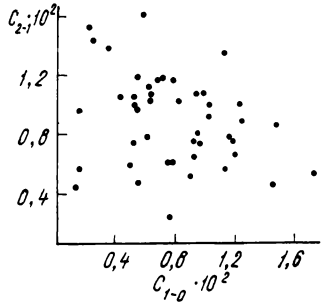
Рост сеголеток остромордой лягушки в 1982 г.

Группа	Начальные размеры, 30.06				26.07, 28 дней				16.08, 49 дней			
	n	lim	M±m	C_V	n	lim	M±m	C_V	n	lim	M±m	C_V
1	270	13,0—17,3	15,27±0,05	5,34	50	14,5—25,0	19,97±0,34	12,0	21	17,7—26,2	22,80±0,51	10,3
2	285	12,4—16,8	15,13±0,05	5,34	54	14,7—23,2	19,02±0,26	9,9	24	18,0—26,8	22,60±0,51	11,0
3	160	11,4—16,2	13,49±0,06	5,71	32	12,6—19,7	16,26±0,29	10,2	25	17,0—25,4	20,86±0,51	12,2

разных размерах тела. Длина тела сеголеток колебалась от 12 до 20 мм, а вес — от 144 до 830 мг. Соответствующие средние значения приведены в табл. 1 и 2. Скорость роста анализировалась только у выживших животных, поэтому полученные значения не полностью характеризуют всю индивидуальную ее изменчивость. Вместе с тем, результаты повторных отловов дают представление и о выживаемости животных. Достаточно большое количество повторных отловов на некоторых участках позволяет сделать вывод, что отрезание пальцев не сильно снижает выживаемость животных, хотя некоторыми авторами полагается обратное [10]. Представляет интерес то обстоятельство, что при повторных обловах участков и прилегающих к ним территорий представители самой мелкой группы нам ни разу не попадались. Завершение метаморфоза при мелких размерах тела, определяющееся многими внешними факторами, нередко не связано с плотностью развивающихся личинок [2], но по поводу дальнейшей судьбы животных высказываются противоположные точки зрения. Одни утверждают, что метаморфоз при мелких размерах тела энергетически более выгоден [7] и мелкие особи могут нормально расти и выживать в период до первой зимовки. Другие придерживаются мнения, что прохождение метаморфоза при мелких размерах тела сопряжено с большими энергетическими затратами, и поэтому рост и выживание самых мелких сеголеток возможны лишь при переключении их на высококалорийный корм [13]

Отсутствие при повторных отловах самых мелких особей позволяет думать, что выживаемость их крайне низка. В то же время, как свидетельствуют данные, приведенные в табл. 2, животные как средних размеров, так и самые крупные растут примерно с одинаковой скоростью, и к моменту прекращения роста перед зимовкой (в обследованной нами популяции это вторая половина августа) исходные различия в размерах между группами сохраняются. Примерно такие же результаты получены нами и при изучении роста сеголеток в 1982 г. (табл. 3). Однако в этом году нам удалось вторично отловить одну особь, завершившую метаморфоз 28 июня при очень мелких размерах тела (11,0 мм и 127 мг). Удельная скорость роста, определенная для этой особи, была достаточно низкой (0,251), и среди всех повторно отловленных на опытной площадке 18 августа она так и осталась самой мелкой (12,5 мм и 231 мг). Более того, 4 сентября на берегу водоема, из которого бралась серия мелких сеголеток для опытного участка и который в начале июля пересох, была поймана особь, прошедшая метаморфоз в этом водоеме. Эта особь была для новой генерации исключительно мелких размеров — 13,1 мм и 250 мг.

Поскольку весной, после зимовки, такие особи практически не встречаются, есть основания полагать, что самые мелкие особи не растут быстрее более крупных, не достигают перед зи-



Зависимость между удельной скоростью роста сеголеток остромордой лягушки за первый период роста ($C_{1-0}\times10^2$) и удельной скоростью роста за второй период ($C_{2-1}\times10^2$). Пойменный луг, 1982 г. (r=—0,301±0,137).

мовкой неких средних, «нормальных для генерации» размеров, и выживаемость их крайне низка. Рост остальных животных проходит примерно с равной скоростью, и удельная скорость роста не зависит от начальных размеров тела [2]. Это и обусловливает сохранение различий между группами животных исходно разных размеров. В первый месяц роста животные разной величины характеризуются одинаковой или очень близкой удельной скоростью роста, не зависящей от начальной длины или веса. В дальнейшем может, как это было отмечено в 1982 г. (см. рисунок), наблюдаться обратная зависимость между удельной скоростью роста и размерами тела, приобретенными в результате первого периода роста, но заложенные исходно различия не сглаживаются окончательно, и большая изменчивость удельной скорости роста характерна как для мелких, так и для более крупных особей. Это находит отражение в большой изменчивости размеров животных новой генерации к моменту ухода на зимовку. На основании полученных данных мы можем утверждать, что изменчивость размеров определяется исходной разнородностью, в свою очередь зависящей от разнородности абиотической обстановки в популяции, и разной выживаемости животных разных размеров. Нетрудно понять, что и после зимовки наблюдаемая изменчивость будет определяться теми же факторами. Помимо этого, наши данные позволяют прийти к заключению, что максимальный размер сеголеток остромордой лягушки перед зимовкой — 28—29 мм.

Рост после первой зимовки. На основании изучения роста сеголеток до первой зимовки можно заключить, что размеры их колеблются в пределах 16—28 мм (по данным 1980 и 1982 гг.), и исключительно редко на зимовку уходят животные более мелких размеров. Весной, если в процессе зимовки не происходит избирательной смертности животных новой генерации, размеры их также укладываются в этих пределах.

В 1980 г., 10—20 мая, было помечено около 1300 особей с длиной тела 16—26 мм. Они были выпущены на трех участках территории, занимаемой популяцией, расположенных друг от друга на расстоянии около 1 км каждый. На участке № 1 в дальнейшем было поймано 55 меченых особей, росших 25—27 дней. Средняя удельная скорость роста, определенная по приросту длины тела, составила за этот период 0,206. Средние начальные

размеры животных равнялись 18,9 мм. Пять особей из этой группы были пойманы еще раз, через 60—70 дней после мечения. Средняя удельная скорость роста у них была равна 0,402. За период между второй и третьей поимками — 0, 389. Это увеличение роста во втором периоде вполне объяснимо, так как среднесуточные температуры с середины июня по середину июля на 3—5° выше, чем в период с середины мая по середину июня. Следует отметить, что летние (июнь—июль) среднесуточные температуры в 1980 г. в районе исследований колебались от 10 до 14°. На участке № 2, где животные обитали преимущественно вдоль широкой лесной дороги в период роста 28—33 дня средняя удельная скорость роста для животных исходной длины 16—22 мм (35 особей) составила 0,483, а для 11 особей исходной длины (22—26 мм) — 0,454. Эти данные позволяют полагать, что удельная скорость роста может определяться при исходно одинаковых размерах биотопическим размещением животных. Так, на участке № 3, наиболее разнообразном биотопически, средняя удельная скорость роста 13 особей за 50 дней равнялась 0,680, а за 80 дней — 0,528.

В 1981 г., вскоре после размножения и пробуждения молодых животных от зимней спячки, наступило резкое похолодание, выпал снег до 30 см, который держался с 16 по 22 мая. После того, как снеговой покров сошел, в конце мая отмечался массовый выход с зимовок молодых животных. Мечение их проводилось с 27 мая по 6 июня. Рост животных проходил при высоких температурах среды до середины августа (среднесуточная температура воздуха составляла 19—20°). Рост животных проходил уже с иной скоростью. Так, на участке, где в 1980 г.отмечалась наиболее низкая удельная скорость роста (0,206), для животных с исходной длиной тела 20,8—28,5 мм (11 особей) за 34 дня роста она составила 0,411, а на двух других участках для особей длиной в среднем 24,7 и 23,2 мм она равнялась 0,494 и 0,626 за периоды роста соответственно 40 и 36—41 день. Особи исходно более крупных размеров на этих же участках характеризовались более низкой скоростью роста — 0,150 и 0,248. В этом случае также видно, что животные в разных биотопах могут иметь при равных исходно размерах различную скорость роста, что приводит к значительной морфологической разнородности в пределах одной возрастной группы. Описанный нами выше случай низкого прироста очень мелкого сеголетка может в конечном итоге привести к тому, что и в более старшем возрасте могут попадаться животные также мелких размеров. Поэтому изучение прироста животных с известным возрастом имеет специальный интерес.

Изучение животных, переживших одну зиму, весной 1981 г. (с учетом того, что каждая особь прошла еще и личиночный период) позволило установить, что размеры их колебались от 18,2 до 28,3 мм. Исследование прироста 14 особей, изначально имев-

Таблица 4

Рост остромордых лягушек разного возраста в первый период после выхода

Возраст, годы	Длина тела при мечении, мм			Период роста, дни	Достигнутые размеры, мм		
	lim	M±m	C_v		lim	M±m	C_v
1 (n=11)	21,4—26,6	23,59±0,42	5,9	27—33	21,8—27,0	24,24±0,44	6,0
2 (n=15)	20,5—49,0	36,38±2,18	23,2	28—32	21,8—49,0	37,47±2,11	21,8
3 (n=13)	33—52	43,55±1,67	13,8	28—32	35,6—55,6	45,4±1,74	13,9

ших длину тела 19,4—26,5 мм определило, что через 37—42 дня после мечения и выпуска (первая половина июля) размеры их колебались от 26 до 35,4 мм и в среднем составляли 29,32 мм. Удельная скорость роста варьировала от 0,259 до 0,970 (M= 0,616±0,062, коэффициент вариации — 37,6 %). При этом наибольшие значения скорости роста (0,817—0,97) отмечены для наиболее исходно мелких животных (19,4—21,0 мм). Но особи размером 22—24 мм характеризовались большой изменчивостью скорости роста — от 0,259 до 0,788. Это позволяет заключить, что в пределах одного биотопа, в пределах одной возрастной группы и даже в пределах примерно одной размерной группы может существовать достаточно большая изменчивость скорости роста. Естественно, невозможно определить в природе роль генетических и средовых факторов в формировании этой изменчивости. Для пяти особей в 1981 г. мы располагали данными о приросте за 72—87 дней. Эти особи, имевшие после зимовки длину тела 21,2—24,2 мм к середине августа достигли длины 29—34 мм (средние значения равны соответственно 22,68 и 31,36 мм), и удельная скорость роста варьировала у них от 0,292 до 0,552 (M=0,426), т. е. была в целом ниже, чем за первую половину лета. Это свидетельствует о том, что даже при относительно постоянном температурном режиме, имевшем место в течение всего летнего периода в 1981 г., нарастание массы тела (в данном случае — линейных размеров) может проходить неравномерно. Возможно, на это накладывают отпечаток сезонные изменения интенсивности питания, связанные с естественными колебаниями численности кормовой базы. Не исключено также и воздействие изменения суточной активности в условиях исключительно жаркого лета — подавляющее большинство повторных отловов удавалось сделать в ночные часы, тогда как в 1980 г.— в вечерние. Помимо этого весной 1982 г. в тех же биотопах отловлены 5 особей, меченых и выпущенных весной 1981 г. Исходные размеры их составляли 20,4—27 мм (M=23,92 мм),

с зимовок (1982 г.)

Удельная скорость роста, $C \times 10^2$		
lim	$M \pm m$	C_v
0—0,304	0,094±0,032	112,6
0—0,327	0,118±0,03	97,2
0—0,426	0,145±0,043	107,0

а при повторном отлове — 30—36,2 мм (M=34,04 мм). Рассчитанная удельная скорость роста варьировала от 0,342 до 0,757 (M=0,477), причем самый крупный абсолютный прирост (15,6 мм) отмечался у особи длиной 20,4 мм. Приведенные выше данные убедительно свидетельствуют о том, что варьирование размеров тела в пределах одной возрастной группы является следствием как различного роста животных разных размеров, так и обычной индивидуальной изменчивости, которая, по-видимому, играет ведущую роль.

Дополнительные данные, характеризующие прирост особей различных возрастных групп остромордной лягушки, получены нами в 1982 г. (табл. 4). Прежде всего обращают на себя внимание большое разнообразие размеров в пределах одной возрастной группы: изменчивость их у двух и трехлетних животных выше, чем у однолетних, хотя из обратной зависимости коэфициента вариации от средних величин следует ожидать противоположный вывод. Эти данные свидетельствуют о том, что относительно однородная в размерном отношении группа однолетних животных растет неодинаковыми темпами, что и вызывает разнородность более старшей возрастной группы. Изучение скорости роста остромордых лягушек в 1982 г. (с середины мая по середину июня) обнаружило большую изменчивость скорости роста для представителей трех возрастных групп, причем достоверных отличий между ними по скорости роста не обнаружено. В каждой из этих групп встречались особи, которые в течение месяца вобще не росли. Это определило исключительно высокие значения коэффициента вариации удельной скорости роста.

Заключение

Приведенные в настоящей работе данные позволяют утверждать, что изменчивость размеров тела в пределах одной возрастной группы популяций остромордой лягушки определяются рядом причин. Во-первых, при прочих равных условиях существует большая индивидуальная изменчивость скорости роста. Во-вторых, в ряде случаев может иметь место размерно-зависимая скорость роста, когда наиболее мелкие особи растут наиболее интенсивно, хотя в целом по популяции компенсаторный рост встречается очень редко. В-третьих, большую роль

играет обратное явление — независимость скорости роста от размеров тела. Это приводит к тому, что различия между животными младшей возрастной группы по размерам тела сохраняются и в более старшем возрасте. И, наконец, существенную роль может играть биотопическое распределение животных и температурный режим в период роста. Относительную роль отдельных факторов в естественных условиях определить не представляется возможным из-за сильных перемещений животных по территории, занимаемой популяцией, но экспериментальные данные позволяют полагать, что помимо внешних условий в период роста на суше, морфологическая изменчивость возрастной группы определяется той разнородностью условий, которая имеется в популяции, когда эта возрастная группа проходит личиночные стадии своего развития.

Полученные данные также свидетельствуют о том, что, как и для травяной лягушки [10], выделение возрастных групп в популяции остромордой лягушки по размерам тела не имеет под собой никакого основания и приводимые ранее нами данные о возрастном составе популяций остромордой лягушки [1, 11] требуют полного пересмотра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.
2. Ищенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки и ее возможные экологические последствия.— В сб.: Динамика структуры популяций амфибий и млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 23—49.
3. Клейненберг С. Е., Смирина Э. М. К методике определения возраста амфибий.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 7, с. 1090—1094.
4. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
5. Орлова В. Ф., Смирина Э. М. Возрастная структура популяции артвинской ящерицы (*Lacerta derjugini*) на Северном Кавказе.— В кн.: Вопросы герпетологии. Ашхабад, 1981, с. 97.
6. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Постметаморфический рост земноводных.— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 88—100.
7. Пястолова О. А. Энергетическая стоимость метаморфоза *Anura* и ее зависимость от температуры и плотности экспериментальных популяций.— В сб.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 37—55.
8. Смирина Э. М. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*).— Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 10, с. 1529—1534.
9. Смирина Э. М. Определение возраста хвостатых амфибий по слоям в кости.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 192—193.
10. Смирина Э. М. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек *Rana temporaria* в первые годы жизни.— Зоол. ж., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1831—1840.
11. Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике: Т. 3. Земноводные. Свердловск. 1971. 60 с.

12. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935, с. 8—60.
13. Crump M. Energy accumulation and Amphibian Metamorphosis.— Oecologia (Berl.), 1981, v. 49, p. 167—169.
14. Hemelaar Agnes S. M. Age determination of Male Bufo bufo (*Amphibia, Anura*) from the Netherlands, based on year rings in phalanges.— Amphibia — Reptilla, v. 3, N 4, 1981, p. 223—233.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

Е. Л. ЩУПАК

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Важность личиночного периода в жизненном цикле амфибий для последующей судьбы популяции сделала их личинки объектом многочисленных экологических исследований [6, 7, 9, 10, 22, 25, 26, 46]. К настоящему времени физиологические, гормональные механизмы регуляции и контроля метаморфоза у амфибий оказались изученными полнее, чем его экологические особенности [27, 28]. По мере накопления и анализа разнообразных экспериментальных и полевых исследований появляются работы, в которых положено начало синтеза многих аспектов метаморфоза. Основное внимание в этих работах уделяется возможности сопоставления особенностей роста и развития личинок амфибий с временем начала метаморфоза [40, 45, 49].

Экспериментальные данные и наблюдения в природных популяциях подтверждают значительную изменчивость роста и развития личинок амфибий. Большую роль здесь играют такие факторы, как температура, освещенность, пищевые ресурсы, плотность [1, 2, 33, 37, 39].

По мере получения в природных популяциях новых данных в основополагающие закономерности влияния, например, температуры, пищевых ресурсов на рост и развитие вносятся некоторые дополнения, применительно к природной обстановке. Так, Калеф [24] отмечал, что наблюдаемые им различия в скорости роста личинок в природных популяциях *Rana aurora* трудно объяснить температурными различиями местообитания. Байсвенгер [19] показал, что в мелководных прудах, в которых обитают личинки многих видов амфибий, температура воды тесно связана с изменением интенсивности освещения. Оба эти показателя постоянно меняясь, влияют на поведение личинок, которые находят в водоеме свой температурный оптимум. Плотность личиночных популяций в природных водоемах тесно связана с обеспеченностью пищей [22, 48]. Борьба за пищу может быть следствием не только высокой исходной плотности, но и результатом поведенческих особенностей личинок — фото- и термо-

таксис [44], которые приводят к образованию скоплений и перераспределению личинок в водоемах [18].

Влияние плотности на рост и развитие личинок амфибий изучено наиболее детально как в лаборатории, так и в природных популяциях. Механизмы действия плотности разнообразны и среди них можно выделить следующие: 1) физические взаимодействия между личинками [17, 29, 30]; 2) метаболическая регуляция роста и развития [7, 13, 32, 34, 36]; 3) конкуренция за пищу [22, 26, 37, 49].

Несмотря на то, что механизмы взаимодействия между членами личиночных популяций при повышенной плотности остаются крайне противоречивыми, большинство исследователей приходит к выводу, что повышенная плотность увеличивает изменчивость темпов роста и развития. Популяции с высокой плотностью характеризуются в среднем более продолжительным личиночным периодом и мелкими средними размерами.

При обсуждении вопроса об изменчивости таких экологических переменных, как рост и развитие, следует представлять, что она должна быть такова, чтобы личинки могли закончить развитие и в экстремальных условиях. Такими условиями для любых видов амфибий, размножающихся во временных водоемах, являются их пересыхания. Следует отметить, что в природе пересыхание не всегда происходит во время засухи и связано с повышением температуры воды — оно может быть следствием гидрологических особенностей водоемов. Но всегда важным биотическим фактором в данной ситуации, влияющим на темп роста и развития, является повышение плотности личиночных популяций.

Мы попытались выявить те особенности роста и развития личинок остромордой лягушки, которые позволяют им пройти метаморфоз при пересыхании водоемов. Материал, представленный в настоящей статье, включает анализ сравнительных данных из разных водоемов в течение одного сезона и из одних и тех же водоемов на протяжении ряда лет. Такой подход снижает число факторов, потенциально ответственных за изменение в жизненном цикле особей [25].

Материал и методика

Исследования проведены в 1976—1980 гг. в Талицком районе Свердловской области. Популяция остромордой лягушки использует для размножения участки поймы реки и многочисленные водоемы, расположенные вдоль лесных дорог [3, 4]. Под наблюдением находилось 18 водоемов. Общая характеристика водоемов приведена в табл. 1. Более подробный анализ водоемов с учетом таких показателей как pH, содержание кислорода в воде, окисляемость воды проведен в 1979 г.

Таблица 1

Характеристика водоемов

№**	1976 г.				1977 г.				1979 г.							1980 г.			
	1*	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4
1	22	20	0,1	17,7	30	35	0,05	16,8	30	19	0,12	16,3	6,6	7,1	77,5	30	22	0,06	17,0
2	38	18	0,06	14,6	40	20	0,84	14,8	40	20	0,61	14,0	7,0	6,7	72,2	40	95	1,2	17,0
3	350	98	1,0	17,2	350	61	0,05	15,0	350	50	0,02	15,9	7,0	7,5	69,1	350	45	0,02	17,0
4	21	39	0,6	14,2					21	40	0,6	14,4	6,0	6,7	75,4	40	63	0,6	14,0
5	4	10	3,0	17,0					4	12	2,2	17,3	7,0	8,4	67,1	4	15	7,8	18,0
6					20	12	0,54	16,0	20	10	0,4	15,2	7,0	6,8	66,8	20	19	0,8	16,0
7									6	20	2,2	18,5	6,8	8,4	68,5	6	12	1,0	18,0
8									15	4	0,38	18,0	7,0	6,4	63,4	15	5	1,0	17,0
9									12	3	0,06	14,4	7,0	6,8	71,2	12	5	0,06	15,4
10									35	20	0,25	14,0	7,0	6,4	68,5	35	36	0,4	15,0
11									15	20	2,0	15,5	7,0	8,4	66,8	15	17	2,1	17,0
12									17	2,6	1,5	15,9	6,6	7,5	74,0	10	9	4,0	15,7
13																10	5	2,0	17,6
14																15	7	1,0	18,5
15																60	60	0,86	16,6
16																60	74	0,8	16,2
17																90	68	0,5	16,7
18																21	65	3,0	16,7

* 1—7 — Условные обозначения: 1 — площадь водоема; 2 — количество кладок; 3 — плотность, личинок/л; 4 — средняя температура за период измерений, °С; 5 — pH; 6 — содержание O_2 в воде, мг/л; 7 — окисляемость воды, O_2 мг/л.

** № водоемов.

Сравнение приведенных данных с литературными позволяет считать, что в исследованных водоемах условия обитания находятся в пределах нормы.

Из водоемов еженедельно в течение личиночного периода брали личинок, измеряли длину тела, определяли стадию развития. В основу последнего была положена классификация П. В. Терентьева [12], которую мы модифицировали с учетом таблицы развития по Раф [35]. В работе использовали следующие, хорошо различимые невооруженным глазом стадии развития личинок остромордой лягушки:

1) от вылупления до появления почек задних конечностей;

2) хорошо видимые почки задних конечностей — начало 26-й стадии, по П. В. Терентьеву;

6) дифференцированные на отделы задние конечности, дистальный конец приобретает форму лопасти — конец 26 начало 26-й стадии, по П. В. Терентьеву;

7) слабо развитые малоподвижные задние конечности — конец 27-й стадии;

11) хорошо развитые задние конечности — 28-я стадия, по П. В. Терентьеву;

12) появление передних конечностей — 29-я стадия, по П. В. Терентьеву.

Эткин [28] выделяет в личиночном развитии три периода, которые характеризуются специфическими внешними (морфологическими признаками) и внутренними (активностью органов эндокринной системы) особенностями.

I. Время от вылупления головастика до появления дифференцированных задних конечностей (стадия 6-я) — это период **преметаморфоза.** Он характеризуется ускоренным ростом и незначительными изменениями в развитии. Щитовидная железа маленькая и не активная. Уровень тироксина в крови низкий. Гипофиз головастиков в большом количестве производит пролактиноподобные вещества. Отношение длины дифференцированных задних конечностей к длине тела к концу преметаморфоза изменяется от 0,1 до 0,2. В конце преметаморфоза гипоталламус ингибирует гормон роста, подготовляя организм к дифференциации.

II. Период **прометаморфоза** — время от появления дифференцированных задних конечностей до появления передних конечностей (стадии 6—11-я). Характеризуется ускоренным ростом задних конечностей. Их отношение к длине тела увеличивается от 0,2 до 1,2. Отношение длины хвоста к длине тела остается приблизительно постоянным 2,0. В период прометаморфоза щитовидная железа растет, ее активность возрастает приблизительно в 3 раза по сравнению с периодом преметаморфоза. Повышается концентрация тироксина в крови. Различный уровень роста и дифференциации задних конечностей вызывается различной концентрацией тироксина.

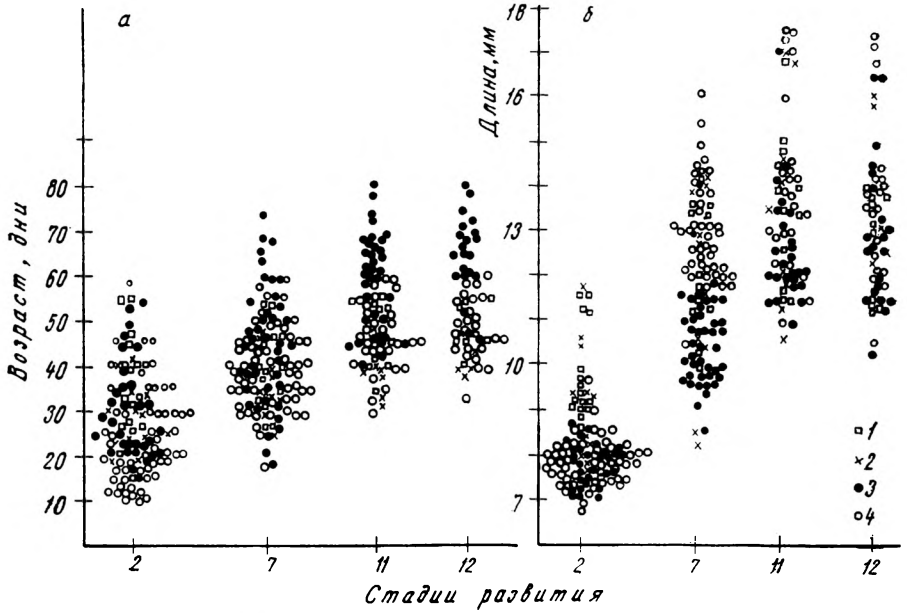


Рис. 1. Изменчивость роста и развития личинок остромордой лягушки в популяции.

1 — 1976 г., *2* — 1977 г., *3* — 1979 г., *4* — 1980 г.

III. С появлением передних конечностей период прометаморфоза заканчивается и наступает **метаморфический климакс,** конец которого характеризуется полным рассасыванием хвоста. Щитовидная железа большая, высота эпителия максимальна.

Такая классификация личиночного периода представляется нам удобной при анализе данных изменчивости роста и развития. Продолжительность личиночного периода оценивалась по количеству дней, которые требуются для достижения личинками определенной стадии развития. Скорость роста личинок рассчитывалась по формуле $C = \lg \alpha_1 - \lg \alpha_2 / 0{,}4343 (t_1 - t_0)$ [5].

Результаты и их обсуждение

Результаты исследований дают картину изменчивости роста и развития личинок остромордой лягушки в масштабах популяции за 4 года наблюдений (рис. 1). Условные обозначения на рисунке 1а соответствуют продолжительности развития в днях до стадий — 2, 7, 11, 12 в разные годы. На рис. 1 б показаны размеры личинок на этих стадиях. Как видно, скорость роста и развития широко варьирует на протяжении всего личиночного периода. Разница между минимальными и максимальными значениями возраста и размеров, при которых личинки

Таблица 2

Продолжительность развития и размеры личинок остромордой лягушки перед метаморфозом

№ водоема	Год	Возраст, дней	Длина, мм	n
1	1976	46	13,21±0,16	13
	1977	39	16,94±0,21	23
		47	17,22±0,16	18
	1979	62	15,00±0,21	27
	1980	51	16,80±0,18	24
		58	17,50±0,36	12
2	1976	45	11,32±0,18	31
		54	11,46±0,21	28
	1979	64	14,00±0,41	16
		69	14,21±0,24	11
		74	14,40±0,24	23
	1980	56	14,30±0,35	33
4	1976	47	14,17±0,33	20
		54	13,83±0,22	18
	1979	67	16,61±0,18	25
		71	16,60±0,20	24
	1980	48	17,30±0,30	21
5	1979	68	11,51±0,35	34
8	1980	38	12,00±0,30	25
		44	12,90±0,22	18
		50	12,20±0,41	15
9	1979	60	12,10±0,17	21
		65	12,10±0,16	19
		69	11,91±0,20	17
10	1979	59	12,30±0,11	30
		63	12,60±0,25	15
12	1979	60	12,30±0,22	18
14	1980	39	13,90±0,20	25
		44	13,75±0,35	20
15	1980	46	13,60±0,10	19
16	1980	46	13,37±0,49	14
		51	13,28±0,47	17
17	1980	59	13,83±0,13	16
18	1980	53	11,53±0,29	10
		58	12,23±0,10	10

Таблица 3

Влияние пересыхания водоемов на продолжительность развития и размеры личинок перед метаморфозом

№ водоема	Год	Возраст, дней	Длина, мм	min — max, мм	n
3	1976	40	11,38±0,08	10,3—12,5	20
	1977	34	15,08±0,13	14,0—16,2	10
	1978*	39	12,39±0,39	11,3—13,2	15
	1979	52	14,62±0,30	13,6—15,2	23
		60	13,00±0,13	12,3—14,8	18
		65	13,00±0,21	11,6—14,0	13
	1980	42	14,50±0,08	13,0—15,5	25
		47	13,94±0,05	13,0—15,0	20
6	1977	33	14,22±0,23	13,2—15,4	9
	1978*	338	13,25±0,12	12,3—14,4	17
	1979	60	12,40±0,22	11,0—14,02	25
	1980	49	13,41±0,27	12,6—14,8	23
		54	14,36±0,19	13,4—15,2	20
7	1979	68	10,30±0,25	10,0—11,7	25
		73	11,50±0,18	10,3—12,6	18
		78	11,40±0,12	10,8—12,4	20
		81	11,70±0,26	10,8—12,8	14
	1980	42	12,05±0,41	12,2—13,3	11
	1981*	48	11,12±0,12	10,2—12,2	8
13	1980	33	14,25±0,10	13,4—15,2	20
	1981*	39	13,65±0,19	11,7—14,6	20
		44	12,93±0,40	12,2—13,8	25
Возраст и длина на стадии 7					
2	1976	32	11,84±0,12	11,3—12,9	19
		39	12,06±0,13	10,8—13,7	19
		45	11,52±0,26	10,0—13,2	28
	1977	29	10,77±0,22	10,0—11,5	15
	1978*	34	9,52±0,49	9,0—10,8	28
		40	8,60±0,11	9,0—9,4	32
	1979	36	9,72±0,24	8,5—10,8	24
	1980	43	11,84±0,22	10,8—12,7	26
5	1979	55	9,77±0,26	8,6—11,0	17
		68	9,83±0,16	9,5—11,0	17
	1980	32	10,82±0,20	10,0—11,5	21
	1981*	38	10,70±0,24	10,0—11,2	19
1	1979	48	9,90±0,17	8,7—11,2	27
		60	9,73±0,32	11,0—12,7	9
9	1980	29	12,02±0,32	11,0—12,7	15
	1981*	35	11,40±0,11	10,8—12,0	21
		40	11,14±0,12	10,1—11,6	26
12	1979	32	10,28±0,17	8,7—12,4	14
		39	11,00±0,10	9,8—12,0	18
		45	11,07±0,18	10,5—11,4	29
	1980	30	11,98±0,11	10,8—13,0	27
	1981*	36	12,26±0,12	11,0—13,4	25

* Год пересыхания водоема.

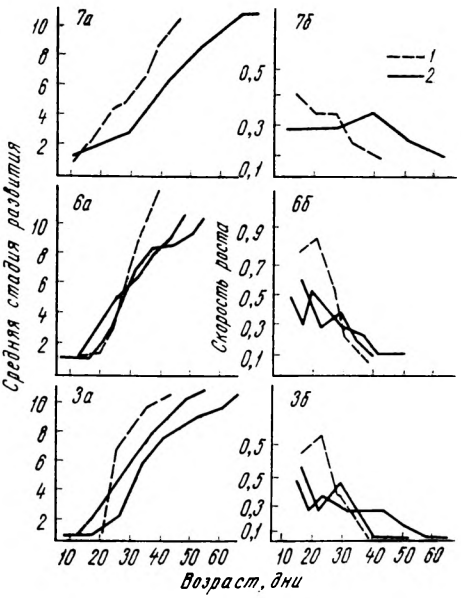


Рис. 2. Влияние пересыхания на развитие личинок (*а*) и скорость роста (*б*) (часть личинок прошла метаморфоз).

1 — водоем пересох, *2* — водоем с благоприятными условиями.

приступают к метаморфозу в популяции в целом составляет 48 дней (33—81) и 7,2 мм (10,3—17,5). Наибольшая разница по этим же показателям в одном водоеме в разные годы составляет 39 дней (42—81) и 4,7 мм (11,38—15,08). При анализе табл. 2 и 3 обращает на себя внимание отсутствие связи продолжительности личиночного периода с размерами при метаморфозе. Мы вернемся к обсуждению этих данных при анализе влияния пересыхания водоемов на изменчивость роста и развития.

Действие пересыхания наблюдалось в 1977 и в 1980 гг. в нескольких водоемах. В двух из них высокая плотность возникла сразу после вылупления личинок из икры (см. табл. 1). В водоемах № 2, 3, 6, 7, 9, 13 она возникала постепенно с конца мая (на 20—25-й день после вылупления). Водоемы пересыхали на различных этапах развития личиночных популяций. Так, водоемы 2, 5, 9, 12 высохли, когда основная масса личинок находилась на стадии 7-й (прометаморфоза), а водоемы 3, 6, 7, 13, когда часть личинок успела пройти метаморфоз (см. табл. 3).

Пересыхание сопровождается увеличением плотности личинок в водоемах. В основе анализа многочисленных экспериментальных данных, а также проведенных недавно полевых исследований [8] лежит представление о том, что рост и развитие личинок амфибий в условиях повышенной плотности находится под влиянием действия внутрипопуляционных механизмов метаболической регуляции. Отмечается ускорение развития и замедление роста личинок, значительна также дифференциация особей по скорости роста и развития. Первыми проходят метаморфоз мелкие особи с укороченным периодом развития [22]. Анализируя данные, мы могли сравнивать водоемы, в которых личинки росли как в условиях пересыхания, так и в благоприятных условиях.

На рис. 2 и 3 видно, что во всех водоемах, за исключением № 2 и 12, пересыхание приводит к ускорению развития. Темпы

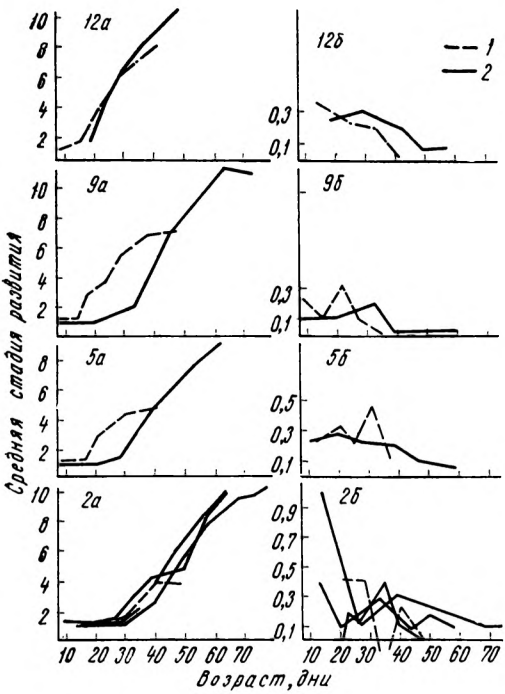


Рис. 3. Влияние пересыхания на развитие личинок (*а*) и скорость роста (*б*) (личинки погибли на ранних стадиях).

1 — водоем пересох и *2* — благоприятные условия.

развития могут оставаться высокими до момента пересыхания или развитие тормозится. Скорость роста под влиянием пересыхания меняется не так однозначно. В группе водоемов (см. рис. 2) она относительно высока в начале личиночного периода, а затем постепенно снижается. В водоемах, представленных на рис. 3 начальное значение скорости роста в основном ниже и в течение развития изменяется скачкообразно, за исключением водоема 12.

Дальнейший анализ проводился отдельно для группы водоемов, в которых личинки при пересыхании успели пройти метаморфоз (см. рис. 2), и для группы водоемов, в которых личинки погибли на ранних стадиях развития (см. рис. 3). Дополнительно мы рассмотрим продолжительность существования головастиков в прометаморфозе, так как этот период характеризуется интенсивным ростом задних конечностей и развитием щитовидной железы, которая сигнализирует о начале метаморфического климакса. На рис. 4 показано, что продолжительность существования личинок в прометаморфозе в исследованных водоемах варьирует от 14 до 27 дней, за исключением тех водоемов, в которых при пересыхании личинки успели пройти метаморфоз. В этих водоемах (см. рис. 2) личинки быстро растут и развиваются. Скорость роста достигает максимального значения в первой половине личиночного периода. Затем ее снижение происходит на фоне интенсивного развития, которое проявляется прежде всего в том, что личинки быстро проходят прометаморфоз. Продолжительность этого периода в водоемах № 3, 6, 7, 13 составляет 8—12 дней (см. рис. 4). Известно, что повышенная плотность приводит к увеличению изменчивости размеров тела особей. На рис. 5 видно, что минимальные и максимальные размеры личинок в годы пересыхания выше по сравнению с благоприятными сезонами (водоемы 3, 6, 7).

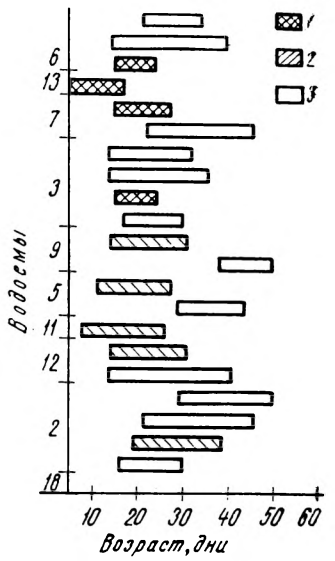


Рис. 4. Продолжительность существования личинок в водоемах в прометаморфозе.
1 — водоем пересох (часть личинок прошла метаморфоз), *2* — водоем пересох (личинки погибли на ранних стадиях), *3* — благоприятные условия.

С. С. Шварц отмечал, что «ускоренное развитие личинок при резко повышенной плотности наблюдается преимущественно в тех случаях, когда с первых дней личиночного развития происходит существенная дифференциация по скорости роста и развития» [13].

Следовательно, пересыхание водоема может вызвать такое ускорение роста и развития, что первыми проходят метаморфоз особи с коротким личиночным периодом и относительно крупными размерами тела. Подобное наблюдалось в засушливый сезон 1967 г. в Ильменском заповеднике, когда выжили наиболее крупные и быстро растущие особи [14]. Они, как правило, немногочисленны и составляют 3—10 % личиночной популяции. Следующие, приступающие к метаморфозу личинки, мельче как по средним, так и по максимально-минимальным значениям (см. табл. 3), но по размерам они не уступают особям на той же стадии развития в благоприятные годы, хотя личиночный период у них короче (см. табл. 3, водоемы № 3, 6, 7). Несколько иная ситуация складывается в водоеме 2: при общем торможении развития отдельные особи достигают стадии 7-й на 3—5 дней раньше, чем в 1976 г. и на 7—14 дней раньше, чем в 1979—1980 гг., и размеры их меньше.

В тех случаях, когда при пересыхании водоемов личинки погибали на ранних стадиях, ускорение развития в первой половине личиночного периода наблюдалось только в водоемах 9 и 5 (см. рис. 3). В водоеме 12 темпы развития практически не менялись, а в водоеме 2 развитие заторможено с начала личиночного периода. Для всех водоемов характерна относительно низкая скорость роста. Дифференциация по размерам, которая наблюдалась в водоемах № 3, 6, 7, не произошла. Максимально-минимальные размеры особей при повышенной плотности не отличаются от таковых в этих же водоемах в благоприятные годы (см. рис. 5). Отмеченное торможение развития совпадает с продолжительным временем существования личинок в прометаморфозе, который длится в водоемах 2, 5, 9, 12 дольше (16—25 дней) по сравнению с водоемами 3, 6, 7, 13 (8—12 дней).

Период прометаморфоза варьирует широко не только в водо-

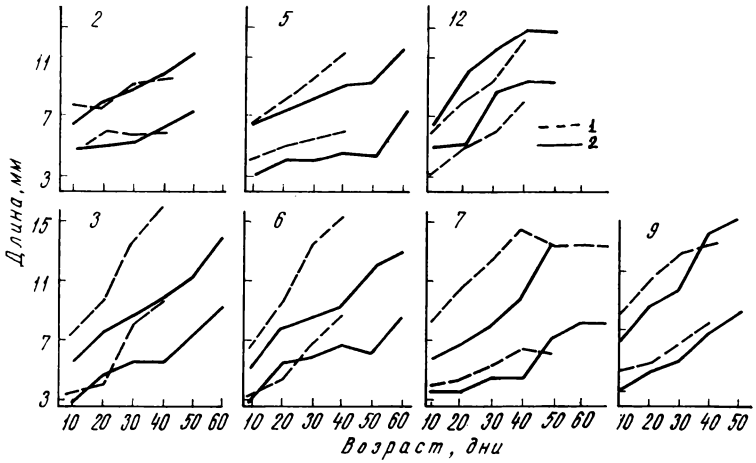


Рис. 5. Влияние пересыхания на изменение предельных размеров личинок.
1 — водоем пересох (часть личинок прошла метаморфоз), *2* — благоприятные условия.

емах (см. выше), но и между отдельными кладками [16]. Исходя из гормональной теории регуляции метаморфоза, можно предположить, что в это время нарушается соотношение процессов роста и развития. На рис. 3 видно, что скорость роста изменяется скачкообразно во второй половине личиночного периода. Подобная ситуация наблюдалась на ряде водоемов в 1979 г. [15]. Г. С. Сурова отмечает, что головастики травяной лягушки способны реагировать на внешние воздействия не только торможением или ускорением роста и развития, но и изменением соотношения этих составляющих онтогенез процессов [10]. В опытах с головастиками *Rana pipiens* [21] инъекция бычьего пролактина в прометаморфозе не только стимулирует рост, но и замедляет метаморфоз на этих стадиях. Эффект проявляется также в угнетении роста задних конечностей. Некоторые авторы показали, что одновременная инъекция тиреотропного гормона гипофиза и пролактина головастикам *Rana catesbeiana* приводит к остановке метаморфоза, одновременно наблюдается снижение поглощения радиоактивного иода щитовидной железой, что отражает реальную редукцию в секреции гормона. Рост задних конечностей замедляется по сравнению с контролем. Существуют доказательства антагонистического действия между пролактином и гормоном щитовидной железы в процессе развития личинок амфибий в связи со скоростью роста и метаморфозом [27].

Исследования, в которых делается попытка сопоставления гормональных механизмов регуляции и контроля метаморфоза с его экологическими аспектами, представляют несомненный интерес. На основе обобщения большого экспериментального материала, полевых наблюдений и литературных данных рядом

ученых была сделана попытка создать модель, «предсказывающую» время начала метаморфоза в связи с экологическими особенностями жизненного цикла амфибий [40, 49]. В основе модели лежит представление о большой изменчивости роста и развития личинок у разных видов амфибий и между популяциями одного вида. Фактором, определяющим время начала метаморфоза в личиночных популяциях, в модели Вильбура и Коллинза является скорость роста, в модели Смит-Гилла и Бервена — скорость дифференциации.

Анализ приведенных в этой статье данных подтверждает, что необходимым условием успешного завершения метаморфоза в экстремальных условиях является высокая степень дифференциации особей по росту и развитию. По мнению ряда авторов, в ее основе лежат внутрипопуляционные механизмы метаболической регуляции роста и развития [8, 11, 13].

Накапливались данные и о большой индивидуальной изменчивости темпов роста и развития у личинок амфибий. Эксперимент, поставленный Вильбуром [48] с изолированными головастиками *Bufo americanus* показал, что генетические и физиологические различия между особями могут быть важными компонентами внутригрупповой изменчивости. Каплан [31] обнаружил большую внутрипопуляционную изменчивость в размерах яиц у саламандр и показал, что из крупных яиц выходят личинки, которые характеризуются повышенной скоростью роста, крупными размерами при метаморфозе и коротким личиночным периодом. Тревис [41, 42] на личинках *Hyla gratiosa* показал, что продолжительность личиночного периода значительно варьирует между кладками, эти различия наиболее ярко выражены в начале личиночного периода. Причина такого варьирования в различных размерах яиц у разных самок [43]. Бервен [20], изучая изменчивость роста и развития личинок *Rana sylvatica* из горных и равнинных популяций, показал, что икринки горных самок в среднем на 25 % крупнее равнинных. Нами показано, что из 19 кладок остромордой лягушки, которые развивались изолированно в сходных условиях, 4 кладки характеризовались ускоренным ростом и развитием на протяжении всего личиночного периода [16]. В настоящей статье уже отмечалась большая изменчивость развития в изученной популяции. Так, минимальная продолжительность личиночного развития в благоприятных условиях составила 32 дня [4].

Приведенные данные по изменчивости роста и развития дают право полагать, что дифференциация по этим показателям может существовать в водоемах изначально.

Заключение

Успешность завершения метаморфоза в экстремальных условиях наряду с описанными механизмами метаболической регуляции роста и развития может определяться и степенью разно-

родности личиночной популяции, которая, в свою очередь, может обусловливать различную степень физического взаимодействия и конкуренции между членами личиночных популяций при повышении плотности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Войткевич А. А. О роли температурного фактора в период метаморфоза головастиков лягушки.— Биол. ж., 1938, т. 7, вып. 4, с. 749—762.

2. Ирихимович А. И. Влияние света на скорость развития головастиков *Rana temporaria*.— Докл. АН СССР, 1947, т. 57, с. 177—180.

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

4. Ищенко В. Г., Шупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки.— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 49—61.

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

6. Пикулик М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок бесхвостых амфибий в природных условиях. Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1977.

7. Пястолова О. А. Экологический анализ эффекта группы у амфибий. Автореф. дис. докт. биол. наук. Свердловск, 1980.

8. Пястолова О. А., Иванова Н. Л., Бугаева Е. А. Влияние плотности на рост и развитие личинок *Rana arvalis* в естественных водоемах.— Экология, 1982, № 2, с. 75—79.

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

10. Сурова Г. С. Влияние группы на темпы роста и развития головастиков *Rana temporaria* и пластичность онтогенеза.— Зоол. ж., 1982, т. 61, вып. 5, с. 726—733.

11. Сюзюмова Л. М. О влиянии популяционных механизмов регуляции роста и развития на регенерацию конечностей у личинок остромордой лягушки.— В сб.: Вопросы внутрипопуляционной изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 55—65.

12. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Наука, 1950. 346 с.

13. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 152 с.

14. Щупак Е. Л. Экология и биологическая продуктивность популяции остромордой лягушки: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1970.

15. Щупак Е. Л. О соотношении скорости роста и развития в личиночных группировках остромордой лягушки.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 54—55.

16. Щупак Е. Л. Анализ изменчивости скорости роста и развития личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* в экспериментальных условиях.— В сб.: Вопросы внутрипопуляционной изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 3—19.

17 Adolph F. F. The size of the body and the size of the environment in the growth of the tadpoles.— Biol. Bul., 1931, vol. 61, p. 350—375.

18. Alford R. L., Crump M. L. Habitat partitioning among size classes of larval southern leopard frogs, *Rana utrecularia*.— Copeia, 1982, N 2, p. 367—373.

19. Beiswenger R. E. Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of *Bufo americanus,* in relation in the light and temperature.— Ecology, 1977, vol. 58, N 1, p. 98—108.
20. Berven K. A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica.* 2. An experimental analysis of larval development.— Oecologia, 1982, vol. 52, p. 360—369.
21. Brawn P. S., Frye B. E. Effects of prolactin and growth hormone on growth and metamorphosis of tadpoles, *Rana pipiens.*— Gen. Comp. Endocrinol., 1969, vol. 13, p. 126—138.
22. Brockelman W. J. Y. An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles.— Ecology, 1969, v. 50, N 4, p. 632—644.
23. Bruce C. Larval periods and metamorphosis in two species of salamanders.— Copeia, 1982, N 1, p. 117—127.
24. Calef G. W. Natural mortality of tadpoles in a population in *Rana aurora.*— Ecology, 1973, vol. 54, N 4, p. 741—748.
25. Collins J. P. Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis in the bulfrog, *Rana catesbeiana.*— Ecology, 1979, vol. 60, N 4, p. 738—750.
26. DeBenedictus P. A. Interspecific competition between tadpoles *Rana pipiens* and *Rana sylvatica:* An experimental field study.— Ecological Monographs, 1974, vol. 44, p. 129—151.
27. Dodd M. H. F., Dodd J. M. The biology of metamorphosis.— In: Physiology on the amphibia, v. 3, ed. Brian Lofts, New York — San-Franciso — London, 1976, p. 467—599.
28. Etkin W. Metamorphosis.— In: Physiology of the amphibia. A. Moore ed. N. Y. Acad. Press, 1964, p. 427—469.
29. Gromko M. H., Mason S. S., Swith-Gill S. J. Analisis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpoles.— J. Exp. Zool., 1973, vol. 186, p. 63—72.
30. John K. R., Fenster D. The effects of partitions on the growth rate of crowded *Rana pipiens* tadpoles.— Am. Midl. Nat., 1975, vol. 93, p. 123—130.
31. Kaplan R. H. The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several population of Salamanders (Ambistoma).— Evolution, 1980, vol. 34, N 1, p. 51—65.
32. Light E. Growth inhibitions in crowded tadpoles, intraspecific and interspectif effects.— Ecology, 1967, vol. 48, p. 736—745.
33. Noland R., Ultsch G. R. The role of temperature and dissolved oxygen in microhabitant selection by tadpoles of frog and toad.— Copeia, 1981, vol. 3, p. 645—652.
34. Richards C. M. The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles.— Physiological Zoology, 1958, vol. 31, p. 138—151.
35. Rugh R. The Frog. Its reproduction and development. Toronto, Philadelphia: The Blakiston Company. 336 p.
36. Rose S. M. A feedback mechanism of growth control in tadpoles.— Ecology, 1960, vol. 41, p. 188—198.
37. Savage R. M. Ecological, physiological and anatomical observation on some species of anuran tadpoles.— Proc. Zool. Soc. London, 1952, vol. 122, p. 467—514.
38. Siale D. B. Obligate and facultative suspension feeding in anuran larval.— The Biological Bulletin, 1982, vol. 62, N 2, p. 214—229.
39. Schlichter L. C. Low pH effects the fertilization and development of *Rana pipiens* eggs.— Cann. J. Zool., 1981, vol. 59, p. 1693—1699.
40. Swith-Gill S. L., Berven K. S. Predicting amphibian metamorphosis.— Amer. Nat., 1979, vol. 113, p. 563—585.
41. Travis J. Phenotipic variation and the outcame of interspecific competition in Hylid tadpoles.— Evolution, 1980 a, vol. 134, N 1, p. 40—50.
42. Travis J. Genetic variation for larval specific growth rate in the frog Hyla gratiosa.— Growth, 1980, vol. 44, p. 167—181.

43. Travis J. Control of larval growth variation in a population of Pseudacris triseriata.— Evolution, 1981, vol. 35, N 3, p. 423—432.
44. Wassersug R. J. Aspects of social behavior in anurans larval.— In: Evolutionary biology of Anurans. 1974. W. Frank Blair ed. N. Y. Acad. press, p. 274—290.
45. Wassersug R. J. The adaptive significance of the tadpole stage with comments of the maintenance of complex life cycles in anurans.— Amer. Zool., 1975, vol. 15, p. 405—417.
46. Wilbur H. M. Competition, predaction and the structure of Ambistoma — *Rana sylvatica* community.— Ecology, 1972, v. 53, N 1, p. 3—22.
47. Wilbur H. M. Density — dependent aspects of metamorphosis in Ambistoma and *Rana sylvatica*.— Ecology, 1976, vol. 57, N 6, p. 1289—1296.
48. Wilbur H. M. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica*.— Ecology, 1977, vol. 58, N 1, p. 206—209.
49. Wilbur H. M., Collins S. P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Science, 1973, vol. 182, p. 1305—1314.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

К. В. МИХЕЕВА

ОСОБЕННОСТИ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ БЕЛКИ ОТДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

Хорошо известно, что факторы среды, специфика местообитания оказывают заметное влияние на фенотип животного и прежде всего на общие размеры тела и пропорции отдельных его частей. Это приводит к специфическим различиям животных разных генераций и к географическим отличиям морфологических признаков внутривидовых форм. Вместе с тем нельзя забывать и то, что дивергенция популяций не обязательно сопровождается серьезными изменениями морфологических признаков. Расхождения могут возникнуть из-за изменений генотипов особей, мало проявляясь фенотипически, они сказываются в суммарном эффекте реакции популяции на внешние условия, которые выражаются в характере динамики численности, смене стереотипа поведенческих реакций и т. д. [23].

Многочисленными исследованиями установлена четкая сопряженность своеобразия морфологических показателей с особенностями скорости роста животных. Это позволило считать, что ведущая роль в возникновении различий общих размеров тела и соотношений размеров отдельных его частей и органов принадлежит разной скорости роста животных [1, 18, 19, 21, 22]. Поэтому, только учитывая подобные явления, можно использовать морфологические особенности животных при определении формообразующей роли внешних условий и при изучении внутривидовой систематики. Особый интерес представляет изучение наиболее «стабильных», краниологических признаков, имеющих наследственно узкие рамки изменчивости и поэтому традиционно используемых в систематике.

Задача проведенных исследований сводилась к изучению изменчивости отдельных краниологических показателей белки на непрерывном участке ареала (от 56 до 66° с. ш.), особенности проявления этой изменчивости в разных районах на протяжении ряда лет и в связи с динамикой численности данного вида.

Интерес к этому вопросу определен результатами ранее проведенных работ [7—9, 14]. Было установлено, что в преде-

Таблица 1

Географическая изменчивость некоторых краниометрических показателей

Размеры черепа	Район наблюдения		
	Ивдельский (27)*	Карпинский (19)	Верхотурский (23)
Кондилобазальная длина .	5,06±0,014	5,04±0,01	5,08±0,03
Длина лицевой части черепа	2,63±0,004	2,63±0,01	2,64±0,003
Длина мозговой части черепа	2,16±0,004	2,14±0,01	2,16±0,004
Ширина межглазничного промежутка	1,70±0,01	1,67±0,01	1,69±0,004

* В скобках указано количество исследованных черепов.

лах изучаемого региона существуют географические различия многолетней динамики численности белки. Причем связи этих явлений с конкретными многолетними погодно-климатическими условиями районов и с особенностями лесопокрытия территории не обнаружено. Последнее обстоятельство позволило считать пространственное своеобразие динамики численности отражением определенной пространственной структуры вида, а выделенные конкретные территориальные группировки — популяциями. Возник вопрос: сопровождается ли обнаруженное при анализе многолетних изменений численности обособление пространственных внутривидовых группировок какими-то ни было изменениями морфологических признаков?

Материал собирался в разных районах области и представлен промысловыми сборами черепов зверьков. Всего было обработано около 3-х тыс. черепов, на которых брались четыре промера: кондилобазальная длина черепа, длина лицевой и мозговой части черепа, ширина межглазничного промежутка. К сожалению, из-за невозможности сбора однозначных по объему выборок для большего числа черепных показателей пришлось ограничиться только этими четырьмя промерами. Возраст зверьков определялся по целому комплексу признаков [7]. Выделялось три возрастные группы животных: взрослые, зверьки первой (6—9-месячные) и второй (3—5-месячные) генераций.

Для сравнения указанных краниометрических признаков у белок из разных районов (географический аспект) брались только группы взрослых животных. Изменение абсолютных размеров черепа и его пропорций во времени было прослежено в нескольких районах, что позволило отметить их пространственную специфику. При этом анализировались хронографические особенности вариабельности рассматриваемых показателей. Все эти вопросы изучались на фоне колебаний численности зверька. Учитывая наследственную стабильность рассматриваемых признаков, мы отмечали даже незначительные их изменения. По-

Район наблюдения				
Кушвинский (9)	Режевской (13)	Первоуральский (138)	Ревдинский (83)	Сысертский (8)
5,05±0,02 2,63±0,02	5,08±0,03 2,63±0,01	5,07±0,004 2,65±0,002	5,07±0,006 2,65±0,005	5,08±0,03 2,63±0,01
2,16±0,01	2,16±0,02	2,17±0,002	2,16±0,007	2,16±0,02
1,72±0,08	1,72±0,01	1,72±0,002	1,72±0,006	1,72±0,03

этому выявлялись общие тенденции и закономерности в проявлении пространственной и хронографической изменчивости этих показателей.

Материал, отражающий географическую изменчивость белок из разных районов области, представлен в табл. 1. В ней цифровые данные по отдельным районам расположены с севера на юг в практически строго меридиональном направлении (рис. 1).

Анализы этих цифр показывают, что в пределах рассматриваемого региона, средние размеры черепа и отдельных его частей практически неизменны. Так, кондилобазальная длина черепа колеблется от 5,04 до 5,08 см. Длина лицевой части — от 2,63 до 2,65 см, мозговой — от 2,14 до 2,17 см. Как можно заметить, отличие крайних пределов наибольшее для кондилобазальной длины и для межглазничного промежутка. У последнего показателя крайние значения колеблются от 1,67 до 1,72 см. При общей стабильности показателей можно, однако, заметить, что в ряде случаев обнаруживается некоторая закономерность изменений. Так, при наименьших размерах черепа белки в Карпинском районе оказываются самыми низкими и размеры мозговой части и межглазничного промежутка. Однако в целом каких-либо общих достоверных пространственных различий обнаружить не удалось.

Любопытно отметить, что на фоне такой стабильности средних значений краниометрических признаков белки наблюдается заметное изменение их в одном

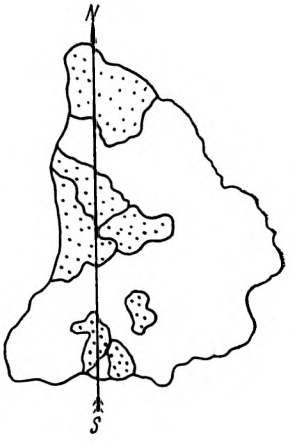


Рис. 1. Карта-схема Свердловской области.
Точками обозначены районы, где производился сбор материала.

Таблица 2

Хронографическая изменчивость некоторых краниометрических показателей белки Среднего Урала

Показатель	Район и год наблюдений							
	Ивдельский			Первоуральский				
	1976 (8)*	1977 (8)	1978 (11)	1971 (34)	1972 (32)	1973 (25)	1974 (18)	1975 (10)
Кондилобазальная длина черепа	5,09±0,03	5,07±0,02	5,01±0,03	5,05±0,01	5,09±0,01	5,10±0,02	5,07±0,01	5,07±0,02
Длина лицевой части черепа	2,64±0,02	2,62±0,02	2,64±0,01	2,62±0,01	2,65±0,01	2,67±0,01	2,65±0,01	2,66±0,01
Длина мозговой части	2,19±0,01	2,18±0,02	2,13±0,02	2,14±0,01	2,18±0,01	2,17±0,01	2,17±0,01	2,17±0,01
Ширина межглазничного промежутка	1,70±0,02	1,69±0,02	1,72±0,02	1,71±0,01	1,71±0,02	1,71±0,01	1,72±0,01	1,70±0,02
Длина лицевой части к кондилобазальной длине	0,519	0,517	0,527	0,520	0,517	0,523	0,524	0,524
Длина мозговой части к кондилобазальной длине	0,431	0,429	0,425	0,425	0,428	0,425	0,427	0,429
Ширина межглазничного промежутка к кондилобазальной длине	0,334	0,333	0,342	0,338	0,336	0,339	0,340	0,337
Вариабельность								
кондилобазальной длины черепа	1,4	1,2	1,9	1,7	1,6	1,5	1,1	1,1
длины лицевой части	1,8	0,6	1,7	1,8	1,7	2,1	1,4	1,7
длины мозговой части	1,5	2,9	2,6	2,1	1,8	1,9	1,9	1,8
ширины межглазничного промежутка	2,5	3,4	3,3	3,1	2,2	2,4	2,8	3,2

* В скобках указано количество исследованных черепов.

Окончание табл. 2

Показатель	Район и год наблюдений							
	Верхотурский			Ревдинский				
	1971 (14)	1972 (6)	1973 (3)	1974 (6)	1975 (6)	1976 (7)	1977 (26)	1978 (28)
Кондилобазальная длина черепа	5,06±0,03	5,09±0,03	5,10±0,07	5,09±0,02	5,02±0,03	5,06±0,03	5,11±0,01	5,08±0,01
Длина лицевой части черепа	2,64±0,01	2,60±0,01	2,67±0,02	2,63±0,01	2,64±0,01	2,65±0,02	2,66±0,01	2,65±0,01
Длина мозговой части	2,16±0,02	2,18±0,01	2,14±0,03	2,19±0,02	2,13±0,02	2,15±0,02	2,16±0,01	2,17±0,01
Ширина межглазничного промежутка	1,68±0,01	1,71±0,02	1,69±0,03	1,70±0,02	1,71±0,01	1,73±0,02	1,73±0,01	1,73±0,01
Длина лицевой части к кондилобазальной длине	0,521	0,520	0,524	0,516	0,526	0,523	0,522	0,521
Длина мозговой части к кондилобазальной длине	0,410	0,427	0,419	0,430	0,423	0,425	0,423	0,426
Ширина межглазничного промежутка к кондилобазальной длине	0,330	0,336	0,332	0,333	0,342	0,341	0,339	0,339
Вариабельность кондилобазальной длины черепа	2,1	1,4	2,4	1,1	1,6	1,5	1,1	1,3
длины лицевой части	1,9	1,4	1,6	1,0	1,1	2,4	1,6	2,2
длины мозговой части	2,7	1,4	2,6	2,1	2,4	2,2	1,9	1,9
ширины межглазничного промежутка	3,3	2,1	3,6	2,4	0,8	2,6	3,6	2,8

Таблица 3

Краниометрические признаки белки разных районов в 1971 г.

Показатель	Район наблюдения			
	Первоуральский (35)*	Верхотурский (14)	Карпинский (18)	Режевской (13)
Кондилобазальная длина черепа	5,05±0,01	5,06±0,03	5,04±0,01	5,08±0,03
Длина лицевой части черепа	2,62±0,01	2,64±0,01	2,63±0,01	2,63±0,01
Длина мозговой части черепа	2,14±0,01	2,16±0,02	2,14±0,01	2,16±0,02
Ширина межглазничного промежутка	1,71±0,01	1,68±0,01	1,67±0,01	1,72±0,01
Длина лицевой части к кондилобазальной длине	0,520	0,521	0,519	0,518
Длина мозговой части к кондилобазальной длине	0,425	0,410	0,424	0,425
Ширина межглазничного промежутка к кондилобазальной длине	0,338	0,330	0,331	0,337
Вариабельность:				
кондилобазальной длины	1,7	2,1	1,5	2,6
длины лицевой части	1,8	1,9	1,3	1,5
длины мозговой части	2,1	2,7	1,8	2,9
ширины межглазничного промежутка	3,1	3,3	2,4	2,2

* В скобках указано количество исследованных черепов.

районе в разные годы (табл. 2). Были проанализированы материалы из четырех районов: самая северная точка (трехлетние сборы) — Ивдельский район; средняя часть области (трехлетние сборы) — Верхотурский район; южная часть области (пятилетние сборы) — Ревдинский и Первоуральский районы. Во всех районах рассматриваемые показатели заметно менялись год от года. Вместе с тем, если сопоставить значения в разных районах, но в один и тот же год, то также не обнаруживается однозначности (табл. 3), хотя колебания невелики.

Анализ этих материалов показывает, что в целом изменение краниометрических признаков по годам превышает их пространственные отличия. Так, в 1971 г. в разных районах кондилобазальная длина черепа варьировала от 5,04 до 5,08 см, лицевая — от 2,62 до 2,64 см (см. табл. 3), в то время как в одном районе в разные годы соответственно эти же показатели менялись — от 5,02 до 5,11 см и от 2,63 до 2,66 см (см. табл. 2). Это можно объяснить и воздействием внешних условий каждо-

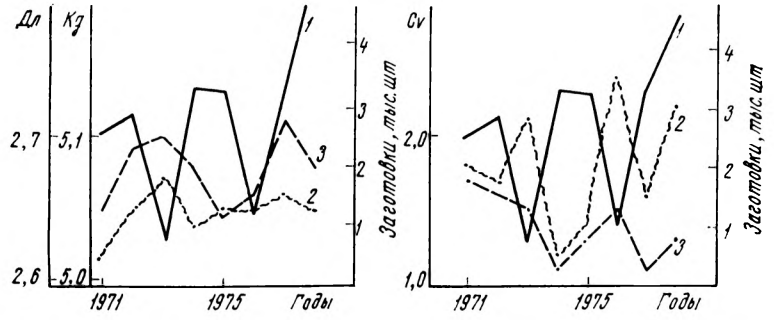


Рис. 2. Изменчивость краниометрических признаков белки Первоуральского и Ревдинского районов.

1 — заготовки, тыс. шт; *2* — длина лицевой части черепа (Дл), *3* — кондилобазальная длина черепа (Кд)

го конкретного года, и изменением структуры популяции, что сопровождается изменением разнородности особей.

Анализ степени однородности выборок показал, что вариабельность изучаемых показателей (C_v) существенно меняется по годам. Как можно заметить (см. табл. 2), наиболее вариабельным признаком (во все годы и во всех районах) является ширина межглазничного промежутка. Самый стабильный показатель — кондилобазальная длина черепа, хотя отмечаются значительные колебания степени изменчивости его от года к году. Изменение вариабельности рассматриваемых признаков по годам свидетельствует о том, что качественный состав особей постоянно меняется как в пространстве (см. табл. 3), так и во времени (см. табл. 2).

Известно, что все особенности перестройки структуры популяций теснейшим образом связаны с характером динамики их численности [21—23]. Мы рассмотрели, как сопряжены отмеченные изменения краниологических параметров белки с колебаниями численности. Для детального анализа использовались наиболее многочисленные сборы черепов белки из Первоуральского района. Как видно на рис. 2, в годы с относительно высокой численностью белки (1971, 1972 и 1974, 1975) абсолютные величины кондилобазальной длины черепа и длины лицевой части ниже, чем при минимальной численности (1973). Причем изменение этих показателей от года к году идет синхронно. Аналогичная картина, за исключением 1974 г., и в Ревдинском районе. В год спада численности идет нарастание длины черепа и его лицевой части. Однако это происходит с некоторым запозданием по отношению к снижению численности. Максимальное значение данных показателей приходится на год подъема численности (1977). Если сопоставить результаты этих наблюдений с материалами из северных районов (Ивдельский, Верхотурский), то можно заметить, что в последних картина совершенно иная (рис. 3). Здесь следует указать, что в рассматри-

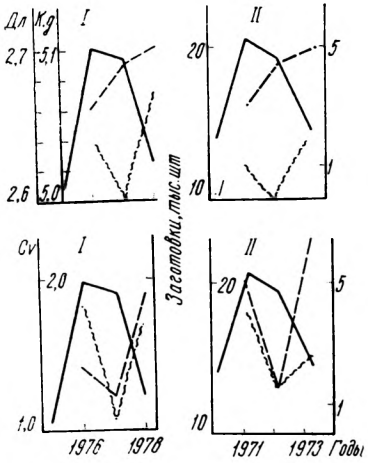


Рис. 3. Изменчивость краниометрических признаков белки Ивдельского (*I*) и Верхотурского (*II*) районов.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

ваемые периоды, разделенные интервалом времени, в обоих районах было одинаковое направление изменений численности. Так, в Первоуральском районе изменение по годам кондилобазальной длины черепа и его лицевой части идет практически синхронно. Это свидетельствует о том, что изменения общей длины черепа в целом обусловливаются ростом его лицевой части. В северных районах в отдельные годы наблюдается противоположная тенденция. При увеличении кондилобазальной длины черепа белки в Верхотурском районе (1972) отчетливо заметно уменьшение длины его лицевой части, а в Ивдельском (1978) при уменьшении кондилобазальной длины наблюдается увеличение длины лицевой части.

Налицо разнонаправленные хронологические изменения размеров черепа и его частей.

На рис. 2 и 3 видно, что в годы резкого спада численности во всех районах, хотя и не однозначно, увеличивается длина лицевой части черепа. Кондилобазальная длина черепа при этом заметно увеличивается в южных районах. В северных же она или увеличивается незначительно (Верхотурский район), или уменьшается (Ивдельский район). Таким образом, в южных районах удлинение лицевой части черепа происходит на фоне роста общей его длины, а на севере увеличение длины лицевой части сопровождается измельчанием черепа. В годы депрессии численности в северных и южных районах в популяциях белки наблюдается изменение размеров пропорций отдельных частей черепа.

Особый интерес представляют материалы по хронологической изменчивости относительных размеров отдельных частей черепа. Можно заметить, что хотя закономерных пространственных различий нет, по годам эти показатели менялись во всех районах (см. табл. 2; рис. 4). Причем обнаруживается некоторая закономерность изменения относительных размеров лицевой и мозговой части черепа в связи с изменениями численности. Прежде всего бросается в глаза, что изменение относительной длины лицевой части черепа во всех трех районах идет диаметрально противоположно изменениям численности. По мере роста численности индекс лицевой части уменьшается, и, что особенно важно, резкий спад количества животных сопро-

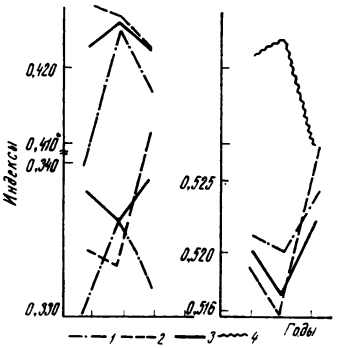


Рис. 4. Хронографическая и пространственная изменчивость относительных размеров отдельных частей черепа белки.

1—3 — районы: *1* — Верхотурский, *2* — Ивдельский, *3* — Первоуральский, *4* — условная кривая изменений численности.

вождается значительным увеличением относительных размеров этого показателя. Во всех трех случаях при минимуме численности в популяциях преобладают животные, у которых индексы лицевой части черепа имеют максимальную величину. Наблюдалось, что при спаде численности белки становились как бы более «длинномордыми». При этом значения индексов длины мозговой части черепа заметно падали, что свидетельствовало об уменьшении величины этого отдела по отношению к кондилобазальной длине черепа.

Обобщая эти материалы, можно сделать следующее заключение. Наблюдая при спаде численности закономерное увеличение длины лицевой части черепа не только в абсолютных, но и в относительных величинах, мы можем сделать вывод о непропорциональном по отношению к длине черепа росте этого отдела. Лицевая часть черепа опережала в росте его общую длину. При этом крайне важно то, что в южных районах это происходит на фоне параллельного увеличения кондилобазальной длины (в абсолютных значениях), а в северных при ее неизменных размерах или при уменьшении. Хотя тенденция к «длинномордости» белок отмечается и на севере и на юге, степень пространственной выраженности ее различна. На юге выше, чем в северных районах. А это следствие пространственных различий соотносительного роста отделов черепа. Темпы роста лицевой части черепа белок в южных районах превышают таковые у зверьков из северных районов.

Чтобы выяснить степень изменчивости признаков на фоне колебаний численности, мы провели оценку коэффициентов вариации каждого показателя по годам (см. рис. 2б). Оказалось, что вариабельность кондилобазальной длины черепа и его лицевой части меняется почти синхронно как в северных, так и в южных районах. При этом колебания длины черепа (C_v) в южных районах менее значительны, чем в северных. Коэффициент вариации кондилобазальной длины черепа белок в южных районах колебался по годам от 1,1 до 1,7, в северных — от 1,2 до 2,4. Это говорит о том, что на юге кондилобазальная длина черепа более стабильный признак, и в разные годы состав особей более однотипен. В целом же разброс общих величин длины черепа может значительно меняться по годам: в отдельные годы C_v резко уменьшается, свидетельствуя о большом

однообразии выборок, а в другие — увеличивается, отражая возросшую изменчивость признака.

Изменение вариабельности размеров лицевого отдела черепа и на севере и на юге значительно резче, чем кондилобазальной длины черепа (см. рис. 4).

Примечательно, что в подавляющем большинстве случаев отмечается общая закономерность — в годы глубокого спада численности наблюдается увеличение изменчивости и общей длины черепа животных и его лицевой части.

Аналогичный анализ других показателей — длины мозговой части черепа, ширины межглазничного промежутка — не выявил каких-либо закономерностей (см. табл. 2).

Сопоставление полученных материалов с характером колебаний численности в целом показывает четкую связанность изменения морфологических признаков белки рассматриваемого региона с определенной фазой движения численности. На разных фазах численности популяции состоят из качественно отличных животных. Ранее мы показали, что изменения количества зверьков в регионе сопровождаются конкретными изменениями структуры популяции [7]. Следовательно, можно заключить, что на фоне колебаний численности идет отбор животных с разными признаками и темпами роста. Эти явления обнаруживаются в разных районах и в периоды, разделенные некоторым интервалом времени, но, что главное, при одинаковой тенденции изменения численности. Поэтому можно заключить, что именно соответствующая перестройка структуры популяции, формируемая конкретным направлением отбора, и определяет характер изменения численности.

Проведенные исследования позволяют сделать некоторые обобщения.

Изученные материалы убедительно показывают двойственную природу обнаруживаемых различий морфологических признаков белки Среднего Урала. С одной стороны, хронографическая изменчивость краниологических признаков свидетельствует о воздействии конкретных условий года на темпы роста животных. Об этом же говорит и факт пространственных различий характера хронографического изменения исследуемых признаков, что проявляется в большей сглаженности изменений на юге и резкости колебаний на севере региона. С другой стороны, выявление общих закономерностей хронографической изменчивости на фоне изменения численности вида свидетельствует о внутрипопуляционной природе этих явлений. Иллюстрацией служит обнаруженное в годы депрессии численности увеличение абсолютных размеров черепа и отдельных его частей, относительных размеров лицевой части черепа, вариабельности изучаемых признаков. Именно связь описываемых явлений с конкретной фазой численности есть проявление внутрипопуляционных гомеостатических механизмов ее регуляции. «Измене-

ния численности сопровождаются изменением генетического состава популяции» [22], а это находит внешнее выражение в изменениях фенооблика популяций. Вариабельность признаков в целом определяется нормой реакции популяции. Более сглаженные величины вариабельности в южных районах изучаемого региона в конечном итоге являются свидетельством меньшей изменчивости темпов роста животных. В более благоприятных условиях популяции не реализует конечных пределов изменчивости признаков. Вместе с тем, заметное увеличение вариабельности признаков при депрессии численности говорит о том, что популяции в неблагоприятных условиях более выгодно иметь наиболее разнородный состав особей. Повышение фенотипической разнородности является внешним выражением повышения генетической гетерогенности популяции. Этот тезис был высказан ранее С. С. Шварцем [22, 23].

Результаты проведенных нами исследований вполне соответствуют аналогичным работам о белке [3, 10—13, 15] и о других видах [2, 4, 5, 6, 16, 17, 19, 20, 22, 25].

ЛИТЕРАТУРА

1. Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*).— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29, с. 29—44.

2. Дубравина Н. Б., Смирнов В. С. Некоторые интерьерные особенности песцов Ямала на подъеме и спаде их численности.— В сб.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976, с. 114—115.

3. Карпухин И. П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки.— В сб.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 23—24.

4. Копеин К. И. Соотношение возрастной и индивидуальной изменчивости у горностая.— Труды Института экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969, вып. 71, с. 106—112.

5. Корытин Н. С., Соломин Н. Н. Анализ хронологической изменчивости черепа красной лисицы.— Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 59—60.

6. Лобков В. А. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*).— Зоол. ж., 1978, т. 7, вып. 12, с. 1800.

7. Михеева К. В. Динамика численности и структуры популяций белки Среднего Урала. Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1975.

8. Михеева К. В. Динамика численности белки как признак популяционной самостоятельности.— Экология, 1977, № 4, с. 78—85.

9. Михеева К. В. Роль отдельных факторов среды в определении особенностей динамики пространственных группировок белки.— В сб.: Морфофункциональные особенности внутрипопуляционных группировок животных. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1981, с. 3—11.

10. Мозговой Д. П. Изменчивость некоторых экстерьерных признаков белок сосновых и смешанных лесов Башкирского Урала.— В сб.: Вопросы физиологии и популяционной экологии. Саратов: Саратовский ун-т, 1970, вып. 1, с. 118.

11. Павлов Б. К. Изменчивость фенотипической структуры популяций белок Восточной Сибири.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, № 3, с. 131.
12. Павлов Б. К., Смышляев М. Н. Структура популяции как фактор динамики численности белки.— Материалы Всесоюзного научно-производственного совещания по белке. Киров: изд-во Центросоюз, 1967, с. 165—166.
13. Павлов Б. К., Смышляев М. Н. Указ. сб., с. 166—167.
14. Смирнов А. Н., Мазуров В. Д., Михеева К. В., Безель В. С. Использование математического метода распознавания образов при определении пространственной структуры вида.— Экология, 1978, № 4, с. 99—101.
15. Смышляев М. Н. Динамика полиморфизма по окрасу и движение численности в популяциях белки обыкновенной в Прибайкалье.— Экология, 1972, № 5, с. 18—23.
16. Рыбцов С. Е., Смирнов В. С., Карпова Т. И. Краниологические особенности песцов в годы пика и депрессии численности.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976, с. 284—285.
17. Чернявский Ф. Б. Механизмы регуляции численности леммингов популяций.— В сб.: Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975, с. 158—188.
18. Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— В сб.: Тезисы докладов на I-м Всесоюз. совещании по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1961.
19. Шварц С. С. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики.— Труды Института биологии УФАН СССР. Свердловск, 1962, вып. 29, с. 5—14.
20. Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. ж., 1963, № 3, с. 417.
21. Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи.— Ж. общей биологии, 1965, т. 26, № 5, с. 528—538.
22. Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Тр. Института экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 65, с. 79.
23. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 279 с.
24. Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *M. gregalis gregalis, M. g. major* и их помесей.— Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6, с. 912—926.
25. Шиляева Л. М Структура популяции песца (*Alopex lagopus*) и роль различных генераций в динамике его численности.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 21, с. 1843—1852.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

З. Л. СТЕПАНОВА, О. А. ПЯСТОЛОВА

БЕЛКОВО-ПЕПТИДНЫЕ ВЕЩЕСТВА ВОДНОЙ СРЕДЫ И ИХ РОЛЬ В РЕГУЛЯЦИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ

Большой серией исследований установлено, что одной из важнейших особенностей развития личинок амфибий является накопление в среде продуктов их жизнедеятельности, регулирующих рост и развитие совместно обитающих животных [6, 8, 15, 16].

Изучение водной среды, в которой длительное время содержались личинки амфибий, показало, что она обладает биологической активностью, изменяющейся в процессе личиночного развития как по суммарному количеству белково-пептидных веществ, так и по аминокислотному составу [9, 12]. Основные закономерности этого процесса изучены на головастиках малоазиатской (*Rana macrocnemis* Boul., *R. m. camerani*), остромордой (*Rana arvalis* N.), травяной (*Rana temporaria* L.), сибирской (*Rana cruenta* Pall.) лягушек, дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis* Boul.) и дальневосточной квакши (*Hyla japonica* Gunt.) в условиях разной групповой плотности с использованием животных разных стадий развития [11—14].

Настоящее исследование проведено на гладкой шпорцевой лягушке (*Xenopus laevis* D.), которая относится к низшим представителям бесхвостых амфибий, а по некоторым признакам стоит даже ближе к хвостатым [3]. Достаточно отметить такие особенности шпорцевой лягушки, как отсутствие у ее личинок ростовой воронки, роговых челюстей и зубов. Питаются они, фильтруя воду с помощью цедильного аппарата. К моменту вылупления личинки утрачивают наружные жабры, а легочное дыхание включается практически одновременно с началом самостоятельного питания. И личинки, и взрослые лягушки живут в воде, но после превращения у них меняется тип питания: от растительной пищи они переходят на мелких ракообразных и других водных животных. Метаморфоз протекает медленно и по своему характеру приближает шпорцевых лягушек к хвостатым земноводным.

Целью данного исследования явилось выяснение закономерностей процессов роста и развития личинок *X. laevis* в условиях различной плотности популяции и изучение динамики содержания в воде белково-пептидных веществ и их аминокислотного состава в связи с особенностями развития вида.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили личинки, полученные от содержащихся в лаборатории шпорцевых лягушек. Икра была получена 9 января, через неделю появились свободно плавающие личинки, которые с 22 января были использованы в эксперименте. Личинки содержались в двух аквариумах при температуре 18—20 °С: в первом находилось 200 особей в 200 литрах воды, во втором — 200 особей в 20 литрах воды. В качестве корма использовалась вареная и протертая через мелкое сито крапива. Корм давался в достаточном количестве. Взвешивание головастиков проводилось на быстродействующих сантиграммовых весах типа LB-801 с точностью до 1 мг, длина тела измерялась штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

Для определения свободных аминокислот пробу водной среды (0,5 л) после фильтрования через бумажный фильтр с синей лентой выпаривали досуха в песчаной бане при температуре 60—80 °С. Сухой остаток растворяли в 1 мл натрий-цитратного буфера pH=2,2 и 0,02 мл использовали для определения суммарной концентрации свободных аминокислот с помощью нингидриновой реакции на анализаторе Hitachi без фракционирования аминокислот.

Содержание свободных аминокислот во всех пробах водной среды личинок шпорцевой лягушки составляло 10—30 мкг/л, что не превышает 1 % от суммы свободных и связанных аминокислот. Об общем количестве белково-пептидных веществ судили по сумме аминокислот, определяемых в пробе водной среды после ее гидролиза в 6N соляной кислоте в автоклаве при давлении 1 атм и температуре 137 °С в течение 2 часов [2]. Определение аминокислот проводили по методу Мура и Штейна с помощью анализатора фирмы Hitachi модель KLA-3B. Результаты опытов статистически обработаны [7].

Результаты исследований и их обсуждение

Представленные материалы (табл. 1, рис. 1 и 2) подтверждают ранее установленную на других видах земноводных закономерность: с увеличением плотности существенно снижается темп роста личинок шпорцевой лягушки. При этом продолжительность периода развития значительно увеличивается не только в загущенных популяциях (132 дня), но и в популяциях

Таблица 1

Динамика роста личинок *X. laevis* в разных условиях плотности

Дата измерения	200 личинок в 200 л воды						200 личинок в 20 л воды					
	Длина тела, мм			Вес тела, мг			Длина тела, мм			Вес тела, мг		
	M±m	σ	C_v	M±m	σ	C_v	M±m	σ	C_v	M±m	σ	C_v
29.01	6,69±0,11	0,62	9,27	63,82±1,2	8,43	13,21	5,9±0,91	0,64	10,8	59,86±0,98	6,88	11,49
06.02	9,09±0,52	1,06	11,72	135,9±4,03	28,2	20,8	6,32±0,09	0,63	10,1	51,78±1,38	9,69	18,71
12.02	10,72±0,17	1,18	10,99	204,42±6,09	42,6	20,86	7,03±0,12	0,89	12,7	82,02±2,59	15,8	19,28
19.02	11,04±0,20	1,43	12,95	245,92±8,42	59,55	24,22	6,98±0,12	0,84	12,03	85,46±2,93	20,74	24,27
26.02	11,49±0,17	1,18	10,27	258,38±8,11	57,32	22,18	7,40±0,16	1,12	15,14	87,52±2,41	17,08	19,52
05.03	11,07±0,18	1,24	11,20	267,26±8,54	60,35	22,58	7,61±0,12	0,88	11,56	107,76±3,19	22,53	20,90
12.03	11,04±0,34	2,44	22,10	301,96±9,98	70,54	23,36	7,42±0,12	0,82	11,05	92,8±2,46	18,43	20,05
19.03	12,37±0,18	1,29	10,43	334,0±11,22	79,36	23,76	7,92±0,26	1,85	23,36	107,84±1,84	13,0	12,05
27.03	12,48±0,23	1,63	13,08	356,34±13,79	97,5	27,36	8,68±0,16	1,10	12,67	121,08±4,47	31,6	26,10
03.04	12,75±0,18	1,28	10,04	362,0±15,33	108,4	29,94	8,91±0,18	1,27	14,25	148,6±7,11	50,31	33,86
11.04	13,29±0,19	1,37	10,30	403,96±14,92	105,5	26,12	9,19±0,18	1,30	14,14	165,14±7,05	49,85	30,19
17.04	13,74±0,24	1,74	12,66	452,16±18,07	127,8	28,26	9,52±0,18	1,30	13,65	181,12±7,20	50,93	28,12
04.05	15,89±0,20	1,41	8,87	610±17,86	126,3	20,70	10,72±0,25	1,76	16,42	226,7±12,16	85,98	37,93
14.05	—	—	—	—	—	—	10,97±0,34	2,41	21,97	233,76±14,04	99,29	42,48
22.05	—	—	—	—	—	—	12,28±0,28	1,96	15,96	283,5±16,41	116,03	40,93

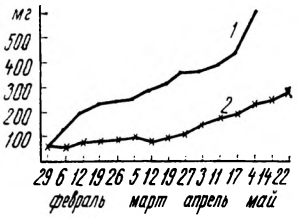


Рис. 1. Динамика веса тела головастиков *X. laevis*, развивавшихся в условиях низкой (*1*) и высокой (*2*) плотности.

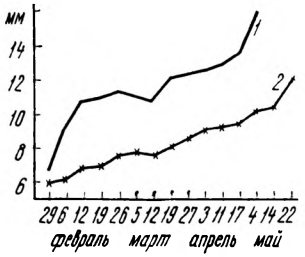


Рис. 2. Динамика длины тела головастиков *X. laevis*, развивавшихся в условиях низкой (*1*) и высокой (*2*) плотности.

с низкой плотностью (114 дней). В этом одна из отличительных особенностей развития личинок *X. laevis* от личинок других видов *Anura*, исследованных нами ранее. В литературе имеются весьма противоречивые сведения относительно сроков развития личинок шпорцевой лягушки. А. Г. Банников [1] указывает, что развитие происходит в течение 2,5—3 мес. при температуре 22 °С. В ряде работ [4, 10, 17] показано, что при плотности посадки 3—4 головастика в 1 л воды и при температуре 20—25 °С личинки *X. laevis* завершают метаморфоз за 50—58 дней. Вполне возможно, что отмеченные различия связаны с температурой и плотностью, использованными в эксперименте нами и другими исследователями, но, чтобы иметь возможность сопоставлять данные как по скорости роста и развития, так и по степени накопления и активности продуктов метаболизма, мы содержали животных в идентичных для исследованных нами ранее видов *Anura* условиях. В настоящей работе мы использовали те же варианты плотности, что и на других видах. Оказалось, что продолжительность развития личинок шпорцевой лягушки в два раза превышает развитие малоазиатской и более чем в три раза — травяной, остромордой, сибирской лягушек, дальневосточной жерлянки и дальневосточной квакши, содержащихся в условиях нормальной плотности [6]. При этом уровень изменчивости размеров тела достигает величин, значительно превышающих вариабельность этого показателя у других видов. Например, изменчивость длины тела личинок *R. arvalis* редко выражается коэффициентом более 10 % (lim 4,9—12,4 %). В опытах с *X. laevis* за исключением двух измерений его значение выше 10 %, а иногда составляет 22,1 %. В условиях высокой плотности уровень изменчивости еще выше, в пределах от 10,1 до 23,3 %.

Следует отметить еще одну особенность личинок *X. laevis* — относительно низкую смертность (30 %) в условиях высокой плотности. Известно, что смертность головастиков других видов

Anura в первые дни личиночного развития достигала 70 % и более. Как правило, погибали мелкие животные и в дальнейшем популяцию составляли размерно более однородные особи (о чем свидетельствует низкий коэффициент вариации) и стадийно более старшие [15]. Возрастная структура популяции личинок шпорцевой лягушки была несколько иной. Практически до конца развития наряду с крупными, заканчивающими метаморфоз животными в популяции присутствовали мелкие, не достигшие 47-й стадии особи. Это нашло отражение в содержании общего количества белково-пептидных веществ и изменении их аминокислотного состава.

По мере развития личинок концентрация белково-пептидных веществ в водной среде нарастает в условиях той и другой плотности (табл. 2). Так, при оптимальной плотности от 28 до 121 дня концентрация этих веществ увеличилась с 0,5 до 1,51 мг/л; при повышенной плотности — с 1,46 до 2,84 мг/л. При этом увеличение концентрации белка и изменение веса головастиков не были пропорциональными.

Очевидно, это связано с тем, что количество белково-пептидных веществ (мг/л) в водной среде головастиков шпорцевой лягушки различно в зависимости от стадии развития [2], что видно из следующих данных *

Плотность	Стадии развития	
	47—48-я	49—50-я
200 личинок в 200 л	1,06±0,10	0,65±0,02
200 личинок в 20 л	1,76±0,11	0,81±0,07

* Из исходных гетеростадийных популяций головастиков оптимальной и повышенной плотности в возрасте 82 дней были сформированы гомостадийные популяции и после пяти дней содержания взяты пробы водной среды.

При прочих равных условиях абсолютные величины концентрации всегда выше в условиях повышенной плотности. В то же время относительные величины (интенсивность накопления, выраженная в % от веса головастиков) в условиях повышенной плотности — ниже. Возможно, это связано с лучшей утилизацией корма, а возможно с действием механизма обратной связи. Так, даже в начале опыта (28-й день), концентрация белково-пептидных веществ в условиях повышенной плотности равнялась 1,46 мг/л, а в условиях оптимальной плотности такая концентрация создается лишь к 86 дню (см. табл. 2). Вероятно, существует пороговая концентрация метаболитов, которая в условиях повышенной плотности достигается быстрее, чем в норме, и начинает тормозить дальнейшее накопление, снижая темп роста животных. На рис. 3 показано изменение накопления белково-пептидных веществ в водной среде головастиков *X. laevis*, *R. macrocnemis*, *R. m. camerani* в условиях повышенной плотности. Выше уже упоминалось о том, что скорость развития личинок этих видов неодинакова. В усло-

Таблица 2

Рост личинок шпорцевой лягушки и накопление белково-пептидных веществ (в мг/л) в водной среде в условиях разной плотности

Плотность	28-й день		50-й день	
	I	II	I	II
200 личинок в 200 л	245,9±8,4	0,50±0,02 (0,20)	302,0±10,0	0,85±0,08 (0,28)
200 личинок в 20 л	85,5±2,9	1,46±0,10 (0,17)	92,8±2,5	1,71±0,09 (0,18)

Плотность	86-й день		121-й день	
	I	II	I	II
200 личинок в 200 л	452,2±18,1	1,36±0,06 (0,30)	—	1,51±0,10
200 личинок в 20 л	181,1±7,2	2,72±0,14 (0,15)	283,5±16,4	2,84±0,15 (0,10)

I — вес головастиков, мг; II — концентрация белково-пептидных веществ в водной среде, мг/л (в скобках — то же, % от веса головастиков).

виях высокой плотности минимальный период личиночного развития составил для малоазиатской лягушки — 48 дней, для ее подвида *R. m. camerani* — 42 дня, а для шпорцевой — 126 дней. Как видно из рис. 3, накопление белково-пептидных веществ и скорость развития животных неразрывно связаны. Наглядное подтверждение этому дает рисунок, на котором представлено изменение интенсивности накопления белково-пептидных веществ в водной среде головастиков сибирской и шпорцевой лягушек в условиях высокой плотности.

Медленное накопление белков у личинок шпорцевой лягушки связано, по-видимому, с тем, что процесс превращения их довольно длительный (более 100 дней) и постепенный, тогда как у сибирской лягушки метаморфоз протекает очень быстро и включает за короткий промежуток времени большое число перестроек морфофизиологического и биохимического характера.

Следует отметить еще одну особенность шпорцевых лягушек: концентрация белково-пептидных веществ в их водной среде ниже, чем у других, изученных нами видов бесхвостых амфибий. Так, за 5 дней опыта количество белков в водной среде головастиков шпорцевой лягушки в нормальных условиях составило 0,65 мг/л, в условиях высокой плотности — 0,81 мг/л. В водной среде личинок остромордой лягушки такое количество накапливается за 1 сутки [13]. В относительных

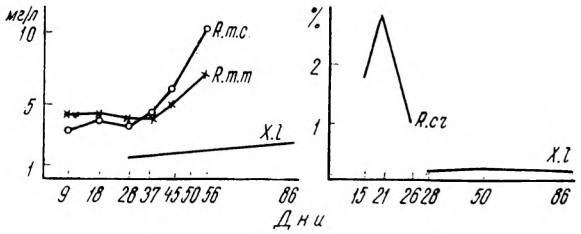


Рис. 3. Изменение интенсивности накопления белково-пептидных веществ личинками разных видов лягушек в условиях высокой плотности, мг/л, % от веса личинок.

цифрах разница еще ощутимее: в водной среде головастиков сибирской лягушки максимальная интенсивность накопления составила 2,7 % от веса головастиков (см. рис. 3). Аналогичные данные для головастиков шпорцевой лягушки составили всего 0,28 % (см. табл. 2).

Таким образом, общее количество белково-пептидных веществ в водной среде головастиков шпорцевой лягушки существенно ниже, чем у других, изученных нами видов бесхвостых амфибий и варьирует в зависимости от стадии развития головастиков и условий групповой плотности. Естественно предположить, что изменения затрагивают не только количество, но и качество белково-пептидных веществ. Об этом мы судили по соотношению аминокислот в суммарном белке водной среды.

В табл. 3 и 4 приведены данные по определению аминокислотного состава суммарного белка водной среды головастиков шпорцевой лягушки.

Оказалось, что в ходе личиночного развития в условиях оптимальной и повышенной плотности количественное соотношение аминокислот в суммарном белке водной среды непрерывно изменяется. Так (см. табл. 4), в условиях оптимальной плотности белково-пептидные вещества на 28-й и 50-й день развития отличались содержанием глутаминовой кислоты и глицина; на 50-й и 86-й — содержанием аспарагиновой кислоты, серина, глутаминовой кислоты, глицина, валина и фенилаланина; на 86-й и 121-й — содержанием серина, аланина, валина, лейцина и фенилаланина. В условиях повышенной плотности белково-пептидные вещества водной среды на 28-й и 50-й день отличались по количеству треонина, глутаминовой кислоты, аланина и фенилаланина; на 50-й и 86-й — по количеству аспарагиновой кислоты, глутамата, лейцина и фенилаланина; на 86-й и 121-й — по количеству серина, глицина и валина. Эти результаты, очевидно, вызваны тем, что каждой стадии развития соответствует свой набор белково-пептидных веществ, отличающийся от последующих и предыдущих. Это предположение было подтверждено экспериментально: изучен аминокислотный состав суммарного белка водной среды от гомостадийных

Таблица 3

Аминокислотный состав белково-пептидных веществ водной среды головастиков шпорцевой лягушки в ходе личиночного развития

Аминокислоты	28-й день		50-й день		86-й день		121-й день	
	I*	II	I	II	I	II	I	II
Лизин	3,5±0,5	2,0±0,3	2,0±0,3	1,8±0,2	2,3±0,2	2,1±0,1	2,8±0,3	2,3±0,2
Гистидин	Следы							
Аргинин	3,9±0,3	2,6±0,4	3,7±0,3	2,6±0,3	4,0±0,2	3,4±0,3	4,8±0,4	4,0±0,3
Аспарагиновая	15,4±0,3	17,9±0,6	16,2±0,2	17,0±0,3	18,8±0,4	13,8±0,4	20,2±0,5	13,8±0,5
Треонин	6,0±0,3	7,1±0,4	6,1±0,3	5,1±0,3	5,8±0,3	4,4±0,5	5,7±0,1	4,0±0,3
Серин	7,1±0,2	7,3±0,3	6,8±0,1	6,9±0,2	7,8±0,2	7,5±0,3	6,4±0,3	5,3±0,3
Глутаминовая	10,3±0,4	10,0±0,5	12,2±0,2	11,6±0,3	15,2±0,5	9,7±0,5	14,2±0,5	10,5±0,4
Пролин	5,3±0,4	4,9±0,3	5,9±0,3	5,5±0,2	4,8±0,4	5,7±0,3	5,4±0,3	5,8±0,2
Глицин	15,2±0,3	12,3±0,2	13,4±0,1	17,7±0,3	11,5±0,6	18,0±0,4	11,1±0,3	16,1±0,4
Аланин	10,5±0,2	13,5±0,4	10,0±0,3	11,7±0,4	10,1±0,4	11,8±0,6	13,2±0,5	11,8±0,4
Валин	6,0±0,1	3,0±0,2	5,8±0,4	3,0±0,3	3,9±0,2	4,1±0,3	3,2±0,1	3,1±0,2
Изолейцин	1,6±0,2	1,5±0,1	1,8±0,1	1,6±0,2	1,8±0,1	2,0±0,2	2,1±0,1	2,1±0,2
Лейцин	4,9±0,3	4,3±0,2	5,4±0,2	3,7±0,1	4,7±0,3	5,8±0,4	6,4±0,2	5,8±0,2
Тирозин	1,1±0,4	2,6±0,4	1,8±0,2	2,5±0,3	1,2±0,2	1,8±0,2	1,7±0,1	1,8±0,2
Фенилаланин	8,6±0,4	11,5±0,3	7,7±0,3	10,5±0,2	9,1±0,3	11,7±0,3	3,6±0,5	13,6±0,7

* Плотность: I — оптимальная, II — повышенная.

Окончание табл. 3

Аминокислоты	Критерий достоверности, t (tst=2,78)									
	1—2	3—4	5—6	7—8	1—3	3—5	5—7	2—4	4—6	6—8
Лизин	2,6	0,6	0,9	1,4	2,6	0,8	1,4	0,6	1,4	0,9
Гистидин	Следы									
Аргинин	2,6	2,6	1,7	1,6	0,5	0,8	1,8	0	1,9	1,4
Аспарагиновая	3,7	2,2	8,9	9,0	2,2	5,8	2,2	1,3	6,4	0
Треонин	2,2	2,4	2,4	5,3	0,2	0,7	0,3	4,0	1,2	0,7
Серин	0,6	0,5	0,8	2,6	1,4	4,5	3,9	1,1	1,7	5,2
Глутаминовая	0,5	1,7	7,7	5,8	4,2	5,6	1,4	2,8	3,1	1,3
Пролин	0,8	1,1	1,8	1,1	1,2	2,2	1,2	1,7	0,6	0,3
Глицин	8,1	11,9	9,0	10,0	5,0	3,0	0,6	15,0	0,6	3,4
Аланин	6,7	3,4	2,4	2,2	1,4	0,2	4,8	3,2	0,1	0
Валин	13,6	5,6	0,5	0,5	0,5	4,2	3,2	0	2,6	2,8
Изолейцин	0,5	0,9	0,9	0	0,9	0	2,1	0,5	1,4	0,4
Лейцин	1,7	7,7	2,2	2,1	1,4	1,9	4,7	2,7	5,1	0
Тирозин	2,7	1,9	2,1	0,5	1,6	2,1	2,3	0,2	1,9	0
Фенилаланин	5,8	7,8	6,2	11,6	1,8	3,3	9,5	2,8	3,3	2,5

Таблица 4

Аминокислотный состав (в % к сумме аминокислот) белково-пептидных веществ водной среды гомостадийных популяций головастиков шпорцевой лягушки в условиях разной плотности

Аминокислоты	Головастики				Критерий достоверности, t			
	47—48-я стадия		49—50-я стадия					
	I*	II	I	II	1—2	3—4	1—3	2—4
Лизин	3,4±0,3	2,9±0,3	2,4±0,2	3,0±0,4	1,2	1,3	2,8	0,2
Гистидин	Следы							
Аргинин	4,6±0,2	4,1±0,3	3,7±0,4	3,0±0,3	1,4	1,4	2,0	2,6
Аспарагиновая	18,3±0,4	18,2±0,7	19,8±0,7	13,7±0,5	0,1	7,1	1,9	5,2
Треонин	6,2±0,4	5,9±0,3	5,7±0,3	4,7±0,5	0,6	1,7	1,0	2,1
Серин	8,0±0,5	6,8±0,3	5,8±0,1	6,2±0,3	2,1	1,3	4,3	1,4
Глутаминовая	14,5±0,6	12,4±0,4	14,3±0,4	10,4±0,5	2,2	6,1	0,3	3,9
Пролин	3,3±0,3	4,4±0,3	5,5±0,4	5,1±0,2	2,6	0,9	4,4	1,9
Глицин	10,7±0,4	15,1±0,6	10,7±0,5	16,1±0,6	6,1	6,9	0	1,2
Аланин	9,5±0,2	10,4±0,3	12,6±0,6	11,0±0,3	2,5	2,4	4,9	1,4
Валин	4,4±0,1	2,7±0,2	3,5±0,1	3,4±0,2	3,8	0,5	2,2	2,5
Изолейцин	1,7±0,1	2,2±0,2	2,5±0,2	2,1±0,1	2,3	1,8	3,6	0,5
Лейцин	4,9±0,2	3,5±0,1	6,7±0,3	6,2±0,4	2,7	1,0	5,0	6,6
Тирозин	1,7±0,2	2,3±0,3	1,9±0,1	1,9±0,3	1,7	0	0,9	0,9
Фенилаланин	8,5±0,3	8,6±0,4	4,9±0,3	13,1±0,7	0,2	10,8	8,6	5,6

* Плотность: I — оптимальная, II — повышенная.

и одновозрастных популяций головастиков (см. табл. 4). Оказалось, что белково-пептидные вещества водной среды головастиков 47—48-й стадий и 49—50-й стадий в оптимальных условиях различались содержанием лизина, серина, пролина, аланина, изолейцина, лейцина и фенилаланина; в условиях повышенной плотности — содержанием аспарагиновой кислоты, глутаминовой кислоты, лейцина и фенилаланина. Результаты этого эксперимента подтвердили вывод, сделанный нами ранее на головастиках других видов бесхвостых амфибий [12]: каждой стадии развития личинок свойственен собственный набор белково-пептидных веществ с характерным соотношением аминокислот. В таком случае в популяции, состоящей из большого числа головастиков разных стадий, аминокислотный состав суммарного белка должен непрерывно изменяться. Так оно и происходит (см. табл. 3). Влияние групповой плотности изучено нами на гетеро- и гомостадийных популяциях в динамике.

В ходе личиночного развития в любой из изученных периодов (28-й, 50-й, 86-й и 121-й дни) наблюдались различия между популяциями оптимальной и повышенной плотности по количественному соотношению аминокислот (см. табл. 3). В водной среде головастиков 47—48-й стадий в условиях разной групповой плотности накапливаются белково-пептидные вещества, отличающиеся содержанием глицина и валина (см. табл. 4).

На следующей стадии отличия касаются уже, кроме глицина, аспарагиновой кислоты, глутаминовой кислоты и фенилаланина. Таким образом, в условиях разной групповой плотности в водной среде головастиков шпорцевой лягушки накапливаются разные метаболиты (белково-пептидные вещества).

Проведенные исследования показали, что темп роста и развития личинок шпорцевой лягушки значительно ниже, чем у представителей других видов бесхвостых амфибий. В оптимальных условиях весь процесс развития от икринки до закончившего метаморфоз животного составил 114 дней, в условиях высокой плотности — 126. Это намного превосходит и сроки развития личинок хвостатых амфибий.

Эксперименты на личинках *X. laevis* позволяют утверждать, что основные закономерности накопления метаболитов в водной среде, установленные для головастиков других видов бесхвостых, характерны и для этого вида, но степень проявления этой закономерности несколько отлична от других видов. В процессе развития личинок происходит увеличение содержания белково-пептидных веществ как в условиях высокой плотности, так и в оптимальных. Однако скорость нарастания биологически активных веществ значительно ниже, накопление происходит медленно и достигает к 86 дню наибольшего значения — 2,72 мг/л в условиях высокой плотности и 1,36 мг/л — в оптимальных условиях. Следует отметить, что у малоазиатской лягушки уже к 9 дню личиночного развития содержание белковых веществ в водной среде составляет 4,2 мг/л, а в конце периода развития (56-й день) — 7,3 мг/л.

Таким образом, наши опыты показали, что изменение химического фона оказывает существенное влияние на процессы роста и развития. На примере личинок *X. laevis* убедительно доказано, что метаболический фон, создаваемый в результате жизнедеятельности животных, определяет скорость прохождения животными очередных стадий развития. Исследования, проведенные на шпорцевой лягушке — виде, относящемся к представителям низших бесхвостых, а по относительной продолжительности, стоящему ближе к хвостатым амфибиям, позволяют предполагать существование механизма метаболической регуляции популяционных процессов у всех представителей земноводных. Это создает предпосылки для развития системы коммуникации между организмами, основанной на изменении химизма среды, специфика которой определяется особенностям обмена веществ животных данной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жизнь животных. Земноводные, пресмыкающиеся/Под ред. А. Г. Банникова. М.: Просвещение, 1960, т. 4, ч. 2, с. 7—134.

2. Блок Р. Аминокислотный анализ белковых гидролизатов.— В кн.: Аналитические методы белковой химии. М.: ИЛ, 1963, с. 465—521.

3. Детлаф Т. А., Руднева Т. Б. Безразмерная характеристика продолжительности зародышевого развития шпорцевой лягушки.— Онтогенез, 1973, № 4, с. 461—470.

4. Детлаф Т. А., Руднева Т. Б. Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* Daudin.— В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 392—440.

5. Пястолова О. А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* Nilss. на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток.— Экология, 1978, № 3, с. 59—63.

6. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 13—26.

7. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1973. 320 с.

8. Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— В сб.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 263—276.

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

10. Сакаэ Иноуэ. Использование для экспериментов шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* Daudin.— Iden Heredity, 1972, v. 26, № 1, p. 101—105.

11. Степанова З. Л. О химической природе выделяемых в воду продуктов метаболизма личинок земноводных.— Экология, 1974, № 2, с. 67—68.

12. Степанова З. Л. Аминокислотный состав белковых веществ «воды скоплений» личинок земноводных.— Докл. АН СССР. Сер. биол., 1975, т. 225, № 6, с. 1426—1429.

13. Степанова З. Л. Аминокислотный состав белково-пептидных веществ водной среды из популяций головастиков остромордой лягушки.— В сб.: Биохимические аспекты некоторых проблем популяционной экологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 27—30.

14. Степанова З. Л., Иванова И. Л. Белково-пептидные вещества водной среды головастиков сибирской лягушки (*Rana cruenta* Pall.) в условиях разной плотности.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 47—49.

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

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

17. Schoneck L. *Xenopus laevis* (Daudin).— Aquarama, 1980, v. 14, N 52, p. 38—45.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

В. Л. ВЕРШИНИН

МАТЕРИАЛЫ ПО РОСТУ И РАЗВИТИЮ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ БОЛЬШОГО ГОРОДА

Рост и развитие личинок земноводных и влияние этих процессов на морфологические и морфофизиологические особенности сеголеток и взрослых животных изучаются давно и разносторонне. Исследованиями затронуты различные аспекты влияния плотности личиночных поселений на скорость роста и дифференциацию в процессе развития [21, 23, 24, 28, 42], размеры [11, 14] и пропорции тела [8, 9], а также морфофизиологические особенности [26]. Имеются данные по энергетике метаморфоза [36], о влиянии условий развития личинок на сроки развития и выживаемость отдельных морф [4, 5, 29, 38].

Большинство этих работ выполнено на популяциях амфибий, мало затронутых хозяйственной и производственной деятельностью человека. Слабо изучены рост и развитие земноводных, населяющих антропогенные ландшафты. Ряд исследований, проведенных в этом направлении, носит характер кратких сообщений, основанных на эпизодических наблюдениях [37]. Многие работы являются результатом изучения влияний различных ядохимикатов на рост и развитие амфибий в лабораторных и естественных условиях [16, 17, 30—35, 41].

Немногочисленны работы, представляющие комплексные исследования, сочетающие экспериментальные данные по влиянию различных химических веществ на рост и развитие личинок и наблюдения в естественных условиях при узкоспецифическом типе промышленного загрязнения [13].

Настоящая работа основывается на материалах, полученных в результате исследования естественных группировок амфибий городской черты.

В зависимости от уровня антропогенного воздействия мы выделяем в пределах крупного промышленного города четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных [2]. В основу разделения на зоны положена степень интенсивности жилой застройки (этажность, плотность, освоенность территории человеком).

I зона. Центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы.

II зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, примыкающие к центральной части города.

III зона. Малоэтажная застройка, главным образом дома частного сектора с садами и огородами, окраины города, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны смыкаются с лесопарками.

IV зона. Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контрольного был выбран участок в 23 км от г. Свердловска, населенный остромордой лягушкой, сибирским углозубом, обыкновенным тритоном.

Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований в ходе работы была подтверждена данными гидрохимических анализов основных водоемов из мест обитания, находящихся под наблюдением. Распределение местообитаний по зонам указано в табл. 1.

Сбор материала в основном производился в 1980—1981 гг. с конца апреля по конец сентября. Объектом исследований служили встречающиеся в городской черте Свердловска виды: сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingi*), обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris*), озерная лягушка (*Rana ridibunda*), остромордая лягушка (*Rana arvalis*), травяная лягушка (*Rana temporaria*).

В период икрометания визуально подсчитывалось количество кладок животных в каждом из исследуемых водоемов, оценивалась плодовитость сибирского углозуба, остромордой и травяной лягушек. Количество икринок в одном шнуре сибирского углозуба определялось прямым подсчетом, а в одном комке икры лягушек — с пересчетом. В каждом конкретном случае определялся объем 100 икринок (с помощью мерного стакана с ценой деления 5 мл) и объемы кладок, после чего производился пересчет.

При изучении развития земноводных стадии развития личинок бесхвостых амфибий определялись по П. В. Терентьеву [19], а стадии развития обыкновенного тритона — по Л. Д. Лиознеру [6]. Личинки отлавливались сачком.

Длительность периода икрометания определялась по появлению первых и последних кладок, окончание эмбрионального развития — по выходу первых личинок, окончание личиночного развития — по первым сеголеткам, прошедшим метаморфоз.

В течение личиночного развития неоднократно устанавливалась средняя масса личинки, для чего производилось взвешивание группы личинок одновременно (обычно 30 шт.) и полу-

Таблица 1

Основные гидрохимические показатели изучаемых водоемов

Местообитание	Зона	pH	Общ. минерализация, г/л	г/л	pH	Общ. минерализация, г/л	г/л	Окисляемость, мг O_2/л			$БПК_5$, мг O_2/л		Экстрагир. в-ва, мг/л	Нефтепрод., мг/л
		27—30.07.80			25—27.08.81			13.05.81	25.06.81	25.08.81	13.05.81	25.06.81	25.06.81	
Ул. Крылова	II	7,55	0,8157	0,691	8,35	0,5834	0,1012	11,6	12,8	14,4	4,2	4,44	5,69	4,17
Генеральские дачи	II	6,5	0,5125	0,1242	8,03	0,4198	0,0868	9,6	12,4	9,12	7,2	12,65	5,47	4,29
ЦПКиО	II	—	—	—	—	—	—	21,2	21,6	—	1,32	2,8	5,15	4,0
Ул. Ползунова	II	—	—	—	—	—	—	17,6	16,4	—	2,88	3,94	1,93	0,77
Среднее содержание		7,03	0,6641	0,2967	8,19	0,5016	0,094	15	15,8	11,76	3,9	5,96	4,56	3,3
Ул. Самолетная	III	6,0	0,3229	0,0331	8,3	0,3393	0,0004	16,4	16,4	20,16	3,28	4,78	5,33	2,87
Пос. Патрушиха	III	7,24	0,3174	0,0339	8,53	0,5668	0,012	27,6	25,6	3,52	3,84	4,02	2,04	0,56
Среднее содержание		6,62	0,3202	0,0335	8,42	0,453	0,0062	22	21	11,84	3,02	4,4	3,7	1,7
Оз. Шарташ 1	IV	5,8	0,0714	0,0171	7,82	0,1690	0,0129	116,8	10,04	25,28	3,9	2,4	2,07	0,69
Оз. Шарташ 4	IV	6,85	0,3503	0,0823	—	—	—	14,88	16	—	3,08	7,68	3,92	2,09
Оз. Шарташ 7	IV	5,8	0,1189	0,0272	—	—	—	9,84	8,92	—	2,64	2,88	3,98	0,78
Калиновские разрезы 1	IV	6,3	0,1652	0,0198	5,2	0,4867	0,1847	22,4	24	13,6	2,92	2,74	0,94	0,375
Среднее содержание		6,2	0,1765	0,0366	6,51	0,3279	0,099	40,98	14,8	19,44	3,14	3,9	2,7	0,98
Режевской тракт 1		6,95	0,1415	0,0267	—	—	—	8,16	8,92	—	3,72	2,8	1,34	0,75
» » 2		—	—	—	7,75	0,1576	Следы	—	—	10,88	—	—	—	—
» » 3		5,83	0,1285	0,0154	7,55	0,1236	Следы	15,2	18,4	10,64	0,76	3,98	2,15	1,5
« » 4		—	—	—	7,56	0,1584	0,0064	—	55,2	60,80	—	8,6	1,14	0,38
Среднее содержание		6,39	0,135	0,0211	7,62	0,1465	0,0021	11,68	27,5	27,4	2,24	5,1	1,5	0,88

ченный вес делился на количество особей в выборке. Взвешивание проводилось на рычажных весах с точностью 10 мг. Подобная методика позволяет ускорить процедуру взвешивания и, тем самым, снизить вред, наносимый личинкам [32].

Для определения численности личиночных поселений головастики травяной и остромордой лягушек метились нейтральным красным цветом [15]. Концентрация красителя составляла 100 мг/л, раствор готовился в полевых условиях. Численность определялась по общепринятой формуле (индекс Линкольна).

Морфологические промеры сеголеток снимались штангенциркулем с ценой деления 0,1 мм. Производились основные стандартные для земноводных промеры тела [1, 18, 19]. У бесхвостых земноводных: L — длина тела, Lc — длина головы, F — длина бедра, T — длина голени, Spcr — ширина рыла, Dro — длина рыла, Dp — длина пятого пальца задней конечности, C int — высота пяточного бугра. Отмечалась также встречаемость морфы с дорзомедиальной светлой полосой — *striata* (у *R. arvails* и *R. ridibunda*). У хвостатых измерялись: L — длина тела, Lc — длина головы, Lcd — длина хвоста, Pa — длина передней конечности, Pp — длина задней конечности.

На основании данных промеров высчитывались основные морфометрические индексы [1, 18, 19]. Для бесхвостых амфибий: L/T — относительная длина голени, L/Lc — относительный размер головы, Spcr/Dro — относительная ширина рыла, F/T — отношение длины бедра к длине голени, Dp/C int — отношение длины пятого пальца задней конечности к высоте пяточного бугра. Для хвостатых земноводных: L/Lcd — относительная длина хвоста, $(L - L_c)/L_c$ — относительный размер головы, Pa/Pp — отношение длины передней конечности к длине задней конечности.

По перечисленным показателям проводилось сравнение сеголеток из различных водоемов, относящихся к отдельным зонам города. Сравнение проводилось с целью установления морфологической специфики данных групп животных.

Все животные, подвергавшиеся морфометрии, метились отрезанием дистальных фаланг пальцев [39]. У хвостатых такая метка сохраняется 2—3 месяца, у бесхвостых — всю жизнь. После мечения животные выпускались в том месте, где они были пойманы. Повторный отлов меченых животных позволил определить численность их в данном местообитании. Численность сеголеток определялась по той же формуле, что и для головастиков. Размер разовой выборки сеголеток ограничивался 15—20 экземплярами.

Для вычисления индексов печени и сердца у сеголеток сибирского углозуба, озерной лягушки, остромордой и травяной лягушек определялись масса тела, печени и сердца.

Взвешивание тела и печени производилось на торзионных весах с ценой деления 0,2 мг. Определение относительного веса

печени и сердца было выполнено для оценки морфофизиологической специфики отдельных групп животных. Размеры выборки сеголеток составляли также 15—20 особей. После вскрытия животные фиксировались в 70 % растворе этилового спирта. Сравнение по индексам печени велось по годам между сеголетками разных группировок и между рано и поздно выходящими животными одной группировки.

Среди сеголеток отмечалась частота различных морфологических аномалий (пигментные пятна, поли- и олигодактилия, отсутствие век, врожденный вывих бедра, грыжи).

Для изучения особенностей роста и развития амфибий в условиях различной по гидрохимическим свойствам среды в 1980—1981 гг. проведен шестикомпонентный анализ воды из основных водоемов. Анализ проводился по окончании метаморфоза (конец июля — август). Определялась общая минерализация воды, содержание ионов Cl^-, SO_4^{2-}, HCO_3^-, CO_3^{2-}, NO_2^-, NO_3^-, NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}. Кроме того, в 1981 г. для большинства водоемов дважды (в момент выхода личинок из икры и в преметаморфический период) было определено биологическое потребление кислорода ($БПК_5$), перманганатная окисляемость, содержание нефтепродуктов и экстрагируемых веществ[1].

Осуществлялся контроль за динамикой температурного режима водоемов (температура измерялась при каждом посещении мест обитания спиртовым термометром с ценой деления 0,5 °С).

Результаты выполненных гидрохимических анализов показали, что водоемы наиболее урбанизированных местообитаний города (зона многоэтажной застройки) обладают целым рядом особенностей (см. табл. 1). Здесь, по сравнению с другими зонами, увеличена общая минерализация, отмечается повышенное содержание ионов SO_4^{2-}, нефтепродуктов и экстрагируемых веществ. По отдельным водоемам отмечаются колебания в содержании ионов и веществ, но в целом по зоне вышеуказанная закономерность сохраняется.

Высокая разнородность среды обитания в городской черте, в том числе и температурного режима, приводит к тому, что в целом размножение остромордой лягушки начинается здесь раньше (26—28 апреля) и заканчивается позднее (19—20 мая), чем в загородной популяции (табл. 2). По данным, полученным на популяциях *R. arvalis* Среднего Урала, средняя продолжительность периода икрометания составляет 12 дней [12, 27].

Короткий срок размножения остромордой лягушки в каждом конкретном местообитании в зонах II и III объясняется низкой численностью животных. Так, в 1981 г. в среднем на водоем приходилось: в зоне II — 6,02±2,0; в зоне III — 3,6±1,6; в зо-

[1] Анализы проводились в Свердловском НИИ курортологии и физиотерапии и УралНИИВХ.

Таблица 2

Сроки размножения и минимальные сроки развития остромордой лягушки (1980—1981 гг.)

Местообитание	Зона	Длительность периода, дней				Средняя температура мая, °С
		икрометание	эмбриональное развитие	личиночное развитие	общий срок	
Ул. Ползунова	II	2 (2)*	10 (15)	П*** (42)	— (58)	15,2 (19,8)
Ул. Крылова	II	2 (2)	20 (КП)**	56 —	76 —	10,5 (13,9)
Генеральские дачи	II	3 (5)	20 (29)	53 (42)	73 (71)	14,3 (13,2)
ЦПКиО	II	2 (8)	15 (21)	41 (38)	56 (59)	15,3 (19,0)
Средние показатели		2,25±0,1 (4,25±1,4)	16,3±2,4 (21,7±4,1)	50±4,6 (41±1,5)	68,3±6,3 (62,7±4,3)	14,4±0,7 (17,2±1,3)
Ул. Самолетная	III	2 (5)	17 (24)	49 (35)	66 (59)	15,2 (16,4)
Пос. Патрушиха	III	2 (6)	17 (20)	60 (51)	77 (71)	17,7 (13,3)
Средние показатели		2,0 (5,5±0,5)	17,0 (22,0±2)	54,5±5,5 (43±8)	71,5±5,5 (65±6)	16,9±1,0 (14,1±2,5)
Оз. Шарташ 2	IV	17 (4)	19 (22)	70 (49)	89 (71)	12,9 (11,1)
Оз. Шарташ 4	IV	20 (2)	19 (26)	ОР****(44)	(70)	— (11,9)
Оз. Шарташ 7	IV	2 (9)	16 (22)	41 (33)	57 (55)	16,1 (19,1)
Калиновские разрезы 1	IV	2 (14)	10 (26)	63 (37)	73 (63)	12,5 (15,3)
Калиновские разрезы 2	IV	— (14)	— (25)	— (31)	— (56)	— (19,4)
Оз. Шарташ 1	IV	10 (5)	19 (25)	70 (61)	89 (86)	12,9 (11,8)
Средние показатели		10,2±3,7 (8,0±2,1)	16,6±1,7 (24,3±0,8)	61,0±6,9 (42,5±4,1)	77±7,6 (66,8±4,7)	12,9±0,9 (13,3±1,6)
Режевской тракт 2		2 (3)	14 (20)	89 (ОР)	103 —	10,8 (11,5)
» 3		2 (7)	14 (17)	48 (44)	62 (61)	9,2 (16,4)
» 4		— (2)	— (19)	— (37)	— (56)	— (12,6)
» 2б		— (2)	— (19)	— (54)	— (73)	— (12,6)
» 0		— (6)	— (19)	— (54)	— (73)	— (16,3)
Средние показатели		2,0 (4,0±1,0)	14,0 (18,8±0,5)	68,5±20,5 (47,25±4,1)	82,5±20,6 (65,8±4,3)	11,5±1,1 (10,5±0,6)

* В скобках приведены данные 1981 г., ** КП — кладки погибли, *** П — водоем пересох, **** ОР — остановка развития.

Таблица 3

Сроки размножения и минимальные сроки развития сибирского углозуба в 1980 г.

Местообитание	Зона	Длительность периода, дней				Средняя температура водоемов в мае, °С
		икрометание	эмбриональное развитие	личиночное развитие	общий срок	
Ул. Самолетная	III	50 (15)	30 (25)	ОР (ОР)	— —	15,2 (16,4)
Оз. Шарташ	IV	27 (28)	19 (27)	76 (61)	95 (88)	16,1 (19,1)
Калиновские разрезы	IV	25 (6)	29 (40)	66 (43)	95 (83)	12,5 (15,3)
Режевской тракт		7 (7)	33 (24)	ОР (71)	— (95)	9,2 (16,4)

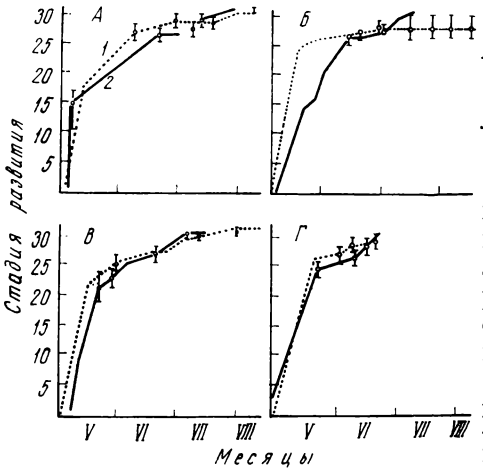
В скобках указаны данные за 1981 г.
ОР — остановка развития.

не IV — 16,8±4,3; в загородной популяции — 25,4±10,9 кладок. Соответственно средняя длительность икрометания по зонам составляла: в зоне II — 4,25±1,4; в зоне III — 5,5±0,5; в зоне IV — 8,0±2,1; за городом — 4,0±1,0 дней. Растянутость периода икрометания сибирского углозуба в зонах III и IV (табл. 3), по-видимому, объясняется микроклиматическими особенностями мест зимовки и размножения в пределах одного местообитания, возрастными и физиологическими особенностями животных.

У бурых лягушек продолжительность эмбрионального развития изменяется в меньших пределах (см. табл. 2) по сравнению с длительностью личиночного развития, что объясняется большей стабильностью условий на эмбриональной стадии. Четких различий в продолжительности эмбрионального развития по зонам не выявлено, но отмечается тенденция к увеличению сроков эмбрионального развития в городской черте.

Продолжительность личиночной стадии и общие сроки развития главным образом определялись температурой воды, при которой протекали начальные этапы развития. Известно, что при температуре 5—10° прекращается развитие личинок амфибий умеренных широт [10]. При среднемесячных температурах мая от 9,2 до 14,3 °С общий срок развития личинок остромордой лягушки равен 103—62 дням, а в случае, когда среднемесячные температуры мая находились в пределах от 14,4 до 19,8 °С — 66—55 дням.

Средняя температура воздуха в центральной части крупных городов на 1—2 °С выше, чем на окраинах [7]. Аналогичным образом обстоит дело с температурным режимом водоемов в г. Свердловске. Во II и III зонах майские среднемесячные температуры водоемов достоверно выше ($p=0,05$), чем в IV зоне и за городом. В связи с этим минимальные сроки развития отмечаются во II и III зонах.



Развитие личинок остромордой лягушки.
А — Генеральские дачи, *Б* — оз. Шарташ 4, *В* — загородная популяция, *Г* — оз. Шарташ 7. *1* — 1980 г., *2* — 1981 г.

Подтвердить данную закономерность для других видов земноводных не удалось в связи с их меньшим распространением в городской черте. Но повсеместное повышение температуры в 1981 г. вызвало общее сокращение сроков развития у всех видов (см. табл. 2 и 3) и сглаживание различий по длительности развития между зонами. Анализ кривых развития личинок демонстрирует специфичность данного процесса в каждом из водоемов. В 1981 г., несмотря на сокращение в целом сроков развития, кривые сохранили свои особенности (рисунок) при отсутствии зональных различий.

Изменение средней массы личинки также обладет спецификой по конкретным водоемам, которая сохраняется на протяжении 1980—1981 гг. Следует заметить, что средняя масса личинки (у всех видов земноводных) в 1981 г. увеличивалась быстрее, но не достигла значений 1980 г. Это объясняется большей, в ряде случаев, плотностью личиночных поселений в 1981 г. и температурными условиями года. Известно, что размеры тела личинок обратно пропорциональны их плотности в водоеме [14].

На *R. arvalis* установлено, что минимальная плотность личинок отмечена в зоне многоэтажной застройки, а максимальные значения (здесь же) вдвое ниже, чем в лесопарковой зоне (табл. 4). Низкая плотность обусловливает больший вес личинок, что в свою очередь ведет к выходу более крупных сеголеток. Большой вес головастиков также может быть обусловлен понижением обмена веществ при низких температурах [10].

Во всех зонах встречаются личинки как с высокой, так и с низкой массой и по максимальной средней массе головастики II зоны не превосходят личинок других зон. Но сеголетки остромордой лягушки из местообитаний зоны многоэтажной застройки достоверно крупнее по длине тела сеголеток из других местообитаний с меньшей степенью урбанизации (табл. 5). Это, возможно, говорит о том, что в зоне многоэтажной застройки существует сравнительно жесткий отбор по длине тела. В литературе уже отмечалось, что мелкие сеголетки имеют меньше шансов выжить по сравнению с крупными из-за различий в за-

Таблица 4

Зависимость размеров тела остромордой лягушки от плотности личиночных поселений и температуры начальной стадии развития (1980—1981 гг.)

Местообитание	Зона	Плотность на 28-й стадии, экз. × кв. м	Средняя масса личинки, мг	Длина тела сеголеток, мм	Средняя температура мая, °С
Генеральские дачи	II	0,33 (0,4)	1157,5 (1075,0)	16—21,0; 18,4 (14,5—22,5; 18,1)	14,3 (13,2)
Ул. Ползунова	II	2,9 (5,2)	234 (390)	— (10,0—16,0; 12,3)	15,2 (19,8)
ЦПКиО	II	11,6 (5,4)	420 (814)	9,0—26,5; 15,6 (12,5—23,0; 15,5)	15,3 (19,0)
Ул. Самолетная	III	3,6 (3,8)	(900)	(12,5—16,7; 15,3)	15,2 (16,4)
Оз. Шарташ 1	IV	21 (27)	1046,0 (700)	10,5—16,5; 13,4 (12,2—16,0; 14,4)	12,9 (11,8)
Калиновские разрезы 1	IV	3,5 (17)	1343 (980)	16,0—20,5; 18,0 (12,5—15,0; 13,8)	12,5 (15,3)
Режевской тракт 3		3,8 (3,0)	723 (850)	11,0—17,5; 14,4 (12,0—19,5; 14,0)	9,2 (16,4)

В скобках — данные 1981 г.

Таблица 5

Средняя длина тела и процент морфы *striata* сеголеток остромордой лягушки (1980—1981 гг.)

Зона	*L* тела, в мм	lim	C_V	*n*	% *striata*
II	18,5±0,48 (17,1±0,29)	9—26,5 (11—25,5)	20,99 (17,1)	65 (103)	32,3 (51,5)
III	16,4±0,46 (15,9±0,38)	13—20,3 (12,5—23)	12,8 (15,6)	20 (43)	25 (37,2)
IV	14,0±0,06 (14,8±0,09)	12—19,5 (12,5—22,6)	8,4 (9,1)	302 (206)	20,9 (22,3)
Загородная популяция	14,5±0,16 (15,0±0,15)	12—19,5 (11—23,0)	10,1 (16,1)	90 (190)	24,4 (22,6)

В скобках — данные 1981 г.

пасе питательных веществ [36]. Увеличение средней длины тела сеголеток зоны II, по всей вероятности, обусловлено действием отбора, направленного на сохранение крупных, более жизнеспособных животных.

Наличие в этой зоне жесткого отбора подтверждается также частотой встречаемости морфы *striata* среди сеголеток остромордой лягушки (см. табл. 5), которая сохраняется во все годы наблюдений. Особи данной морфы обладают рядом особенностей (энергетического обмена, размеров тела и печени), которые отмечались ранее [3, 25]. Увеличение доли особей с крупными размерами тела и дорзомедиальной полосой (морфа *striata*) свидетельствует о наличии отбора по количеству питательных веществ, что дает животным возможность выживать в условиях постоянного антропогенного воздействия.

Аналогичные данные для г. Горького получены в работе В. А. Ушакова и др. [20], где установлено, что длина тела одновозрастных травяных лягушек достоверно больше в зоне с максимальной степенью урбанизации. Но авторы связывают это с реакцией организма на загрязнение среды и не приводят анализа фенотипических особенностей группировок.

Выживаемость головастиков бурых лягушек с момента кладки икры к 26-й стадии составила во II зоне — 9,3 %, в III — 23,9, в IV — 82,5, в контрольной популяции — 57 %. Со времени кладки икры до завершения метаморфоза (31-я стадия) доживает во II зоне 0,1 %, в III — 1,8 %, а в IV — 3,39 %. Таким образом, с ростом антропогенного воздействия увеличивается смертность личинок и сеголеток, что может привести к изменениям в генетической структуре группировок, а также к снижению численности вплоть до полного исчезновения бурых лягушек в зонах с высокой степенью урбанизации [2].

Сравнение сеголеток сибирского углозуба, травяной и остромордой лягушек по индексу печени в ряде случаев выявило различие между животными, развивавшимися в разных водоемах, что обусловлено разницей конкретных условий роста и развития (температурным режимом, плотностью, наличием корма). Однако различий в индексе по зонам не обнаружено.

При сокращении сроков развития личинок углозуба (в связи с высокими температурами 1981 г.) относительный вес печени был достоверно ($p=0,01$) ниже (максимальное значение индекса печени в 1980 г. по Калиновским разрезам — $151,8\pm4,4$, по Шарташу — $104,4\pm8,7$, а в 1981 г. соответственно — $95,1\pm3,6$ и $52,3\pm3,4$). По-видимому, повышение температур ускорило обмен веществ, что привело к снижению индекса печени.

На *R. arvalis* установлено отличие ($p=0,01$) сеголеток городской черты от сеголеток загородных популяций по индексу сердца.

В городских группировках чаще отмечаются высокие значения индекса, а также бóльшие пределы его вариабельно-

сти по сравнению с загородными группировками. Ниже приводятся значения индексов сердца у сеголеток, данные 1980—1981 гг.:

	Пределы значений индекса сердца, ‰	Среднее значение индекса
В городе	2,6—6,9 (1,4—3,7)	3,66±0,09 (2,85±0,13)
За городом	2,5—3,4 (1,6—2,6)	2,8±0,16 (2,2±0,06)

В скобках — данные 1981 г.

В 1981 г. у сеголеток травяной лягушки зоны II также отмечен более высокий, по сравнению с сеголетками III зоны, индекс сердца (3,7±0,15 против 2,8±0,5).

Вероятно, частая встречаемость высокого индекса сердца в городской черте вызвана фактором беспокойства, так как большинство местообитаний часто посещается людьми. Широкие пределы значений индекса в черте города обусловлены разнообразием условий, в которых личинки проходят развитие.

В зависимости от условий среды, в том числе и таких, как видовой состав амфибий, населяющих водоем, формируются фенотипически различные сеголетки [22]. Экспериментально доказано, что различия в условиях содержания личинок приводят к существенному изменению пропорций конечностей сеголеток [8, 9].

Сравнение сеголеток земноводных из разных зон по основным пропорциям тела в ряде случаев обнаружило достоверные отличия по некоторым из рассматриваемых показателей. Так, сеголетки сибирского углозуба из Калиновских разразов (1980 г.) отличались по относительному размеру головы $(L—L_c)/L_c$ от животных того же возраста из других водоемов. На сеголетках травяной лягушки между зонами II и III выявлены различия по индексам L/T; L/Lc; Spcr/Drro. Устойчивое различие сохраняется по относительному размеру головы ($p=0,01$). Значение индекса в зоне II — 2,6±0,04, а в зоне III — 2,8±0,1. Сеголетки озерной лягушки, развивавшиеся в условиях неодинаковой плотности и имеющие разный срок развития, отличаются по относительному размеру головы. У сеголеток остромордой лягушки также отмечены достоверные отличия по ряду показателей. Сохраняется устойчивое различие по относительному размеру голени сеголеток зон II и III от сеголеток загородной популяции (соответственно 2,6±0,05, 2,5±0,04 против 2,7±0,05). Наиболее заметно ($p=0,01$) по пропорциям тела выделяются сеголетки остромордой лягушки из местообитания по ул. Ползунова (зона II), где развитие завершалось в условиях пересыхания водоема при плотности 93 личинки на 1 м^2. Здесь индексы, связанные с конечностями (L/T; F/T; Dp/C int), оказались иными, чем у сеголеток из других местообитаний. В целом рез-

кие изменения в пропорциях тела сеголеток отмечаются редко и связаны со значительными отклонениями в условиях развития.

В литературе известны случаи возникновения морфологических аномалий у амфибий под воздействием различных химических загрязнений [34, 37, 40]. Аномалии отмечались у всех видов амфибий городской черты. Частота различных морфологических аномалий травяной лягушки выше в биотопах зоны многоэтажной застройки (от 2,9 до 4 % в зоне II и 1,9—2,4 % в зоне III). Среди сеголеток сибирского углозуба морфологические аномалии отмечены только в Шарташской популяции (частота 1—3,1 %). Для сеголеток остромордой лягушки подобные явления отмечены не во всех группировках, но большая доля аномалий приходится на местообитания зон II и III (частота аномалий суммарно по городским биотопам 2,2—4,2 %, а в загородной популяции — 1,1—1,6 %). Олигодактилия и врожденный вывих бедра у сеголеток озерной лягушки встречались в 1980 г. с частотой 0,82 %, а в 1981 г.— 1,52 %.

Увеличение количества морфологических аномалий у сеголеток в местообитаниях с высокой степенью урбанизации, по-видимому, связано с особенностями химического состава водной среды, в которой развивались личинки (повышенное содержание нефтепродуктов и экстрагируемых веществ, высокое содержание сульфатов, значительная общая минерализация).

На основании полученных результатов можно заключить, что особенностью ландшафтов городской черты является высокая разнородность среды обитания организмов на сравнительно небольшой площади, а это приводит к возникновению ряда особенностей в процессе роста и развития амфибий.

Значительная разница температуры водоемов ведет к большей продолжительности икрометания земноводных в пределах города по сравнению с загородными популяциями.

Низкая численность животных в зоне II и III обусловливает короткие сроки размножения в каждом конкретном местообитании этих зон.

Намечается тенденция к увеличению сроков эмбрионального развития в городской черте у остромордой лягушки.

Минимальные сроки развития у этого вида амфибий отмечаются в зонах многоэтажной и малоэтажной застройки, где преобладают водоемы с высокими температурами в начальный период развития.

Выживаемость личинок и сеголеток снижается по мере усиления антропогенного воздействия.

Между сеголетками из разных мест обитания различия по индексу печени нередки, но в целом по зонам различий нет.

Индекс сердца сеголеток в условиях городской черты выше, чем у сеголеток загородной популяции, что объясняется увеличением двигательной активности в связи с фактором беспокойства.

Сеголетки зон II и III отличаются по средней длине тела, некоторым пропорциям и фенотипическим особенностям от сеголеток IV зоны и загородной популяции, что вызвано особенностями условий развития личинок (плотностью, температурным режимом, химизмом).

Количество морфологических аномалий выше среди сеголеток городской черты, что, по-видимому, связано с ухудшением условий среды обитания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР /Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г. и др. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

2. Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск, 1980, с. 5—6.

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

4. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Об экологическом отличии отдельных генотипов в популяции остромордой лягушки.— Экология, 1974, № 4, с. 93—95.

5. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills).— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, вып. 126, с. 49—60.

6. Лиознер Л. Д. Тритоны *Triturus vulgaris, Triturus cristatus.*— В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 324—341.

7. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

8. Пикулик М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок амфибий в природе.— В сб.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 169—170.

9. Пикулик М. М. О некоторых морфологических особенностях сеголеток бесхвостых амфибий в зависимости от плотности развития личинок.— В сб.: Вопросы естествознания. Минск, 1978, с. 55—58.

10. Пястолова О. А., Шварц С. С. Новые данные, характеризующие эколого-физиологическую специфику арктических амфибий.— Докл. АН СССР, 1975, т. 223, № 1, с. 216—217.

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

12. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Влияние фенологии размножения на скорость роста и развития *Rana arvalis* в эксперименте.— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973, с. 101—109.

13. Пястолова О. А., Бугаева Е. А., Большаков В. Н. Личинки амфибий как биоиндикаторы загрязнения среды.— В сб.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 112.

14. Роус Ф., Роус С. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост. Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 263—277.

15. Северцев А. С., Сурова Г. С. Гибель личинок травяной лягушки и факторы, ее определяющие.— Зоол. ж., 1979, т. 58, вып. 3, с. 393—403.

16. Сюзюмова Л. М. О влиянии сроков развития на устойчивость головастиков малоазиатской лягушки к хлорофосу.— В сб.: Информацион-

ные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975, с. 56—57.

17. Сюзюмова Л. М. Влияние экологических факторов на устойчивость личинок амфибий к ядам.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 57—71.

18. Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М.: Советская наука, 1949. 339 с.

19. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950. 345 с.

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

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

22. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

23. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных.— Экология, 1970, № 1, с. 77—82.

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

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

26. Шварц С. С., Пятых С. Л. Влияние условий развития личинок лягушек на формирование головного мозга.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, вып. 3, с. 3—12.

27. Щупак Е. Л. Экспериментальное изучение экологической структуры популяции остромордой лягушки.— Экология, 1973, № 1, с. 54—59.

28. Щупак Е. Л. Влияние повышенной плотности на рост и развитие личинок остромордой лягушки в естественных условиях.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоол. лабораторий). Свердловск, 1976, с. 5.

29. Щупак Е. Л., Ищенко В. Г. К генетике полиморфизма окраски у остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss).— В кн.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: Наука, 1981, с. 128—132.

30. Boyd C. E., Vinson S. B., Ferguson D. E. Possible DDT resistance in two species of frogs.— Copeia, 1963, N 2, p. 426—429.

31. Cooke A. S. Indications of recent changes in the Britsh Isles of the frog *Rana temporaria* and the toad *Bufo bufo*.— J. Zool. Lond., 1972, vol. 167, p. 161—178.

32. Cecil S. G., Just J. J. Survival rate, population density and development of a naturally occuring anuran larvae (*Rana catesbeiana*).— Copeia, 1979, N 3, p. 447—453.

33. Cooke A. S. Response *of Rana temporaria* tadepoles to cronic doses of p.p.— DDT.— Copeia, 1973, N 4, p. 647—652.

34. Cooke A. S. The effects of DDT, when used as a mosquito larvicide on tadespoles of the frog *Rana temporaria*.— Environ. Pollut., 1973, vol. 5, p. 259—273.

35. Cooke A. S. Effects of field applications of the herbicides on amphibians.— Environ. Pollut., 1977, vol. 12, p. 43—50.

36. Crump M. L. Energy accumulation and amphibian metamorphosis.— Oecologia, 1981, vol. 49, N 2, p. 167—169.

37. Hazelwood E. Frog pont contaminated.— Brit. J. Herpetol., 1970, v. 4, N 3, p. 117—184.

38. Merrel D. J. Laboratory studies bearing on pigment pattern polymorphism in wild populations of *Rana pipiens*.— Genetics, 1972, vol. 70, N 1, p. 141—161.

39. Martof B. Territoriality in the green frog *Rana clamitans*.— Ecology, 1953, vol. 34, N 3, p. 529—544.

40. Rose E. L., Harshberger J. Neoplasmic and possibly related skin lesions in neotenic tiger salamander from a sewage lagoon.— Science, 1977, vol. 196, N 4287, p. 315—317.
41. Sanders H. A. Pesticide toxicities to tadepoles of the Western chorus frog Pseudacris triseriata and Fowler's toad *Bufo* woodhousii fowleri.— Copeia, 1970, N 2, p. 246—251.
42. Wilbur H. M. Density dependent aspects of growth and metamorphosis in Bufo americanus.— Ecology, 1977, vol. 58, N 1, p. 196—200.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

Н. Л. ИВАНОВА

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕГОЛЕТОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕМНОВОДНЫХ, ВЫРАЩЕННЫХ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ГРУППОВОЙ ПЛОТНОСТИ

Проблема роста и развития личинок амфибий привлекала внимание многих исследователей. К настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал по влиянию различных факторов (температуры, кислородного режима, освещенности, плотности популяций) на рост и развитие многих видов амфибий [5, 6, 14, 22, 29, 30]. Большое количество исследований посвящено изучению процессов роста и развития земноводных на первых этапах роста после метаморфоза [2, 10, 13, 16, 23, 27, 28, 31]. Однако до настоящего времени в литературе нет сведений об особенностях процессов морфогенеза у закончивших метаморфоз личинок амфибий в зависимости от конкретных условий, в которых происходило их развитие. Познание закономерностей органогенеза у сеголеток амфибий в зависимости от такого важного фактора внешней среды как плотность популяции на ранних этапах онтогенетического развития может иметь большое значение при изучении внутрипопуляционных явлений. Цель настоящего исследования состоит в том, чтобы содействовать решению этого вопроса.

Материал и методика

В качестве объекта исследования использованы сеголетки следующих видов бесхвостых амфибий: остромордая лягушка *Rana arvalis* (Nilss), травяная лягушка *Rana temporaria* (L.), малоазиатская *Rana macrocnemis* (Boul.), обыкновенная жаба *Bufo bufo* (L.), дальневосточная жерлянка *Bombina orientalis* (Boul.), сирийская чесночница *Pelobates syriacus* (Boett.). В лабораторию была доставлена икра из водоемов Свердловской области, Кабардино-Балкарской АССР, Армянской ССР. Икра *B. orientalis* была получена в лаборатории от животных, доставленных из Уссурийского заповедника. В опытах использованы сеголетки остромордой лягушки из двух популяций: южной — Свердловской и северной — с п-ова Ямал.

Личинки развивались в аквариумах различного объема: три личинки в 3 литрах воды — «тройки», одна личинка в 1 литре воды — «одиночки», десять в 3 литрах воды — «загущенные». Личинки сирийской чесночницы содержались в 10-литровых аквариумах по 3 и в 40-литровом аквариуме — 200. Температура, освещенность, режим кормления во всех вариантах опыта были одинаковыми. Наблюдения за ростом проводились в течение всего периода развития. По окончании личиночного развития, когда животные достигли 31-й стадии, они были разделены на несколько групп. Стадии развития определялись по П. В. Терентьеву [17]. Одна группа сеголеток подвергалась морфофизиологическому анализу сразу после метаморфоза, другие — через один, два и три месяца жизни на суше.

Методика содержания сеголеток подробно описана ранее Пястоловой и Ивановой [10].

В большой серии исследований [3, 4, 18, 19], проведенных на птицах и млекопитающих, и основанных на применении метода морфофизиологических индикаторов, было показано, что любые изменения условий среды приводят к изменению размеров ряда органов и их функций. В своих исследованиях мы воспользовались методикой, описанной в работе С. С. Шварца, В. С. Смирнова, Л. Н. Добринского [21]. В качестве показателей использовали вес тела, вес печени, длину тела, длину кишечника. В случаях, когда было возможно, брались веса сердца и почки.

Результаты и их обсуждение

Анализ морфофизиологических особенностей сеголеток, личиночное развитие которых проходило в условиях «троек» (табл. 1), показал, что изменчивость относительного веса печени и длины кишечника у изучаемых видов лягушек невелика, несмотря на существенные различия размеров сеголеток. Так, например, вес тела сеголеток остромордой лягушки 226,3±12,41 мг, малоазиатской — 321,4±15,2 мг, относительный вес печени соответственно 51,3±2,4 ‰ и 50,4±2,0 ‰. Через месяц жизни на суше относительный вес печени падает и заметнее у сеголеток малоазиатской лягушки — 26,6 ‰, остромордой — 38,5, травяной — 37,0 ‰. В дальнейшем наблюдается постепенное возрастание относительного веса печени и перед зимовкой он достигает максимальной величины. Такие изменения относительных размеров печени наблюдаются у всех исследованных видов, особенно заметны они у сеголеток *R. arvalis*. Так, относительный вес печени у осенних сеголеток в 2,5 раза выше, чем у весенних. Относительная длина кишечника возрастает начиная с первого месяца жизни на суше и продолжает увеличиваться весь период роста сеголеток до зимней спячки. Это хорошо видно на примере дальневосточной жерлянки — у нее после метаморфоза относительная длина кишечника составля-

Таблица 1

Морфофизиологические показатели сеголеток, выращенных в условиях малой плотности

Условия опыта	n	Вес тела, мг	C_v	Длина тела, мм	C_v	Индекс печени, ‰	C_v	Индекс кишечника, ‰	C_v
				R. arvalis					
I	30	226,3±12,4	29,5	13,0±0,2	8,1	51,4±2,5	25,9	122,3±1,8	8,2
II	11	483,2±49,1	32,1	17,8±1,2	22,6	38,5±3,0	24,6	167,4±8,4	16,0
III	10	164,0±85,4	15,5	23,6±0,5	6,3	129,7±5,6	13,2	191,3±5,8	9,2
IV	11	826,1±58,3	22,3	19,0±0,5	8,5	113,1±6,0	16,7	141,9±5,5	12,4
				R. temporaria					
I	15	238,2±10,7	16,9	13,5±0,2	6,2	49,3±2,5	19,0	127,6±4,2	12,4
II	15	507,6±20,9	15,4	18,5±0,3	7,7	37,0±1,8	18,5	152,2±2,6	6,5
				R. macrocnemis					
I	20	321,4±15,2	21,1	15,1±0,2	7,5	50,4±2,0	18,4	112,6±3,2	12,3
II	20	396,5±33,8	35,1	15,5±0,4	12,1	26,6±1,0	16,1	142,1±4,2	12,3
				B. bufo					
I	15	151,8±8,4	20,7	11,9±0,3	9,8	57,7±2,4	16,0	137,7±7,3	18,5
II	20	180,1±11,7	28,4	13,0±0,2	9,6	30,3±0,8	12,5	192,0±4,1	9,3
				B. orientalis					
I	20	290,8±8,5	12,7	14,2±0,15	4,5	61,6±1,6	11,9	142,4±2,4	7,6
II	20	382,1±20,2	22,4	16,3±0,2	6,4	46,1±1,3	12,1	167,4±4,5	11,5
III	27	597,8±38,4	32,8	18,4±0,2	8,2	68,9±3,5	26,2	213,6±6,2	14,9
IV	17	906,8±20,1	6,1	20,1±0,3	6,1	72,2±1,2	7,4	221,3±3,6	6,5

I — сеголетки после метаморфоза, II — через месяц после метаморфоза, III — перед зимовкой, IV — после зимовки.

ет 142,4±2,4‰, через месяц жизни на суше — 167,4±4,5‰, через два месяца — 213,6±6,2‰, еще через месяц — 221,3±±3,6‰. Одновременно снижается и коэффициент вариации этих показателей. Снижение коэффициента вариации относительных размеров свидетельствует о том, что животные, уходящие на зимовку, представляют однородную в физиологическом отношении группу. Аналогичные результаты были получены Е. Л. Щупак [23] на сеголетках остромордой лягушки в природных популяциях. У представителей других исследованных нами семейств — Pelobatidae, Discoglossidae, Bufonidae наблюдается подобная картина изменения интерьерных показателей. Обращают на себя внимание относительные размеры внутренних органов у дальневосточной жерлянки. При практически равных размерах тела с лягушками у них значительно выше индекс печени и относительная длина кишечника, а вариабельность этих показателей ниже по сравнению с сеголетками лягушек (см. табл. 1).

Известно, что выживаемость лягушек в период зимней спячки связана с запасанием ими питательных веществ. Мы попытались проследить, как затрагиваются энергетические ресурсы во время зимовки и, что особенно важно, в каком состоянии они оказываются в первые дни после зимней спячки. В этом опыте было использовано 14 сеголеток *R. arvalis*. Животные с 20 октября по 1 апреля содержались при температуре 3—5 °С, первоначальный вес их был равен 1159,3±74,9 мг. За период опыта погибло 3 сеголетки. Вес перезимовавших животных— 826,1±±58,3 мг. Анализ проведенных морфофизиологических исследований показал, что у перезимовавших сеголеток снижался не только вес тела, но и относительный вес печени с 129,7±5,6 до 113,1±6,0‰, а также длина кишечника — осенью 191,3±5,8, весной — 140,9±5,5‰. Эти данные свидетельствуют о том, что за период зимней спячки происходит трата питательных веществ, но животные вполне жизнеспособны. Результаты исследований, проведенных ранее на сеголетках *R. arvalis* [10] показали, что в первый после пробуждения месяц, в росте животных наблюдается период покоя, когда они не растут. Затем наступает период интенсивного роста и за следующий за ним месяц животные увеличиваются с 1460±360 до 2558±540 мг. Результаты, полученные в лабораторных условиях, хорошо согласуются с данными Е. Л. Щупак [23]. В природных популяциях остромордой лягушки за зимний период наблюдается снижение веса тела особи с 906,36±35,12 до 820,54±25,32 мг, относительный вес печени у весенних лягушат меньше — 67,62±1,58‰, чем у осенних — 104,0±2,65. О снижении процессов жизнедеятельности у лягушек во время зимнего сна говорят и результаты исследований других авторов [1, 7].

Многочисленные эксперименты на личинках различных видов амфибий показали, что процессы роста и развития определя-

Таблица 2

Морфофизиологические показатели сеголеток *R. arvalis*

Условия опыта	n	Вес тела, мг	C_v	Длина тела, мм	C_v	Индекс печени, ‰	C_v	Индекс кишечника, %	C_v
Нормальная плотность (Свердловская популяция)									
I	30	226,3±12,4	29,5	13,0±0,2	8,1	51,4±2,5	25,9	122,4±1,8	8,2
II	11	483,8±49,1	32,1	17,8±1,2	22,6	38,5±3,0	24,6	167,4±8,4	16,0
Выращены в условиях одиночного содержания									
I	11	254,1±15,3	19,0	13,5±0,2	6,9	66,5±2,7	13,0	105,5±1,8	5,4
II	21	655,0±77,0	52,6	18,3±0,06	15,2	49,5±3,5	31,4	149,2±8,5	25,5
Повышенная плотность									
I	14	172,1±12,3	25,9	12,14±0,3	10,7	57,9±2,1	13,3	126,6±3,9	11,2
II	20	477,3±56,2	51,3	17,2±0,6	16,5	47,4±3,0	27,9	149,8±5,4	15,7
Нормальная плотность (Ямальская популяция)									
I	20	178,5±8,8	21,6	11,9±0,1	6,7	58,4±1,1	6,7	113,3±2,0	7,7
II	6	423,8±36,1	19,0	16,5±0,5	7,0	65,1±5,3	18,3	201,6±3	3,3

I — сеголетки после метаморфоза, II — через месяц после метаморфоза.

ются тем химическим фоном, который создается в результате жизнедеятельности самих организмов [15, 22, 24, 25, 26]. На личинках *R. arvalis* [8] установлено, что продукты их жизнедеятельности оказывают влияние не только на рост и развитие личинок, но и на морфофизиологические показатели сеголеток. С. Л. Пятых [11] показал, что плотность популяции головастиков оказывает влияние на относительные и абсолютные размеры мозга. Однако в литературе нет сведений о влиянии условий развития головастиков на особенности роста и процессы морфогенеза закончивших метаморфоз животных. Это и определило задачу на следующем этапе исследований.

Личинки остромордой лягушки развивались в условиях различной плотности: одна личинка в литре воды, три и десять личинок в 3-х литровых аквариумах. Эти эксперименты еще раз подтвердили зависимость размеров закончивших метаморфоз животных от плотности экспериментальных популяций. В условиях «троек» вес метаморфизировавших животных равен 226,3±12,4 мг, в аквариумах повышенной плотности — 172,1±±12,3 мг и в условиях одиночного содержания — 254 мг.

Приведенные в табл. 2 данные по относительному весу печени, индексу кишечника также свидетельствуют о зависимости этих показателей от плотности экспериментальных колоний. Так, относительный вес печени у сеголеток, проходивших личиночное развитие в условиях одиночного содержания, оказал-

ся намного выше и составил 66,5±2,7 ‰. У животных, развитие которых проходило при незначительно повышенной плотности, индекс печени равен — 57,9 ‰. В условиях «троек» — 51,3 ‰. Наблюдаются отличия и по длине кишечника (см. табл. 2). Различия по этим показателям у животных из популяций разной плотности гораздо больше, чем между представителями разных видов. Часть животных из всех вариантов опыта содержалась в одинаковых условиях в кристаллизаторах. Через месяц вес сеголеток из «троек» увеличился до 483,8±49,1 мг, у «одиночек» до 655,0±77,0 мг. Наибольшую скорость роста имели животные, личинки которых развивались в условиях незначительной плотности, относительный прирост составил 93,9 %.

Анализ проведенных морфофизиологических исследований показал, что у всех подопытных животных относительный вес печени падает, относительная длина кишечника возрастает. Результаты этих исследований согласуются с данными С. Л. Пятых [12], полученными на сеголетках *R. arvalis*, личинки которых развивались в природных водоемах. Показано, что в условиях повышенной плотности у вышедших из воды лягушат индекс печени в 1,5 раза выше, чем в условиях малой плотности.

Аналогичные опыты были поставлены и на представителях далеких в таксономическом отношении животных — сем. Pelobatidae сирийской чесночницы. Проведенные морфофизиологические исследования показали, что хотя животные из загущенных популяций имеют значительно меньшие размеры, индекс печени у них достаточно высок — 42,0±1,5‰, индекс почки — 6,9±0,3 ‰. У животных из аквариумов малой плотности соответственно: 41,52±1,8 и 5,9±0,1 ‰. Через 2,5 месяца жизни на суше размеры и вес животных обеих групп сравнялись. При этом животные из загущенных популяций обладали несколько большими энергетическими резервами (индекс печени 37,4± ±1,4‰ против 33,2±2,4 ‰ индекс кишечника соответственно 263,4±7,7 и 193,2±5,0 ‰). Часть животных этих популяций оставалась в личиночном состоянии в течение 429 дней и закончила метаморфоз только весной следующего года. Вес метаморфизировавших животных 2116,0±323,5 мг, длина тела 27,0±0,4 мм, индекс кишечника 156,5±10,5 ‰, сердца 5,4±1,2, почки 9,8±1,5 ‰ (табл. 3). Обращает внимание очень высокий индекс печени 67,7±9,9 ‰ против 42,0±1,5 ‰ у весенних.

Известно, что арктические виды амфибий способны тонко регулировать физиологические процессы. При снижении температуры окружающей среды у них повышается скорость синтеза жиров, а активность амилаз поджелудочной железы сохраняется на прежнем уровне [20]. Коэффициент утилизации потребленного корма у головастиков северных амфибий достоверно выше, чем более южных [9]. В связи с этим интересно

Таблица 3

Морфофизиологические показатели сеголеток *P. syriacus*, личинки которых развивались в условиях различной плотности

Условия опыта	n	Вес тела, мг	C_v	Длина тела, мм	C_v	Индекс печени, ‰	C_v
Нормальная плотность							
I	15	3108,4±166,9	20,0	27,2±0,5	7,5	41,5±1,8	16,7
II	10	3362,0±390,9	34,8	27,6±0,9	9,9	32,8±3,4	31,5
III	10	3623,0±245,5	20,3	30,9±0,7	6,7	33,3±2,3	21,1
Повышенная плотность							
I	11	1974,5±48,9	7,8	25,6±0,3	4,2	42,0±1,6	11,9
II	10	3243,0±203,9	5,9	28,4±0,6	18,9	37,4±1,4	11,4
Сеголетки из перезимовавших головастиков							
I	5	2116,0±323,5	5,8	27,0±0,4	3,5	67,8±10,0	32,0

Условия опыта	n	Индекс кишечника, %	C_v	Индекс сердца, ‰	C_v	Индекс почки, ‰	C_v
Нормальная плотность							
I	15	132,4±4,7	13,2	4,1±0,1	10,4	5,9±0,1	10
II	10	198,4±11,6	17,6	3,7±0,2	17,4	5,9±0,5	23
III	10	193,2±5,0	7,8	4,0±0,1	7,9	6,9±0,3	15
Повышенная плотность							
I	11	122,3±3,2	8,2	2,4±0,2	28,4	6,9±0,3	14,5
II	10	263,4±7,8	8,9	1,9±0,1	9,4	5,4±0,2	11,8
Сеголетки из перезимовавших головастиков							
I	5	156,5±10,6	15,1	5,4±1,2	49,8	9,85±1,6	31,7

I — сеголетки после метаморфоза, II — через месяц после метаморфоза, III — перед зимовкой.

было проследить за процессами морфогенеза северных амфибий. Результаты морфофизиологических исследований показали (см. табл. 2), что вес закончивших метаморфоз животных северной популяции значительно ниже — 178,5±8,8 мг по сравнению с сеголетками Свердловской популяции — 226,3±12,4 мг, но интерьерные показатели выше: индекс печени 58,4±1,1 против 51,3±2,4‰ у «южной». Через месяц сеголетки северной популяции достигли веса 423,8±36,1 мг, относительный прирост составил 81,4 %, и в отличие от «южных» сеголеток относительные размеры печени и кишечника также возросли.

Выводы

Таким образом, проведенные исследования показывают, что в абсолютно идентичных условиях лабораторного эксперимента у всех сеголеток амфибий, относящихся к разным семейст-

вам (за исключением северной популяции *R. arvalis*) в первый месяц после метаморфоза наблюдается снижение относительного веса печени, относительная длина кишечника возрастает. По-видимому, в этот период увеличение веса тела значительно превышает скорость роста внутренних органов. В дальнейшем скорость роста падает, относительные размеры внутренних органов увеличиваются. К периоду зимней спячки относительный вес печени достигает максимальной величины. В зимний период происходит незначительная трата питательных веществ.

У сеголеток *R. arvalis* из северной популяции в первый месяц жизни на суше сохраняется высокая скорость роста тела и внутренних органов. Более высокая скорость роста и способность к накоплению питательных веществ у сеголеток северных амфибий по сравнению с «южными» популяциями свидетельствуют об особой приспосабливаемости северных популяций амфибий к условиям короткого лета.

Метаболический фон, создаваемый в результате жизнедеятельности личинок, обладает своеобразным эффектом последействия, определяющим морфофизиологические особенности вышедших из воды сеголеток. Этот эффект сохраняется довольно долго после завершения метаморфоза. Сеголетки из популяций высокой плотности после метаморфоза оказываются значительно меньших размеров, но обладают большими по сравнению с «нормой» энергетическими резервами. Условия развития личинок приводят к существенным различиям между формами одного вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А. Г. Экологические условия зимовок травяной лягушки в Московской области.— В сб.: Научные студенческие работы МГУ. М., 1940, с. 16—17.

2. Банников А. Г., Денисова М. Н. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 1956, с. 89—102.

3. Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, с. 57—65.

4. Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики и Западной Сибири: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1966.

5. Ирихимович А. И. Влияние света на скорость развития головастиков *R. temporaria*.— Докл. АН СССР, 1947, т. 55, с. 177—180.

6. Полушина Н. А. Размножение пятнистой саламандры (*S. salamandra* L.) и его зависимость от внешней среды.— Зоол. ж., 1966, т. 14, с. 144—146.

7. Пегель В. А., Попов Ф. Г. Влияние температуры на пищеварение холоднокровных позвоночных животных.— Труды Биол. ин-та при Томском ун-те, 1937, с. 4.

8. Пястолова О. А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* Nilss. на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток.— Экология, 1971, № 3, с. 59—63.

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

10. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Постметаморфический рост животных.— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 88—101.

11. Пятых С. Л. Влияние плотности личиночного развития на морфологию мозга сеголеток остромордой лягушки в природе.— Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977, с. 46—47.

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

13. Пикулик М. М. О некоторых морфофизиологических особенностях сеголеток бесхвостых амфибий в зависимости от плотности развития личинок.— В кн.: Вопросы естествознания. Минск: Наука и техника, 1978, с. 58.

14. Романцева С. Д. Некоторые данные о развитии бесхвостых амфибий в условиях эксперимента.— В сб.: Материалы III Зоологической конференции педагогических институтов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 58—61.

15. Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— Сб.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 263—276.

16. Смирина Э. М. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек *Rana temporaria* в первые годы жизни.— Зоол. ж., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1831—1840.

17. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950, с. 62.

18. Шварц С. С. К биологии амфибий за Полярным кругом.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1, с. 393—395.

19. Шварц С. С. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных.— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 6, с. 804—819.

20. Шварц С. С. Влияние температуры на активность амилаз северных амфибий.— Докл. АН СССР, 1968, т. 179, № 5, с. 1227—1228.

21. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968, с. 132—173.

22. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976, с. 117—151.

23. Щупак Е. Л. Экология и биологическая продуктивность популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Свердловск, 1970, с. 5—18.

24. Berger L. The effect of inhibitory agents in the development of green-frog tadpoles.— Zool. Pol., 1968, vol. 18, p. 381—390.

25. Guyetant R. Consequences de l'effect de groupe chez le têtard d'Alytes obstetricians Laur. Variations pondérales et structurales au niveau du foie.— Z. Anat. und Entwickluggesch., 1973, Bd 140, N 2, S. 173—186.

26. Gromko M. H., Mason F. S., Swith-Gill S. J. Analysis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpoles.— Y. Exp. Zool., 1973, v. 116, p. 63—71.

27. Flindt R., Hemmer H. Vergleichende Untersuchungen uber das Larval- und Postmetamorphose-Wachstum von *Bufo calamita* Laur., *Bujo viridis* Laur. unrd deren Bastarden.— Z. wiss. Zool. 1970, Bd 181, N 3—4, S. 317—330.

28. Loman J. Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilss. and *R. temporaria* L. in South Sweden.— Ekol. pol., 1978, vol. 26, N 2, p. 287—296.

29. Licht L. E. Breeding habits and embryonic thermal requerements of the frogs, *Rana aurora* and *Rana pretiosa pretiosa*, in the Pacific Northwest.— Ekology, 1971, vol. 52, N 1, p. 116—124.

30. Kuramoto M. Thermal tolerance of frog embrynos as a function of developmental stage.— Herpetologica, 1978, vol. 34, N 4, p. 417—422.

31. Turner F. B. Postmetamorphic growth in anurans.— Amer. Midland Naturalist, 1960, vol. 64, N 2, p. 327—338.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

Л. М. СЮЗЮМОВА

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЮ КОНЕЧНОСТЕЙ ЛИЧИНОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ НА ФОНЕ ИНГИБИЦИИ ТИРЕОИДНОЙ ФУНКЦИИ ВИТАМИНОМ А

Проблемы популяционной экологии и генетики привлекают широкое внимание к вопросам роста и развития амфибий, ранее довольно подробно рассматриваемых в отдельных разделах зоологии. В экологическом плане особое внимание, как известно, получили работы, раскрывающие проявление эффекта группы (плотностьзависимой реакции личиночных популяций). Явление дифференциации личинок по скорости роста и развития с изменением внутрипопуляционной структуры в результате выделения по этим параметрам отдельных группировок (активно развивающихся и заторможенных) — одно из характерных популяционных следствий эффекта группы [13]. Определены связи между выраженностью и особенностями этой дифференцировки, с одной стороны, и выживаемостью, смертностью, динамикой численности и продуктивности личиночных популяций — с другой [5, 9, 12, 23, 30, 31].

Характерно, что изменения скорости роста и развития личинок и их групповую дифференциацию в популяции определяют как генетические особенности, так и популяционные — экологические условия [14, 20, 27]. При этом экологические факторы (плотность, условия питания, наличие активных продуктов в среде обитания и пр.) не только проявляют свое действие на фоне генетического разнообразия в популяции, определяющего ее адаптивность [14], но и являются факторами повышения гетерогенности [23]. В группировках личинок, согласно развиваемой С. С. Шварцем теории метаболической регуляции, скорость роста и развития отдельных особей и групп осуществляется эволюционно выработанной системой сигнальной регуляции, связанной с плотностью поселений. Она осуществляется продуктами жизнедеятельности личинок, а специфичность действия этих продуктов определяется генетическими особенностями как продуцентов, так и воспринимаю-

щих эти сигналы животных — в форме стимуляции или ингибиции развития [21, 22]. Подробное рассмотрение общих представлений о метаболической регуляции роста и развития разных видов организмов можно найти в монографиях С. С. Шварца и др. [23] и М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [7].

Физиологические следствия воздействия метаболитов и в целом проявления группового эффекта подробно изучались на разных видах амфибий, в экспериментах на личиночных популяциях заданной плотности в лабораторных и отчасти в природных услових. Эксперименты помогли раскрыть разносторонний физиологический эффект (от закономерных изменений окислительного метаболизма и энергетической стоимости метаморфоза, активности тканевого роста и цитоморфологических процессов, морфофизиологических особенностей, гемопоэза, до формирования скелета и многих других физиологических, биохимических и морфологических изменений, свидетельствующих об активной реакции организма на воздействие экологических факторов) [1, 3, 6, 12, 15, 17].

Разносторонние исследования пока не позволили определить пути поступления этих продуктов и механизм их непосредственного воздействия на органы и системы организма. Это во многом связано с тем, что пока не выявлена и не изучена экспериментально природа метаболитов и их воздействие в чистом виде. Не ясно, сколько веществ участвует в одном цикле развития личинки от вылупления из икры до выхода на сушу. Не известна возможность усиления или ослабления действия метаболитов при наложении ряда не связанных с ними факторов, например, температуры, освещенности и пр. Понятно, что отсутствие этих данных приводит к поискам косвенных методов исследований. Одним из них может быть метод подбора таких тестов, механизм воздействия которых на организм животных хорошо известен. Таким, изученным по направленности действия, препаратом может являться витамин А. Установлено, что он вызывает при гипердозировании ингибицию тиреоидной функции, аномалии развития и торможение роста [28, 33].

В эксперименте при помощи воздействия различных веществ можно наблюдать не только за ходом изменения морфологических особенностей животных от стадии к стадии, но и следить за процессом формообразования на модели регенерации отдельных органов. В последнем случае эксперимент позволяет оценивать влияние выбранных веществ на пролиферативную активность, рост тканей и процессы формообразования. Разумеется, в этом случае дифференцировка клеток проходит в специфических условиях регенерационного процесса, что необходимо учитывать при общем анализе результатов [2, 32].

В настоящей работе прослеживаются особенности развития личинок остромордой лягушки в присутствии метаболитов и

тиреотропного препарата, вызывающего тератогенное действие. Определяются особенности и сроки проявления тератогенного эффекта в этих условиях и таким путем выясняется, на какой стадии развития личинок метаболиты воздействуют на тиреоидную функцию и насколько выражено это воздействие в разные периоды развития. Параллельно рассматривалось проявление эффекта метаболитов в обычных условиях постановки экспериментов — при испытании «воды скоплений» [23]. Известно, что требуется более углубленное изучение явления метаболической регуляции у водных организмов, выяснение ряда его сторон, в том числе и точек приложения метаболитов в организме, которые до сих пор остаются неясными [7, 14, 23].

Материалы и методика

Исследования проводились на личинках остромордой лягушки, развитие которых проходило в условиях лаборатории при относительно выравненной температуре воздуха и воды (19—20°). Икра бралась из кладок небольших природных водоемов пригородных участков г. Свердловска. В течение трех лет с 1980 по 1982 гг. было проведено несколько серий опытов на личинках разных стадий развития и разных сроков выхода из икры. Конкретные данные по отдельным опытам приведены в табл. 1. Большинство экспериментов было проведено на личинках, обычно отбираемых в опыты по регенерации. Для исследований брались особи 26-й стадии развития по П. В. Терентьеву [19], 42—43 — по Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой [4], 1 «а» и «в» — по Л. В. Полежаеву [11]. Икра и личинки первой недели жизни до опытов содержались в кристаллизаторах емкостью 5 л среды. Далее животных переносили в круглые стеклянные 10—20-литровые сосуды, где рассаживали из расчета 5—10 личинок на литр среды (в зависимости от требующихся условий развития — «загущенности» в первой плотности и «разреженности» — во второй).

Плотность содержания животных в экспериментах указана в табл. 1. Как правило, она не превышала 5—7 личинок на литр или 10—15 личинок на 2 литра среды. Для каждой серии экспериментов брали животных из одной кладки (той, где не было падежа и личинки были более активными). Корм — вареный одуванчик, освещенность и температурные условия во всех сериях совпадали. Различия по характеру среды между вариантами опытов сохранялись. Вариант «отстойная вода» — водопроводная вода, выдержанная не менее двух суток; вариант «вода скоплений» — среда, взятая у личинок «своей» кладки, развитие которых проходило в общих 10—20-литровых сосудах при плотности 10 животных на 1 л среды (среда в общих сосудах не менялась, а доливалась по мере испарения; смена проводилась только при помутнении среды, тогда для

Таблица 1

Особенности развития личинок остромордой лягушки в разных условиях среды и воздействия витамина А

№ опыта	Дата	Вариант опыта	День после выхода из икры	Плотность *	Стадия развития	Средний день выхода из воды	Процент		Длина тела у вышедших животных	n
							аномалии	падежа		
1	22.05 1981	ОВО	6—7	20:4	21—22	41,5±1,5 6.1	0	17,5	11,5±0,2	40
		ОВК	6—7	20:4	21—22	37,1±0,6 4,2	0	2,5	11,2±0,1	40
		ОВК	6—7	6:4	21—22	31,7±0,6 2,0	0	0	11,2±0,2	12
2	18.05 1982	ОВО	8—9	25:4	22—24	41,5±0,6 2,7	0	44,0	11,8±0,2	50
		ОВК	8—9	25:4	22—24	38,7±0,5 2,8	0	0	12,0±0,2	25
3	4.06 1980	ОВО	19	15:2	26	38,7±3,0 4,1	41,7±11,2	20,0	11,7±0,2	15
		ОВК	19	15:2	26	32,5±2,3 4,0	0	0	11,3±0,7	15
4	26.06 1981	ОВО	42	15:2	26	27,0±1,0 3,1	87,3±10,2	33,3	10,0±0,2	100
		ОВК	42	15:2	26	22,4±1,7 6,2	0	0	11,2±0,2	15
5	30.06 1980	ОВО	41	15:2	26	27,0±2,1 8,2	63,4±12,4	0	10,6±0,2	15
		ВСО	41	15:2	26	34,0±3,6 12,6	83,3±10,6	20,0	10,5±0,3	15
		ОВК	41	15:2	26	22,2±1,3 4,8	0	13,0	10,2±0,2	15
		ВСК	41	15:2	26	18,5±1,0 4,0	0	0	10,3±0,1	15
6	11.06 1982	ОВО	35	10:2	27—28	10,8±0,5 2,1	100	35,0	11,0±0,1	20
		ВСО	35	10:2	27—28	15,5±0,6 3,0	100	60,0	11,0±0,2	20
		ОВК	35	10:2	27—28	13,0±1,0 1,6	0	0	11,4±0,2	10
		ВСК	35	10:2	27—28	8,7±0,9 2,0	0	0	10,9±0,1	10

* Количество личинок на объем воды в опыте.

ОВО — отстойная вода опытного варианта, ОВК — отстойная вода контрольного варианта, ВСО — вода скоплений опытного варианта, ВСК — вода скоплений контрольного варианта.

опыта бралась среда не менее, чем 5-дневного накопления продуктов жизнедеятельности). В ходе опытов среда менялась на соответствующую своему варианту каждые пять дней (в случае падежа животного она менялась в тот же день).

Для всех вариантов опыта был использован аптечный ретинол ацетат для медицинского применения. Дозировка его соответствовала использованию ретинола пальмитата у ряда личинок бесхвостых амфибий Ниази и Саксеном [28]. Она составляла 15 ед. на 1 мл среды. Препарат распределяли на поверхности среды, тщательно встряхивали, после чего в среду помещали животных. На пятый день препарат удаляли. Обычно среду полностью сменяли. В контрольном опыте препарат не вносили, среду сменяли в те же сроки, что и в опытных вариантах.

Эксперименты по регенерации конечностей проводили по ранее описанной методике [18]. У животных ампутировали нижнюю треть конечности; при этом их наркотизировали водным раствором медицинского эфира. В опытных вариантах препарат витамина был удален на седьмой день, далее каждые 2—3 дня среду заменяли на свежую (отстойную воду и воду скоплений). Опыт был завершен на 28—30-й день после операции. Оценка регенерации проводилась однократно, в день завершения опыта, по состоянию оперированной конечности. Учитывали следующие стадии: I — эпителизация, II — образование «бластемы-холмика», III — «бластемы-конуса» и далее по стадиям развития конечности от 1 «а» до 3 «б» по Л. В. Полежаеву [11]. Оценка развития проводилась в этом эксперименте путем сравнения с неоперированной конечностью по той же шкале. В общих опытах развитие определялось по стадиям, указанным в начале описания методики. Скорость развития оценивали расчетами среднего дня выхода животных из воды (достижения 30 стадий развития по П. В. Терентьеву).

Всех животных по окончании сроков наблюдения фиксировали в жидкости Карнуа и хранили в 70° этиловом спирте. Определение роста по длине тела проводилось на живых и фиксированных животных. Оценка развития — по морфологическим признакам и выявлению аномалий. На выборочных материалах проводили гистологические обследования (парафиновые блоки, срезы с последующей окраской гематоксилином).

Поскольку опыты проводились в разные годы и были возможны колебания температур среды в зависимости от погодных условий, основные результаты сопоставлялись в пределах одного опыта — по данным его вариантов. Общая оценка давалась по всем опытам.

Результаты исследований и их обсуждение

При оценке и обсуждении результатов исследований в первую очередь необходимо было определить активность и

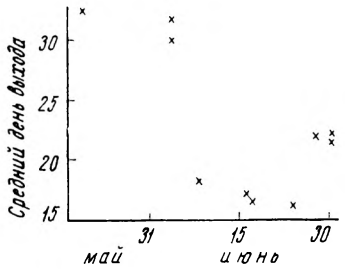


Рис. 1. Продолжительность развития личинок в зависимости от сроков постановки опытов. По контрольным вариантам в отстойной воде (1980—1982 гг.).

направленность воздействия воды скоплений на развитие личинок без внесения препарата. Контрольные варианты обоих экспериментов с водой скоплений (опыт 5 и 6) даже на относительно небольшом числе животных убедительно доказывают активность среды. При выравненных по прочим факторам условиях именно в этих вариантах отмечена акселерация развития личинок и сокращение сроков водного периода их развития. Важно, что ускорение темпов развития проходило без проявления аномалий и падежа животных. Несмотря на сокращение сроков развития почти в два раза, различий в размерах вышедших на сушу животных не отмечалось. Результаты этих опытов полностью подтверждают один из основных выводов теории метаболической регуляции: о проявлении при повышенном фоне метаболитов феномена акселерации развития [23]. Для исследований ингибиции функции щитовидной железы витаминов А в присутствии метаболитов необходимым условием было активирующее воздействие метаболитов в чистом виде на развитие животных.

Кроме того, в этих опытах представилась возможность оценить в определенной мере влияние возраста личинок на сроки выхода их на сушу. Как известно, у личинок бесхвостых амфибий сроки водного периода широко варьируют. Они связаны как с условиями развития, особенно температурой, плотностью и др., так и генетическими особенностями [5, 10, 14, 24, 30]. При формировании опытов мы отбирали личинок на 26-й или 1 «а», реже «б» стадии. Обобщение материалов только по контрольным опытам (вариантам в отстойной воде), поставленным в разные годы и разное время — мае, июне, июле — выявило заметные различия в продолжительности развития личнок от 26-й до 30-й стадии. При этом плотность животных во всех опытах не изменялась. Она составляла 19—15 личинок на 2 литра воды. Средние сроки выхода личинок из воды в отдельных опытах отличались в 2—2,5 раза (рис. 1). Закономерно, что рано развившиеся до 26-й стадии личинки с коротким периодом преметаморфоза имели, соответственно, наиболее растянутый период прометаморфоза (до 35 дней). Заторможенные до июня на 26-й стадии личинки проходили прометаморфоз ускоренно (17—18 дней). Сильно заторможенные (до середины июня) личинки также при пересадке в оптимальную по плотности среду имели некоторую заторможенность темпов развития.

Сроки развития личинок, взятых в опыт на одной и той же стадии в разные годы, практически совпали. На рис. 1 точки по 1980 и 1981 годам ложатся очень близко друг к другу (4 июня), а 1980 и 1982 года — совпадают (30 июня). Не исключено, что совпадение случайно, однако общая тенденция к сокращению сроков преметаморфоза достаточно убедительно подтверждается данными, полученными в разные годы. Эти данные позволяют считать, что в основе изменчивости продолжительности личиночного развития лежат не столько генетические различия в скорости роста и развития, сколько эколого-физиологические особенности и условия обитания животных. Погрешности в определении 26-й стадии при отборе животных исключались (контроль по определению стадии 1 «а» — «лопаточки» конечности был вполне четким), следовательно, в опыты отбирались личинки одной стадии, но разного календарного возраста. Задержка развития обнаруживалась только в сосудах с повышенной плотностью, как проявление ингибирующего развития действия метаболитов [23]. Заторможенность в преметаморфозе как бы компенсировалась ускорением развития в прометаморфозе, периоде постепенного возрастания тиреоидной активности [8, 26]. Можно полагать, что на проявлении этой активности отражаются особенности метаболической регуляции и группового воздействия в целом в предшествующий период развития.

В основных вариантах опытов можно проследить некоторые особенности метаболической и, отчасти, гормональной регуляции развития личинок (см. табл. 1). Они показывают, что на личинок самых ранних стадий развития — прометаморфоза влияние витамина А сведено к минимуму. Практически все животные доходят до метаморфоза без видимых аномалий развития. Тем не менее и у них обнаруживается удлинение сроков развития личинок и в основном в период прометаморфоза. Следовательно, воздействие препарата было воспринято тканями уже в период, практически нечувствительный к действию тиреоидного гормона при его крайне низкой продукции и содержании в организме [25]. Ранняя ингибиция функции тиреоида заметно не отразилась на развитии и росте. Дошедшие до метаморфоза животные были пропорционально развиты: по размерам тела (измерения без хвоста) и его частей не отличались от контрольных, не обработанных витамином. Опытные животные на 4—5-й день успешно завершили метаморфоз при равном с контрольными весе тела и промерах. За время метаморфоза у животных опытной группы вес тела снизился от исходного (30-я стадия, 1 день) на 24,8 %, у контрольных — на 26,4 %. Из этого можно полагать, что в обеих группах энергетическая стоимость метаморфоза была равнозначна. Воздействие витамина А на личинок ранних стадий развития (21—24-я) вызвало некоторое удлинение сроков развития, но

не отразилось существенно на морфогенетических и обменных процессах их организма.

В период появления зачатков конечностей и начала их интенсивного формирования чувствительность личинок к витамину А резко повышена. Экспозиция препарата на 26-й стадии или 1 «а» в течение 4—5 дней — во время формирования костных частей конечности вызывает появление характерных аномалий развития. К ним относятся пороки развития осевого скелета, уродства конечностей, отсутствие или уродливое развитие пальцев и др. Чаще всего аномалии были на передних конечностях. У многих животных на первых стадиях поражения отмечалось искривление позвоночника и особенно в области корня хвоста (рис. 2). Аномалии, несовместимые с физиологическими процессами, приводят к гибели личинок на 28—29-й стадиях. Сроки личиночного развития у животных опытных вариантов достоверно удлинены. Несмотря на это не отмечается заметных изменений в темпе роста животных. Вышедшие из опытных групп животные по размеру существенно не отличаются от контрольных.

Более выражены проявления ингибирующего действия препарата на развитие личинок в вариантах с водой скопления. Потенциальная способность к ускорению развития в этой среде, как это отмечалось у животных контрольных вариантов, в данном случае только усугубляет воздействие ингибирующего фактора. Результаты пятого опыта убедительно показывают замедление развития личинок опытного варианта в воде скоплений и увеличение числа аномалий. Эти различия проявляются не только в варианте контроля с водой скопления (тут они особенно выражены), но и в контрольном и даже опытном варианте экспериментов без метаболитов. Создается впечатление о суммировании ингибирующего эффекта, совпадении точек приложения метаболитов и витамина А. Подтверждающие материалы были получены на личинках более поздних стадий развития (27—28-й) в период морфофизиологических преобразований сформированного скелета и органов. Чувствительность личинок к препарату в это время заметно повышается. Увеличивается число павших животных. В конце, на 28—29-й стадиях гибнут в основном сильно недоразвитые животные (мелкие). Почти у всех личинок заметны аномалии, деформации, четкие патологические изменения. Они отличны от изменений предшествующего периода развития. На поздних стадиях развития резко выражены нарушения осмотического порядка — у животных переполнены жидкостью все лимфатические пространства под кожей: подчелюстное, грудное (у личинки появляется как бы «воротник», налитый жидкостью, резко изменяющий облик животного — рис. 3), брюшное, бедренное. Однако на росте животных ингибиция тиреоидной функции не отражается. По линейным размерам опытные жи-

Рис. 2. Искривление хвоста у личинки, обработанной ретинол-ацетатом на 26-й стадии развития в отстойной воде.

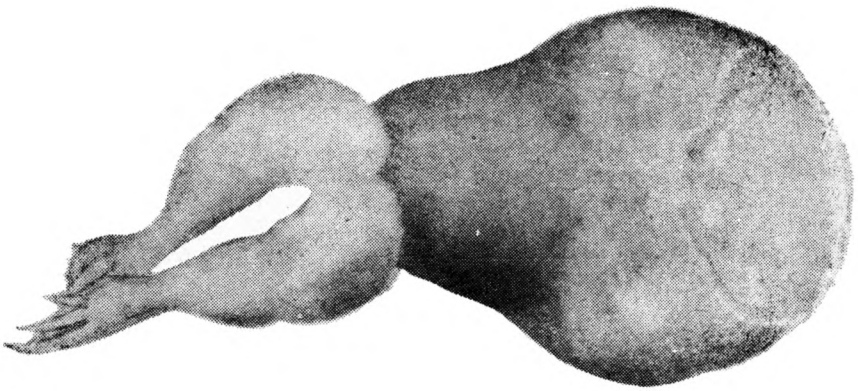


Рис. 3. Отечность личинки, обработанной ретинол-ацетатом на 28-й стадии развития в воде скоплений.

Таблица 2

Регенерация конечности у личинок остромордой лягушки в присутствии витамина А в разных средах, %

Вариант опыта	Стадии развития оперированной конечности				Стадии развития неоперированной конечности		
	I—III	I а—с	II а—в	III а—в	I а—с	II а—в	III а—в
			Опыт 1 от 9.07.80				
ВСО	42,8	50,0	7,1	0	28,6	64,3	7,1
ОВО	50,0	50,0	0	0	28,6	71,4	0
ОВК	0	7,1	42,8	50,0	0	14,2	85,8
			Опыт 2 от 11.07.80				
ВСО	73,3	21,4*	6,7	0	26,7*	60,0	13,3
ОВО	86,7	13,3*	0	0	40,0*	60,0	0
ОВК	0	6,3	37,5	56,2	0	0	100,0
			Обобщенные данные по двум опытам				
ВСО	58,6	34,5	6,9	0	27,6	62,1	10,3
ОВО	60,0	31,0	0	0	34,5	65,6	0
ОВК	0	6,7	40,0	53,3	0	6,7	93,3

Примечание: опыты окончены на 28—30-й день после операции. В ходе опытов смена среды проводилась через каждые 2—3 дня. Обозначения: ВСО, ОВО, ОВК те же, что и в табл. 1. Выжило личинок: в первом опыте в каждом варианте по 14, во втором — по 15.

* — достоверность отличий между вариантами опыта.

вотные не отличались от контрольных. Но жизнеспособность всех опытных животных этой серии крайне низкая. Они гибли при выходе на сушу и в ходе метаморфоза.

Сроки развития личинок шестого опыта короче чем пятого, поскольку были отобраны более поздние стадии. Из-за небольшого числа животных, дошедших до 30-й стадии (личинок с сильными поражениями из опыта изымали на 28—29-й стадии и консервировали для последующих исследований), ингибиция развития и растянутость сроков водного периода была особенно выражена между вариантами опыта и контроля в воде скоплений. Следовательно, и в этом опыте проявляется действие метаболитов в усилении ингибирующего влияния витамина А на тиреоидную функцию.

Некоторые особенности реакции тканей и организма в целом на условия развития обнаружены и на модели регенерации конечности (табл. 2). Общее ингибирующее действие препарата наглядно проявилось и в этом эксперименте. По развитию неоперированной конечности видно, что в контрольных группах к дню окончания опыта практически все животные достигли 29-й (III «а» и «б») стадии готовности к выходу из воды, тогда как в опытных группах они не подошли к стадии III. Между опытными вариантами различия не велики. Однако реакция на

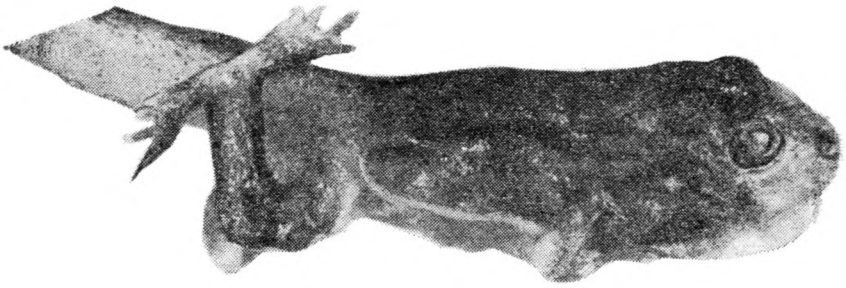


Рис. 4. Атипичная регенерация конечности у личинки, обработанной сразу после операции ретинол-ацетатом в воде скоплений. Видно развитие двух конечностей на культе бедра.

витамин А имеет особенности, которые видны и по материалам регенерации.

Ингибирующий эффект витамина А на регенерационный процесс выражен четко. В обоих опытах половина контрольных животных имели полностью восстановленную конечность, которая в развитии достигала стадии III, как и не оперированная. Различия между ними были только по размерам отдельных частей конечности и общей ее длине (оперированная конечность всегда короче). В обоих опытных вариантах (независимо от состава среды) третьей стадии не было обнаружено ни у одного животного. Состояние регенератов в бластеме и в формировании хрящевых элементов скелета явно затянуто (до месяца после операции). Вторая стадия отмечена только у единичных особей и только в варианте «вода скоплений». В отстойной воде у опытных животных регенерация заторможена сильнее, чем в воде скопления. Хотя различия выражены не четко, они отмечены в обоих опытах. Кроме того, различия между вариантами опытов состояли в частоте атипичной регенерации. Известно, что под воздействием витамина А характерно развитие такой атипичности, как двупалость (образование на одной культе двух конечностей) [28]. В наших исследованиях редубликация конечности на одной культе у опытных личинок в воде скопления отмечена в четырех случаях, в отстойной воде — у одной личинки (т.е. 13,8 и 3,4 % соответственно). Рост отмечен только у ампутированных частей. Один из атипичных регенератов показан на рис. 4, где видно удвоение голени и стопы.

В дополнение к общему воздействию метаболиты должны обладать местным воздействием. Они являются активаторами регенерации [21], пролиферативных и формообразовательных процессов при восстановлении конечности [18].

Рассматривая механизм воздействия метаболитов на организм в целом, можно, как нам представляется, объяснить отмеченные явления ускорения последующего развития в пе-

риод прометаморфоза при задержке на ранних стадиях преметаморфоза. Ингибиция роста и развития личинок связана в эксперименте с повышенной плотностью личинок в аквариумах, а, следовательно, и повышенным фоном метаболитов. Она сопутствует своеобразным изменениям физиологических биохимических процессов: повышению окислительного метаболизма, митотической активности клеток, активации эритропоэза и пр. [3, 6, 16]. В этот период происходят изменения чувствительности тканей к тиреоидному гормону.

Укорение развития на прометаморфозе при удлинении сроков преметаморфоза надо связывать и с особенностью функциональной активности самой железы у животных разного календарного возраста. Ведь гипофизарно-тиреоидная ось в преметаморфозе функционирует автономно [26], о чем в настоящих исследованиях свидетельствуют и данные по растянутости развития при использовании ингибитора тиреоидной функции на ранних стадиях развития. Изменения тканевые и органные (самой железы) у животных более старшего возраста, но одной стадии, при определенных условиях (оптимальная плотность и действие метаболитов как активаторов) вызывает ускорение развития. Эта схема в определенной мере подтверждается данными о большей уязвимости организма при воздействии специфического ингибитора тиреоидной функции — витамина А совместно с метаболитами.

Полученные материалы и их анализ позволяют считать, что основным путем воздействия метаболитов — их точкой приложения в организме — является система тиреоидной регуляции и, видимо, на тканевом уровне (что вытекает из данных по регенерации).

Вопрос о влиянии внутрипопуляционных воздействий на рост и развитие животного в настоящее время представляется одним из наиболее интересных [7]. В данных экспериментах удалось установить влияние на темпы роста, развития и формообразовательные процессы остромордой лягушки экологических особенностей существования, а именно: внутрипопуляционных условий взаимодействия организмов и метаболитов. Генетические различия между отдельными особями и кладками по этим параметрам не были достаточно выражены.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост.— Экология, 1971, № 6, с. 12—14.

2. Воронцова М. А. Регенерация органов у животных. М.: Советская наука, 1949. 269 с.

3. Гатиятуллина Э. З. Влияние плотности экспериментальных популяций и температуры на митотическую активность и размеры клеток эпителия роговицы у амфибий.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 92—111.

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

5. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.).— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск. 1979, с. 49—61.

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

7. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976.

8. Мицкевич М. С. Гормональные регуляции в онтогенезе животных. М.: Наука, 1978. 222 с.

9. Пикулик М. М. О влиянии условий существования личинок амфибий на их рост, развитие и генетический состав сеголеток.— Докл. АН СССР, 1976, т. 228, вып. 3, с. 756—759.

10. Пикулик М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок амфибий в природе.— В сб.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 169—170.

11. Полежаев Л. В. Утрата и восстановление регенерационной способности органов и тканей животных. М.: Наука, 1968. 323 с.

12. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 13—32.

13. Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Наука, 1964, с. 263—276.

14. Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптации популяций.— Ж. общ. биологии, 1981, т. 62, № 2, с. 181—192.

15. Сюзюмова Л. М. Влияние экологических факторов на устойчивость личинок амфибий к ядам.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 57—71.

16. Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И. Особенности эритропоэза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития.— Там же, с. 32—47.

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

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

19. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950. 345 с.

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

21. Шварц С. С., Пястолова О. А. Влияние метаболитов головастиков на скорость регенерации.— Докл. АН СССР, 1970, т. 195, № 5, с. 1207—1210.

22. Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972, № 6, с. 882—835.

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

24. Щупак Е. Л. Анализ изменчивости скорости роста и развития личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. в экспериментальных условиях.— В сб.: Вопросы внутрипопуляционной изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 3—19.

25. Etkin W., Gona A. Antagonism between prolactin and thyroid hormon in amphibian development.— Y. exptl. zool., 1967, v. 165, p. 249—258.
26. Etkin W. Hormonal control of amphibian metamorphosis.— In: Metamorphosis: A Problem in Developmental Biologi. W. Etkin, L. Gilbert (eds). N. Y. Med. Corp., 1968, p. 313—348.
27. Gromko N. N., Mason F. S., Smith-Gill S. I. Analysis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpole.— Y. exp. zool., 1973, v. 186, p. 63—72.
28. Niazi I. A., Saxena S. The influence of excess vitamin A on the growth of frog tadpoles with particular of thyroid gland.— Rev. Canad. Biol., 1972, v. 31, p. 89—96.
29. Niazi I. A., Saxena S. Abnormal Hind limb regeneration in tadpoles of the toad, *Bufo andersoni* exposid to excess vitamin A.— Folia boil., 1978, v. 26, N 11, p. 3—8.
30. Wilbur H. M. Density — dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*.— Ecology, 1977, v. 58, N 4, p. 196—200.
31. Wilbur H. M., Collins S. P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Ecology, 1973, v. 53, N 2, p. 1305—1315.
32. Winick M. I. The relationship of growth and diferentiation in the developing embryo.— Y. Pediator., 1961, v. 58, N 4, p. 519—522.
33. Cohlan S. Q. Excessive intake of vitamin A as a cause of congenetial anomalies in the rat.— Science, 1953, v. 117, p. 535—536.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

Е. А. БУГАЕВА

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ НЕКОТОРЫХ ХИМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Для прогнозирования эволюционных последствий конкретных форм человеческой деятельности необходима детальная оценка роли различных факторов в определении скорости внутрипопуляционных дифференцировок [2].

В настоящее время стало очевидным, что земноводные, как примитивные наземные позвоночные, сильно зависят от абиотических факторов и поэтому остро реагируют на загрязнения окружающей среды [1].

Изучение влияния химических веществ различными исследователями проводилось в основном с целью определения токсичных доз и реакции организмов на это вещество. Объектом исследования, как правило, служили рыбы и лабораторные животные (крысы, мыши, реже — лягушки). Влиянию химических веществ на личинок амфибий посвящено очень мало работ.

В последние годы все чаще высказывается мысль о том, что именно личинки амфибий могут быть использованы, как биоиндикаторы загрязнения среды, благодаря их высокой чувствительности к неблагоприятным факторам и способности накапливать в организме вредные химические вещества, во много раз превышающие их содержание в окружающей среде [3, 6, 10, 11]. Экспериментальные исследования по изучению поведения объекта в условиях антропогенного ландшафта остаются на текущий момент единственным средством, позволяющим прогнозировать настоящее и будущее популяций.

Основная цель работы — изучение влияния антропогенных загрязнений на рост, развитие, выживаемость личинок, размеры ядер, цитоплазмы и их соотношение в клетках печени сеголеток остромордой лягушки.

Полученные данные позволяют в ряде случаев сопоставлять экспериментальный и природный материал, прогнозировать изменения в организме после появления в среде загрязняющих факторов, использовать материалы для мониторинга.

Материал и методика

Для определения степени влияния различных химических веществ на рост, развитие и выживаемость личинок были подобраны химические соединения, являющиеся наиболее распространенными агентами промышленных загрязнений воды в бытовых и сточных промышленных водах. При подборе этих соединений учитывали их стойкость в растворах. Исходя из этого, были выбраны фенол, сульфат меди, сульфат натрия и хлорид натрия. Поскольку фенол быстро улетучивается, а сульфат меди выпадает в осадок, взаимодействуя с солями воды, эксперимент разделили на две части. Растворы фенола и медного купороса меняли один раз в две недели, растворы солей натрия не меняли на протяжении всего опыта. По этой причине в эксперименте было два контроля, в одном из них воду меняли один раз в две недели.

При установочном эксперименте были подобраны следующие концентрации веществ: фенол ($5 \cdot 10^{-6}$, 10^{-5}, $5 \cdot 10^{-5}$ М), сульфат меди (10^{-8}, 10^{-7}, 10^{-6}), хлорид натрия (10^{-2}, $5 \cdot 10^{-2}$, $7{,}5 \cdot 10^{-2}$ М), сульфат натрия ($5 \cdot 10^{-3}$, $2 \cdot 10^{-2}$, $5 \cdot 10^{-2}$ М).

Во всех опытах поддерживали постоянную плотность (1 личинка на литр воды). Использовали трехлитровые сосуды в десятикратной повторности. Общее число личинок в каждом варианте при закладке опытов составляло 30 особей. По мере гибели личинок соответственно уменьшали общий объем воды и этим обеспечивали постоянство объема в расчете на личинку. Кладку остромордой лягушки взяли из «чистого» природного водоема. Эмбриональное развитие проходило в кристаллизаторе с чистой отстоянной в течение двух суток водопроводной водой. Личинок использовали в опыте через три дня после выклева из икры.

В процессе работы была использована методика содержания личинок бесхвостых амфибий [12].

Головастиков кормили вареными листьями одуванчиков. Корм давали в избытке и добавляли по мере съедания животными. Колебания температуры воды в процессе опыта составили 18—22°С. С наступлением 29-й стадии развития (по классификации Терентьева [9]), животных отсаживали в кристаллизаторы с отстоянной водопроводной водой (уровень воды 1 — 1,5 см). Воду ежедневно меняли. С начала эксперимента учитывали каждый день число погибших животных. Измерение личинок проводили раз в неделю по 20 особей из каждого варианта опыта. Животных, достигших 31-й стадии развития измеряли, взвешивали, умерщвляли декапитацией, вскрывали, определяли вес печени. Препараты печени готовили по методике Ромейса [7]. На чистое обезжиренное стекло наносили отпечатки печени и фиксировали в течение пяти минут в метаноле, окрашивание проводили по Романовскому. По 100 клеток

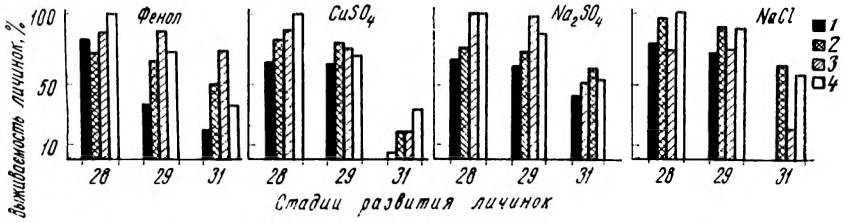


Рис. 1. Выживаемость личинок в период метаморфоза:

1 — в растворах высоких концентраций (фенол $5 \cdot 10^{-5}$ М, сульфат меди 10^{-6} М, сульфат натрия $5 \cdot 10^{-2}$ М, хлорид натрия $7{,}5 \cdot 10^{-2}$ М); *2* — в растворах средней концентрации (фенол 10^{-5} М, сульфат меди 10^{-7} М, сульфат натрия $2 \cdot 10^{-2}$, хлорид натрия $5 \cdot 10^{-2}$ М); *3* — в растворах слабых концентраций (фенол $5 \cdot 10^{-6}$ М, сульфат меди 10^{-8} М, сульфат натрия $5 \cdot 10^{-3}$ М, хлорид натрия 10^{-2} М); *4* — контроль по фенолу, меди и солям натрия.

с каждого препарата зарисовывали, измеряли площадь цитоплазмы и ядра. Данные по размерам гепацитов, ядер и цитоядерному соотношению рассматривали с учетом индекса печени.

Выживаемость личинок

До 28-й стадии развития в контроле выживало 100 % личинок (рис. 1). К моменту появления передних конечностей в контроле по фенолу выживаемость составила 70 %, а в контроле по солям натрия 85 %. За время резорбции хвоста (до 31-й стадии развития) погибало еще 35—30 % животных.

В растворах сульфата натрия и сульфата меди выживаемость до 28-й стадии находится в обратной зависимости от концентрации раствора (см. рис. 1). Такой закономерности не наблюдается в группе животных из растворов фенола и хлорида натрия. При более слабой концентрации хлористого натрия (10^{-2}М) погибло 25 % личинок, а при средней концентрации ($5 \cdot 10^{-2}$ М) — 5 %. В растворах фенола (10^{-5} М) погибло 30 %, а в ($5 \cdot 10^{-5}$ М) — 18 %.

Снижения численности животных с 28-й по 29-ю стадию развития в растворах почти не происходило. К 31-й стадии (за время резорбции хвоста) смертность увеличилась. В период метаморфического климакса полностью погибли животные из раствора хлористого натрия ($7{,}5 \cdot 10^{-2}$ М) — 72 % от общего числа особей в опыте, и выжило только 5 % от 65 % из раствора сульфата меди (10^{-6} М). В растворах химических веществ до 31-й стадии выживаемость была тем выше, чем ниже концентрация раствора, в котором развивались личинки. В ряде случаев на контроле животных погибло больше, чем в опыте.

Из литературы уже известно, что период метаморфического климакса является одним из наиболее чувствительных в он-

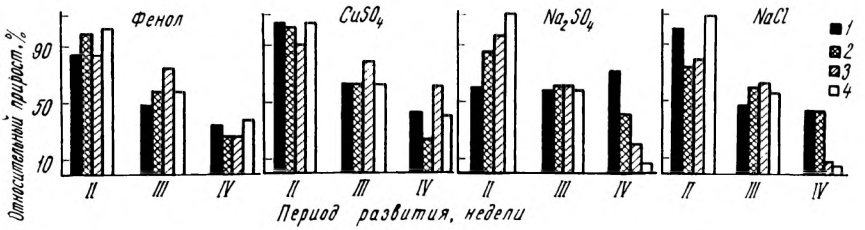


Рис. 2. Относительный прирост веса тела личинок в растворах:
1 — высоких концентраций, *2* — средних концентраций, *3* — слабых концентраций, *4* — в контрольных растворах.

тогенезе амфибий. Наши данные подтверждают это. Кроме того, полученные результаты указывают на то, что в ряде случаев химические вещества способствуют выживаемости личинок. Возможно, это связано с усилением защитных свойств организма [4].

Относительный прирост веса тела личинок

Из общей теории метаморфоза известно, что время от вылупления головастиков до появления дифференцированных задних конечностей (29-я стадия) — это период преметаморфоза, который характеризуется ускоренным ростом особей и незначительным изменением в развитии [15]. Относительный прирост веса тела вычисляли по формуле:

$$P = \frac{P_2 - P_1}{1/2\,(P_1 + P_2)},$$

где P_1 — вес тела животного в начале периода; P_2 — вес тела животного в конце периода [13].

За вторую неделю личиночного развития относительный прирост контрольных животных составил 100—110 % (рис. 2). За четвертую неделю (перед достижением 29-й стадии) в контроле по солям натрия этот показатель составил 10 %, а в контроле по фенолу 30 %. Относительный прирост животных в растворах солей натрия перед метаморфозом был выше, чем в контроле и находился в прямой зависимости от концентрации раствора. Например, прирост особей в растворе сульфата натрия ($5 \cdot 10^{-2}$ М) составил 70 %, что превысило этот показатель (55 %) во вторую неделю развития. У личинок из растворов хлористого натрия ($7{,}5 \cdot 10^{-2}$ М) относительный прирост составил 45 %, что также превышает контрольные значения (10 %).

Под влиянием химических веществ (при средних концентрациях растворов) наблюдается выравнивание относительного прироста на протяжении всего периода личиночного развития до метаморфоза. Скорость роста личинок (рис. 3) в контроле замедляется перед метаморфозом. В растворах сульфата нат-

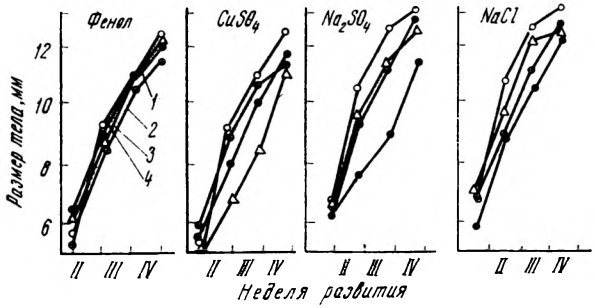


Рис. 3. Скорость роста личинок в растворах:
1 — сильных концентраций, *2* — средних концентраций, *3* — слабых концентраций, *4* — в контрольных.

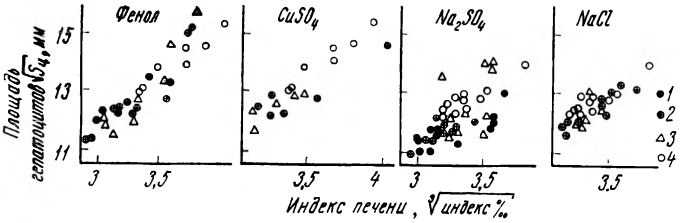


Рис. 4. Площадь гепатоцитов относительно к индексу печени в растворах:
1 — сильных концентраций, *2* — средних концентраций, *3* — слабых концентраций, *4* — в контрольных.

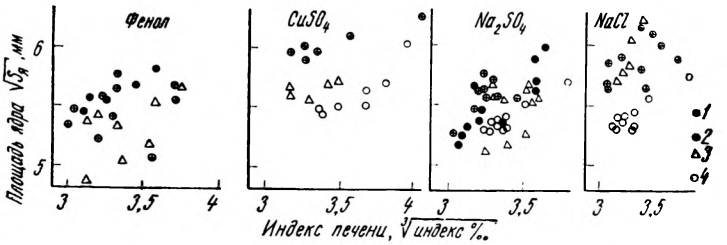


Рис. 5. Размеры ядер гепатоцитов относительно к индексу печени.
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

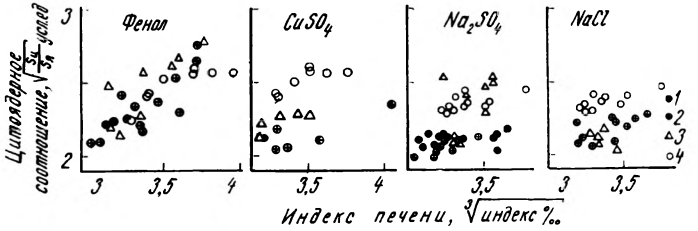


Рис. 6. Цитоядерное соотношение гепатоцитов относительно индекса печени.
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

рия ($2 \cdot 10^{-2}$ М, $5 \cdot 10^{-2}$ М), хлористого натрия ($5 \cdot 10^{-2}$ М, $7{,}5 \cdot 10^{-2}$ М), сульфата меди (10^{-7} М, 10^{-6} М) замедления роста не происходит, и в ряде случаев животные из растворов более сильных концентраций перед метаморфозом имеют большие размеры, чем особи из растворов более слабых концентраций. При этом интенсивно растут как мелкие, так и крупные личинки.

Таким образом, под влиянием химических веществ у этих личинок выравнивается относительный прирост, а у контрольных животных к моменту появления передних конечностей высокий относительный прирост (100 %) снижается почти в десять раз. За неделю до 29-й стадии развития крупные личинки контроля останавливаются в росте, а животные, находящиеся под влиянием химических веществ, продолжают расти до метаморфического климакса.

Скорость развития

Все личинки в контроле достигали 29-й стадии за 7—8 дней. В опыте основная масса животных метаморфизировала в эти же сроки, но одиночные особи продолжали развиваться (тем дольше, чем выше была концентрация вещества).

Относительный размер печени

Экспериментальные работы свидетельствуют о том, что вес печени изменяется преимущественно за счет накопления питательных веществ или расходования углеводов и жиров [14, 17]. Высокий индекс печени, как правило, принимают за показатель благоприятных условий для организмов, что не всегда правомерно. Известно, что в печени могут накапливаться вредные для организма вещества, а это также сопровождается изменением ее размеров. Например, С. С. Шварц [11] установил, что медь способствует увеличению индекса печени, а никель — снижению.

В результате проведенного нами эксперимента установлено, что при отравлении сульфатом меди (10^{-7}) индекс печени на 18,3 % больше, чем у контрольных особей, а при более сильных концентрациях ниже контроля. Относительный вес печени животных из раствора фенола ($5 \cdot 10^{-5}$ М) на 32 % выше контроля.

Результаты цитологического анализа показывают, что размер гепатоцитов увеличивается с увеличением индекса печени и это вполне закономерно, чем больше питательных веществ, тем больше клетка. Из рис. 4 следует, что клетки печени контрольных животных крупнее гепатоцитов из растворов сульфата натрия и сульфата меди при одних и тех же индексах. У животных из растворов фенола и хлористого натрия гепатоциты фак-

тически не отличаются от контроля. Клетки сеголеток из слабого раствора сульфата натрия при одном и том же индексе печени ($3{,}5^3$) имеют размеры от 11,5 до 14, а в контроле от 12,5 до 13 условных единиц.

Размеры ядер у контрольных животных меньше, чем у особей из растворов (рис. 5). Чем выше концентрация раствора, в котором развивались личинки, тем больше ядра и меньше диапазон изменчивости. Во всех вариантах с увеличением индекса печени размеры ядер увеличиваются.

Цитоядерное соотношение в меньшей степени зависит от индекса печени. Размеры ядер во всех случаях увеличиваются соответственно увеличению размеров клетки. У контрольных животных цитоядерное соотношение выше, чем у сеголеток из растворов. Высокая изменчивость его отмечается при влиянии слабых растворов фенола и сульфата натрия (рис. 6).

Выводы

Под влиянием химических веществ:

1. Увеличивается смертность в период личиночного развития. В ряде случаев химические вещества способствуют выживаемости личинок.

2. Выравнивается относительный прирост размеров тела за время развития. У контрольных животных высокий относительный прирост в начале развития снижается почти в десять раз в конце.

3. Период личиночного развития удлиняется. Чем выше концентрация химического вещества, тем дольше период развития.

4. Размеры гепатоцитов и цитоядерное соотношение уменьшается, а размер ядер увеличивается. Существует прямая зависимость размеров ядер и цитоядерного соотношения от концентрации раствора в период личиночного развития.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банников А. Г. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся и их охрана.— Природа, 1977, № 12, с. 99—102.

2. Большаков В. Н., Смирнов Н. Г. Роль некоторых антропогенных факторов в увеличении темпов микроэволюции.— В кн.: Эволюционная теория и проблема «Человек — природа». Тарту, 1978, с. 36—41.

3. Дастюг Г., Сукиер Ж. Личинки амфибий как биологические реагенты. М.: ИЛ, 1949. 160 с.

4. Микроэлементы в биосфере и применение их в сельском хозяйстве и медицине /Ермакова М. В., Левицкая Н. Г., Гамова Л. Г. и др. Улан-Удэ, 1971, с. 460—465.

5. Петров В. С., Шарыгин С. А. О возможности использования амфибий и рептилий для индикации загрязнения окружающей среды.— В сб.: Наземные и водные экосистемы. Горький: ГГУ, 1981, с. 41—49.

6. Пястолова О. А., Бугаева Е. А., Большаков В. Н. Личинки амфибий как биоиндикаторы загрязнения среды.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 112.

7. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: ИЛ, 1953. 718 с.
8. Тарасенко С. Н. Гематологические аспекты адаптации озерной лягушки к экстремальным условиям промышленного загрязнения среды.— В кн.: Вопросы герпетологии Л., 1981, с. 129—130.
9. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950, с. 59—65.
10. Ушаков В. А. Влияние крупных водохранилищ на батрахо- и герпетофауну.— В кн.: Вопросы герпетологии, вып. 4. Л.: Наука, 1977, с. 209—211.
11. Шварц С. С. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля.— Труды Биогеохимической лаборатории АН СССР, 1954, т. 10, с. 76—81.
12. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок амфибий.— Экология, 1970, № 1, с. 77—82.
13. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В сб.: Рост животных. М.; Л.: Госуд. изд-во биологической и медицинской литературы, 1935, с. 41—49.
14. Ackerman J. The animal rhythm of the fathy metamorphosis of the liver in the fray *Rana esculenta.*— Bull. Int. d. l'and. polonaise, 1949, v. 11, p. 1—3.
15. Etkin W. Metamorphosis.— In: Physiology of the Amphibia. A. Moore ed. N.Y.: Acad. Press, 1964, p. 427—469.
16. Fabry P., Hruza Z. Studies on the adaptation of metabolism.— Physiol. Bohemoslov., 1956, v. 5, p. 456—461.
17. Hruza Z., Fabry P. Studies in the adaptation of metabolism. Adaptation of protein metabolism — under varying conditions of nutrition.— Physiol. Bohemoslov., 1955, v. 4, p. 62—65.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

А. Р. КАРАГЕЗЯН

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ И ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ И КУСТАРНИКОВОЙ ПОЛЕВКИ В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОГО СОДЕРЖАНИЯ МОЛИБДЕНА В АНКАВАНЕ

Большой интерес представляет изучение обитателей биогеохимических провинций. Механизмы сохранения популяции в условиях повышенного содержания биологически активных микроэлементов в среде изучены крайне недостаточно. Обитатели провинций, по литературным данным, или приобретают адаптивные изменения, или поражаются эндемичными заболеваниями [1, 5, 6, 9, 10].

Известно, что при повышенном поступлении молибдена в организм у млекопитающих нарушается пуриновый обмен [4, 16, 17, 18]. То же наблюдается у людей и сельскохозяйственных животных в условиях Анкаванской биогеохимической провинции [8, 9, 14].

Исследования этих вопросов в экологическом плане имеют важное теоретическое значение. Они позволяют раскрывать пути микроэволюционных изменений при освоении животными биогеоценозов, новые моменты приспособлений организмов к избыточному содержанию в среде микроэлементов.

Мышевидные грызуны — очень удобный объект для таких исследований, поскольку эти млекопитающие обладают высокой плотностью заселения, быстро размножаются и легко отлавливаются. Кустарниковая полевка и лесная мышь, населяющие исследуемые участки, представляют определенный интерес при изучении их экологических особенностей, так как эти виды заселяют разные экологические ниши, являясь типичными зеленоядными и семеноядными.

Материал и методика

За период 1980 и 1981 гг. было установлено более 8 тыс. ловушек и отловлено 505 лесных мышей и 513 кустарниковых полевок. Материал собирался на двух участках 950×180 м, один из

которых находится на территории указанной провинции, второй (контрольный) — в 10 км от границы провинции. Участки представляют собой северо-восточные склоны ущелий, покрытые широколиственным лесом с хорошо развитым подлеском и травянистым покровом. Находятся они на высоте 2100—2300 м над уровнем моря. Верхняя граница участков — горный хребет. Противоположные юго-западные склоны безлесые, с бедным травянистым покровом. Участки разделяют две горные речки шириной 3 и 7 м. Грызуны отлавливались ловушками Герро. Ловушки устанавливались на 3 суток по 100 штук на каждом участке линейно через каждые 5 м. Приманкой служил кусочек поролона, пропитанный растительным маслом.

Возраст животных определялся комплексным путем на основе данных о длине и весе тела, развитии генеративных органов, весе тимуса. Для изучения возрастной структуры и размножения были выделены группы размножающихся животных, молодых и взрослых неразмножающихся. Размножающимися считались беременные и кормящие самки, а также самки с влагалищной пробкой. Беременность определялась по наличию желтых тел в яичниках и эмбрионов. Состояние половой активности самцов определялось по внешнему виду придатков семенника, размеру и тургору семенных пузырьков, размеру и тургору семенника. В группу молодых у обоих видов выделялись животные с весом тела не более 12—14 г, с весом тимуса не менее 15 мг при условии, что у самцов вес семенника не превышал 80—100 мг и у самок не перфорировано влагалище.

Представленный в данной статье материал собирался с июня по сентябрь в 1980 г. и с мая по октябрь в 1981 г.

Кустарниковая полевка обоих участков имела идентичный хромосомный набор ($2n=54$, $NF=60$). Эти данные нам были любезно предоставлены в 1980 г. группой М. И. Баскевич из Ин-та эволюционной морфологии и экологии животных, за что выражаем нашим коллегам глубокую благодарность. Кариотипическая форма обнаруженной нами кустарниковой полевки относится к лесной форме и прослеживается на Большом и Малом Кавказе до высоты 2000 м над уровнем моря.

Результаты исследований и их обсуждение

Показателем функционального состояния популяции является возрастная структура. Она отражает интенсивность размножения. На основе данных о возрастной структуре и размножении можно говорить о выживаемости молодняка. У исследуемых видов отмечена сезонная и хронографическая изменчивость возрастной структуры.

Динамика возрастной структуры кустарниковой полевки (рис. 1). Молодые особи появляются в отловах в начале июня и их процент закономерно нарастает осенью в годы исследова-

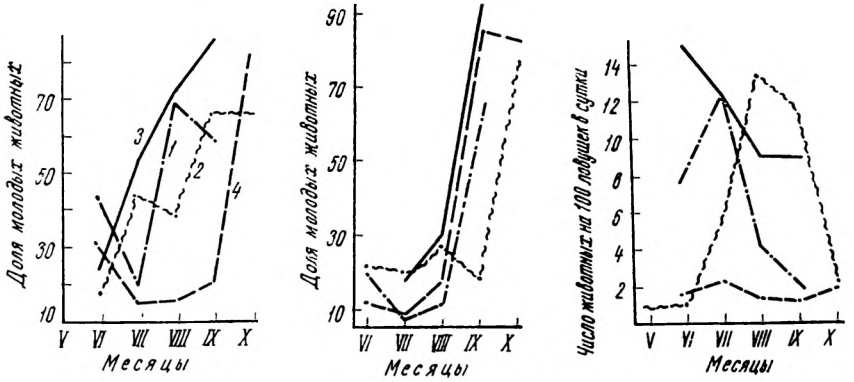


Рис. 1. Доля молодых животных в популяциях кустарниковой полевки.
1 — 1980 г. опытный участок, *2* — 1981 г. то же, *3* — 1980 г. контрольный участок, *4* — 1981 г. то же.

Рис. 2. Доля молодых животных в популяциях лесной мыши (объяснения в тексте).
Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 3. Динамика относительной численности кустарниковой полевки (объяснения в тексте).
Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

ний (в августе 1980 г. и в сентябре 1981 г. на опытном участке, в августе и октябре — на контрольном). Причем процент молодых животных относительно высокий, особенно на контрольном участке в 1980 г. Число половозрелых полевок на опытном участке до сентября 1980 г. было выше, чем на контрольном. На следующий год различия между участками выразились еще больше. Однако в силу небольшой численности контрольной популяции в 1981 г. достоверность этих различий невысокая.

Динамика возрастной структуры лесной мыши (рис. 2). Молодые особи в популяциях лесной мыши появляются в первой половине июня. Осенью их процент резко возрастает. Резкое увеличение доли молодых в сентябре или октябре говорит об относительно ранней или поздней консервации размножения. Так, популяцию лесной мыши в сентябре 1981 г. на контрольном участке (К) составляли на 88 % молодые особи против 19 % в предыдущем месяце.

На участке, обогащенном молибденом (Мо), популяция лесной мыши претерпела подобные возрастные изменения на один месяц позже, в октябре.

В 1980 г. осенняя перестройка возрастной структуры опытной популяции лесной мыши началась на месяц раньше, чем в 1981 г., что, вероятно, связано с климатическими условиями. Существенных различий в динамике между участками не отмечалось. Они выражались только по срокам осенней перестройки структуры популяций.

Таблица 1

Доля размножающихся самок кустарниковой полевки, %

Год	Участок	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1980	Опытный	35	47	15,3	38,4	—
	Контрольный	59	28	21	—	—
1981	Опытный	60	34,7	23,6	16,0	29,3
	Контрольный	67,6	41	49	14,3	—

Таблица 2

Количество эмбрионов и плацентарных пятен у кустарниковой полевки

Год	Участок	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1980	Опытный	—	3,3	3,0	2,7	—	—
	Контрольный	—	3,0	2,8	2,7	—	—
1981	Опытный	3,5	4,5	3,0 (2,5)	2,4 (2,6)	2,1 (2,4)	2,0 (2,0)
	Контрольный	—	3,8	3,3 (3,0)	3,0 (2,6)	2,0 (2,0)	—

В скобках — количество плацентарных пятен.

Размножение кустарниковой полевки (табл. 1 и 2). Сезон размножения начинался на обоих участках в апреле и продолжался в 1980 г. до сентября на опытном и до августа на контрольном участках. В 1981 г.— до октября на опытном и до сентября на контрольном участках. Разница между годами была вызвана метеоусловиями осенне-летнего периода разных лет.

В 1980 г. максимум размножения приходился на июль на опытном участке, хотя в целом проходил ровно, со спадом в августе. На контрольном участке в это время максимум размножения отмечался в июне, причем он был выше на опытном участке. Затем интенсивность размножения быстро падала и заканчивалась в августе.

В 1981 г. размножение кустарниковой полевки на контрольном участке закончилось на один месяц раньше и проходило несколько интенсивнее. В это время отмечалась выраженная депрессия численности полевок на контрольном участке. На фоне низкой численности размножение в этой популяции проходило интенсивнее, чем на опытном участке.

Размножение лесной мыши. Сезон размножения начинался на обоих участках в конце апреля и продолжался до октября включительно. Весь май отлавливались исключительно беременные и только в конце месяца появились кормящие самки. Это почти на месяц позже, чем обычно наблюдается у этого

вида [12, 13]. Судя по темпам нарастания в популяциях доли молодых животных, интенсивность размножения в 1980 г. на обоих участках была приблизительно одинаковой. Иначе складывалась динамика размножения в 1981 г. Из данных, приведенных ниже, видно, что интенсивное размножение на опытном участке проходило до июля, а на контрольном — до августа, т. е. оно закончилось на контрольном участке на месяц позже. Доля размножающихся самок, %

Участок	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Опытный	40	35	17,4	8,2	6,7
Контрольный	62,5	30	37,5	6,5	11,0

Средняя плодовитость по числу эмбрионов и плацентарных пятен у самок опытного и контрольного участков совпадали, что видно из следующих данных:

Участок	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Опытный	5 (5,9)	6 (5,0)	6,2 (4,3)	5,5 (5,9)	4,0 (4,3)
Контрольный	6,0	6,2 (6,0)	5,3 (5,7)	6,0 (4,7)	5,5 (5,5)

Динамика численности популяций кустарниковой полевки в течение двухлетних наблюдений имела ряд особенностей. Они были связаны как с динамикой возрастной структуры, так и с особенностями размножения.

Динамика относительной численности кустарниковой полевки (рис. 3) на опытном участке в разные годы не претерпела существенных различий. Пик численности отмечен в июле и в августе. Однако в 1980 г. на опытном участке после июльского пика было отмечено резкое сокращение численности. Оно проходило несмотря на относительно высокий процент размножающихся самок в июле. Повышенный процент размножающихся самок был отмечен и в сентябре. Тем не менее, весенняя численность 1981 г. была низкой. При этом, судя по осенней возрастной структуре 1980 г., в популяции сохранились взрослые особи. Эти данные позволяют предполагать относительно высокий процент на опытном участке элиминации молодых животных в 1980 г.

В 1981 г. к осени численность закономерно нарастала и наблюдался спад ее только к октябрю. Закономерное увеличение числа молодых животных связано с интенсивностью размножения, которое отмечалось до октября.

На контрольном участке численность претерпела резкие изменения по годам. Резкий ее спад (начиная с июля 1980 г.) завершился глубокой депрессией в 1981 г. При этом надо отметить, что эта депрессия проходила на фоне закономерного снижения числа размножающихся животных в 1980 г. и повышения интенсивности размножения в резко разреженной популяции 1981 г. оставшихся взрослых особей.

Судя по проценту участвующих в размножении животных и сокращению их численности в 1980 и 1981 гг., на контроль-

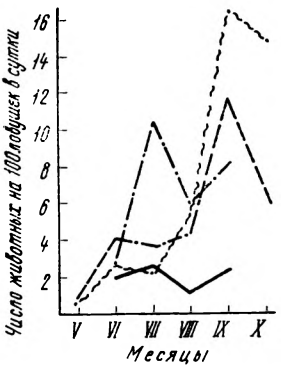


Рис. 4. Динамика относительной численности лесной мыши (объяснение в тексте).
Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

ном участке также имела место высокая элиминация молодняка, превышающая таковую на опытном участке, особенно в 1981 г., когда количество размножающихся животных во все обследованные месяцы (кроме октября) на контрольном участке было выше, чем на опытном участке. Однако летне-осеннего подъема численности не было.

Динамика численности лесной мыши (рис. 4). В 1980 г. популяция контрольного участка находилась в состоянии глубокого спада численности. В 1981 г. на этом участке были отмечены закономерные сезонные изменения численности популяций. Максимум численности на обоих участках был отмечен в сентябре. Уровень численности на контрольном участке был ниже. Отмеченные различия в возрастной структуре и интенсивности размножения указывают на некоторые изменения в цикле размножения этой популяции в сравнении с популяцией, обитающей в молибденовой провинции.

Результаты исследований показали, что на контрольном участке из года в год отмечалась депрессия численности грызунов — в 1980 г. лесной мыши, в 1981 г.— кустарниковой полевки. Отличия в динамике количества животных в пределах одного вида, но обитающих на разных участках, позволяют установить популяционный ранг различий между ними. Для животных, занимающих территорию биогеохимической провинции, годичная динамика численности оказалась более стабильной. В период обследований численность популяций во многом определялась уровнем элиминации молодняка, особенно в первые месяцы жизни. На контрольном участке в течение двух лет элиминация проходила у лесных мышей и у кустарниковых полевок интенсивнее, чем на опытном участке. Следует вывод, что повышенное поступление молибдена в организм, вероятно, благоприятно отражается на физиологии животных, повышая резистентность организма к отрицательным воздействиям среды. В подтверждение высказанного предположения имеются экспериментальные материалы, по которым было установлено благотворное действие на организм млекопитающих небольших добавок в корм молибдена [3, 15]. Избыточное содержание микроэлементов, в частности молибдена, в среде может оказывать позитивное влияние на физиологические особенности и структуру популяций животных, обитающих в биогеохимических провинциях.

ЛИТЕРАТУРА

1 Виноградов А. П. Биогеохимические провинции и эндемии.— Докл. АН СССР, 1938, т. 18, № 4—5, с. 1034—1038.

2. Виноградов А. П. Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции.— Геохимия, 1963, № 3, с. 3—6.

3. Григорян М. С., Татевосян-Маркарян Л. Г. Влияние молибдена на функции почек.— Материалы III Закавказ. науч. конф. паразитологов. Тбилиси, 1972.

4. Гусев Э. В. Влияние молибдена на некоторые стороны пуринового обмена в животном организме.— В кн.: Биологическая роль молибдена. М.: Наука, 1972, с. 125—130.

5. Ковальский В. В. Адаптивные и конститутивные изменения свойств ферментов.— Докл. ВАСХНИЛ, 1967, т. 12, с. 8—11.

6. Ковальский В. В. Биогеохимические пути приспособляемости организмов к условиям геохимической среды.— В сб.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. М.: Наука, 1974, с. 62—65.

7. Ковальский В. В., Цой Г. Г., Воротницкая И. Е. Геохимическая экология адаптивных изменений ксантиноксидазы в условиях медных и молибденовых биогеохимических провинций.— Докл. ВАСХНИЛ, 1973, № 6, с. 22—25.

8. Ковальский В. В., Яровая Г. А. Биогеохимические провинции, обогащенные молибденом.— Агрохимия, 1966, № 8, с. 68—91.

9. Ковальский В. В., Яровая Г. А., Шмавонян Д. М. Изменение пуринового обмена у человека и животных в условиях молибденовых биогеохимических провинций.— Ж. общ. биологии, 1961, т. 22, № 3, с. 179—191.

10. Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 617 с.

11. Темботов А. К., Хатухов А. М., Иванов В. Г., Григорьева Г. И. Эколого-географический аспект эволюции кустарниковых полевок Кавказа.— В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1976.

12. Федосенко А. К. Материалы по экологии лесной мыши и обыкновенной полевки в Джунгарской Алатау.— В кн.: Териология. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1972, с. 381—389.

13. Щепотьев Н. В. О структуре популяций лесной мыши в некоторых биотопах Нижнего Поволжья.— Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 7, с. 1054—1062.

14. Яровая Г. А., Ковальский В. В. Изменение пуринового обмена у животных и человека в биогеохимических провинциях, обогащенных молибденом.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 65—72.

15. Яковлева М. Н. Изучение действия молибдена на некоторые компоненты углеводного обмена в тканях.— Материалы VIII медико-биологической конференции. Петрозаводск, 1975, с. 15—16.

16. Underwood E. J. Trace elements in human and animal nutrition. N.Y.: Acad. Press, 1977.

17. Wentworth R. A. D. Mehanisms for the reactions of molibdenum in enzymes.— Coord. Chem. Revs., 1976, vol. 18, N 1.

18. Cox D. H., Davis G. K., Shirley R. L., Jack F. H. Influence of excess dietary molibdenum on rat and calf liver and heart enzymens.— J. Nutr., 1960, vd. 70, N 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

А. Н. ДАНИЛОВ

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА

Экологические факторы оказывают значительные воздействия на рост и развитие организмов. С. С. Шварц [10] и его сотрудники на ряде примеров показали, что различные условия окружающей среды могут изменять морфологические, а также некоторые физиологические показатели животных в ходе онтогенеза. Поэтому изучение развития животных в определенных экологических условиях имеет большое значение.

Наиболее подробно рост и развитие копытных леммингов в природных популяциях и при содержании в неволе были изучены Т. Н. Дунаевой [4, 5]. Размножение и рост гренландского копытного лемминга (*Disrostonyx groenlandicus*) в неволе исследовали Дж. Ф. Хэслер и Е. М. Бэнкс [11].

Задача данной работы — изучение таких особенностей роста и развития леммингов как динамика веса растущих зверьков, потребление ими корма, интенсивность газообмена, энергетические затраты на развитие.

Материал собирался в летний период в 1981—1982 гг. на Южном Ямале в среднем течении р. Хадыта-яха. Проводились наблюдения за детенышами копытного лемминга (*Disrostonyx torquatus*), отловленными вместе с самками в природе, а также родившимися в условиях неволи. Зверьки содержались в клетках при температуре окружающей среды. Рацион питания состоял из естественных для леммингов кормов. При помощи оптико-акустического газоанализатора замерялось количество выделяемого леммингами углекислого газа. Опыты проводились с 15 выводками копытного лемминга, где было 58 детенышей. Величина помета колебалась от 2 до 9 детенышей. Все зверьки регулярно взвешивались. Проводились также опыты по определению суточного потребления корма. Леммингам скармливали в избытке иву, обычную для их рациона в летний период [7], и по количеству неиспользованного корма и выделенных экскрементов определяли сколько корма съедено и усвоено.

Таблица 1

Среднесуточный прирост веса молодых копытных леммингов, г

Выводки (колич. детенышей)	1982 г.			1981 г.		
	n	M±m	начальный вес, г	n	M±m	начальный вес, г
2	30	1,433±0,047	6,80—9,90	6	0,633±0,239	12,40—15,54
3	45	1,502±0,193	6,35—10,90	27	0,664±0,123	7,50—12,70
4	88	1,101±0,180	5,07—10,72	12	0,369±0,126	13,40—14,62
5	—	—	—	15	0,430±0,229	9,73—10,16
9	27	0,471±0,143	8,92—10,91	—	—	—
Все выводки вместе	190	1,011±0,116	5,07—10,91	60	0,551±0,092	7,50—15,54
Одиночные молодые	31	1,713±0,222	16,30—26,20	16	1,219±0,216	20,60—29,20

Основные этапы развития молодняка копытных леммингов, размеры и весовые показатели в эти моменты, достаточно хорошо описаны. Нас, в первую очередь, интересовала скорость прироста детенышей. Данные, полученные при клеточном разведении зверьков, показали, что ежесуточный прирост молодых леммингов за период наблюдений (от 3 до 7 недель) изменялся в очень незначительных пределах, оставаясь практически постоянным как для отдельных особей, так и для каждого выводка в целом. Это позволило определить средний суточный прирост веса зверьков (табл. 1). Лемминги, родившиеся в июле 1981 г., прибавляли в весе медленнее, чем животные, появившиеся на свет в июле и в начале августа 1982 г., хотя кормовые и погодные условия в эти годы были сходными. Можно высказать предположение, что разница в приросте обусловлена тем, что копытные лемминги находились на разных фазах популяционного цикла. Так, если в 1981 г. наблюдалась депрессия их численности, то в 1982 г. наметился ее подъем. Интенсивность прироста во многом зависела от величины выводка. В тех пометах, где было по 2—3 детеныша, прирост был больше, чем в пометах с большим числом молодых. У леммингов, которые в возрасте 17—20 дней были посажены в клетки по одному, ежесуточные приросты веса увеличивались, хотя у зверьков такого же возраста и сходного начального веса, но содержавшихся вместе, всем выводком (самки отсаживались на 17—21 день), интенсивность прироста не менялась.

Молодые копытные лемминги начинают самостоятельно питаться вскоре после прозревания, на 14—15 день жизни [5]. Спектр используемых ими кормов весьма разнообразен [1, 4, 8]. Большую часть в наборе кормовых растений занимают ивы [7, 9]. Нами были получены данные по потреблению ивы филиколистной (*Salix phylicifolia*) молодыми копытными леммингами. Зверьки в возрасте 3—7 недель съедали в сутки в

Таблица 2

Интенсивность выделения CO_2 и энергетического обмена у детенышей копытного лемминга

Возраст, дней	*n*	Средний вес, г	Газообмен, мл CO_2/г ч	Энергообмен, ккал/г сут
3	2	7,55	3,80	0,591
7	2	16,0	4,64	0,722
11	4	8,00	5,36	0,833
14	8	10,96	6,22	0,967

среднем в 1981 г. 0,341±0,028 г сухого в-ва/г веса тела, а в 1982 г. 0,358±0,039 г сухого в-ва/г веса тела. Из потребленного корма в 1981 г. усваивалось в среднем 0,214±0,028 г сухого в-ва/г веса тела (62,7 %), а в 1982 г. 0,184±0,038 г (51,4 %). У взрослых особей копытного лемминга потребление ивы равнялось: для самцов 0,320±0,009 г сухого в-ва/г веса тела и для холостых самок — 0,351±0,019 г. Таким образом, оказалось, что поедаемость корма на грамм веса тела была одинакова у взрослых животных и у молодых, только что приступивших к самостоятельному питанию зверьков.

При рассмотрении вопроса об использовании энергии, получаемой молодыми леммингами с пищей, калорийность корма была принята 4,64 ккал/г сухого в-ва [2], а калорийность 1 г живого веса зверьков 1,5 ккал [12].

В 1981 г. молодняк копытного лемминга весивший в среднем 29,76 г (22,7—35,6 г) потреблял за сутки 0,993 ккал/г веса тела из 1,58 ккал/г веса тела, полученных с пищей, и 0,028 ккал/г веса тела (2,78 % от потребленной энергии) использовалось на создание нового живого вещества. В 1982 г. молодые зверьки, имевшие средний вес 22,95 г (17—35,7 г), потребляли в среднем 0,854 ккал/г веса тела из полученных 1,66 ккал/г веса тела. На создание нового живого вещества использовалось 0,066 ккал/г веса тела (7,73 %). На поддержание жизнедеятельности расходовалось, соответственно, в 1981 г. в среднем 0,965 ккал/г веса тела в сутки, а в 1982 г.— 0,788 ккал/г веса тела.

В 1982 г. нами проводилось косвенное определение общего уровня обмена веществ у детенышей копытного лемминга путем измерения интенсивности выделения углекислого газа зверьками, помещенными в маленькую клеточку для ограничения подвижности. В табл. 2 приведены данные по газообмену и энергетическому обмену при +16 °С у детенышей леммингов в первые две недели жизни. При расчетах дыхательный коэффициент принимался равным 0,75, а калорийность 1 мл CO_2 — 6,48 кал [3]. Уровень обмена у молодых копытных леммингов, согласно таблице, возрастает довольно равномерно и пропорционально,

увеличиваясь от 3 к 14 дню (к моменту прозревания и переходу на самостоятельное питание) более, чем в полтора раза.

Сравнивая данные, полученные при определении уровня обмена прямыми и косвенными методами, можно сказать, что они не очень сильно отличаются друг от друга. Интенсивность газообмена у зверьков в возрасте 4—6 недель, имевших средний вес 28,99 г (26,1—34,1 г), была в среднем равна 6,03 мл CO_2/г ч при температуре +16 °С (не являющейся, по-видимому, оптимальной для леммингов). Рассчитанный по этим данным уровень энергетического обмена составил 0,937 ккал/г веса тела в сутки.

Выводы

Было установлено, что в годы проведения работы интенсивность прироста детенышей копытного лемминга на Южном Ямале была различной. В 1982 г. вес зверьков увеличивался за сутки больше, чем в 1981 г.

Величина прироста зависела также от числа молодых леммингов в помете.

Молодые копытные лемминги, способные самостоятельно питаться и содержавшиеся по одному, прибывали в весе быстрее, чем зверьки, содержавшиеся всем выводком вместе.

Потребление корма на грамм веса тела у молодых животных было примерно одинаковым со взрослыми леммингами.

Продуктивная энергия (затраченная на рост и развитие молодняка) составляла в 1981 г. 2,78 %, а в 1982 г. 7,73 % от усвоенной энергии, т. е. в эти годы физиологические особенности молодых зверьков были различны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев В. Г., Шамурин В. Ф. Материалы по экологии леммингов острова Врангеля.— Изв. Иркутск. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока, 1967, т. 22, с. 42—59.

2. Богачева И. А. Пилильщики *Hymenoptera, Tenthredinoidea* и их роль в биогеоценозах Приобского Севера.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 85—103.

3. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 11, с 1618—1630.

4. Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал.— Труды Ин-та географии АН СССР, 1948, т. 41, с. 78—143.

5. Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— В кн. Материалы к познанию флоры и фауны СССР. М., 1941, вып. 4, с. 1—80.

6. Кирющенко С. П. Воздействие леммингов на растительность арктической экосистемы (на примере острова Врангеля).— В кн.: Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 39—45.

7. Кирющенко С. П., Кирющенко Т. В. Питание сибирских (*Lemmus sibiricus* Kerr) и копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus* Pall) на

острове Врангеля.— В кн.: Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 25—38.

8. Чернявский Ф. Б. Экологические наблюдения над сибирским (*Lemmus sibiricus*) и копытным (*Dicrostonyx torquatus*) леммингами на о. Врангеля.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 5, с. 752—756.

9. Чернявский Ф. Б., Кирющенко С. П., Кирющенко Т. В. Материалы по зимней экологии сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов.— В кн.: Экология птиц и млекопитающих острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 99—122.

10. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, с. 278.

11. Hasler J. F., Banks E. M. Reproductive performance and growth in captive collared lemmings *(Dicrostonyx groenlandicus)*.— Can. J. Zool., 1975, vol. 53, N 6, p. 777—787.

12. Kaczmarek W. Elements of organization in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes).— Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa — Krakow, 1967, vol 2, p. 663—678.

СОДЕРЖАНИЕ

Ф. В. Кряжимский, Ю. М. Малафеев, Л. Н. Добринский. Рост и выживаемость полевок-экономок на разных фазах популяционного цикла 3
В. Г. Ищенко, А. В. Леденцов. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки . . 11
Е. Л. Щупак. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки 22
К. В. Михеева. Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала 37
З. Л. Степанова, О. А. Пястолова. Белково-пептидные вещества водной среды и их роль в регуляции роста и развития личинок шпорцевой лягушки 49
В. Л. Вершинин. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города 61
Н. Л. Иванова. Морфологические особенности сеголеток некоторых видов земноводных, выращенных в условиях различной групповой плотности 76
Л. М. Сюзюмова. Влияние экологических факторов на развитие и регенерацию конечностей личинок остромордой лягушки на фоне ингибиции тиреоидной функции витамином А 85
Е. А. Бугаева. Экспериментальное исследование влияния некоторых химических веществ на рост и развитие личинок остромордой лягушки 99
А. Р. Карагезян. Динамика возрастной структуры и особенности размножения популяций лесной мыши и кустарниковой полевки в условиях повышенного содержания молибдена в Анкаване 107
А. Н. Данилов. Особенности роста и развития копытного лемминга 114

УДК 591.5+391.143

Рост и выживаемость полевок-экономок на разных фазах популяционного цикла. Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М., Добринский Л. Н.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приводятся и обсуждаются результаты исследований роста и выживаемости полевок-экономок, проведенных в природных условиях методом индивидуального мечения в годы пика и спада их численности.

В год высокой численности перезимовавшие зверьки имели крупные размеры (в июне вес самок достигал 64,9±2,0; самцов — 75,0±2,5 г) и в течение лета не росли, выживаемость зверьков была высокая. В год падения численности животные этой группы были значительно мельче (в июне вес самок составлял 38,0±1,1; самцов — 52,6±1,9 г). Рост зверьков продолжался, но их выживаемость была низка.

Молодые полевки в год высокой численности прекращали рост при достижении веса тела в 20—25 г, что приводило к выравниванию размеров тела животных разного времени рождения к концу лета. Выживаемость полевок, родившихся в год пика численности, зависела от скорости их роста и размеров в конце сезона размножения: не пережили зиму самые быстрорастущие и самые медленнорастущие зверьки. Выживаемость взрослых полевок в год спада численности также оказалась связанной с их размерами — до второй половины лета дожили животные, которые весной имели в среднем более крупные размеры. Связь выживаемости полевок-экономок с размерами тела можно объяснить меньшей величиной удельных энергозатрат у более крупных особей, что облегчает им сохранение положительного энергобаланса по сравнению с животными мелких размеров.

Табл. 4. Илл. 1. Библиогр. 27 назв.

УДК 597.828:591.134

Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки. Ищенко В. Г., Леденцов А. В.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

На основе мечения и повторных отловов сеголеток и неполовозрелых особей остромордой лягушки в естественных условиях устанавливается, что различия в размерах молодых особей по мере роста до первой зимовки сохраняются, причем выживаемость наиболее мелких сеголеток существенно ниже. Скорость роста одно- и двухлетних особей сильно варьирует и зависит и от температуры среды, и от биотопической обстановки.

Табл. 4. Илл. 1. Библиогр. 14 назв.

УДК 577.9+591.52+597.82

Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки. Щупак Е. Л.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

По итогам наблюдения в течение ряда лет за ростом и развитием личинок остромордой лягушки в природной по-

пуляции установлена значительная изменчивость скорости роста и развития в благоприятных условиях.

При пересыхании водоемов возникает дифференциация по росту и развитию: первыми проходят метаморфоз крупные особи с укороченным личиночным периодом. Дифференциация особей возможна как следствие влияния метаболических механизмов регуляции роста и развития, так и может создаваться изначально в результате разнородности размножающейся популяции взрослых особей.

Табл. 3. Илл. 5. Библиогр. 49 назв.

УДК 591.525:591.471.42

Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала. Михеева К. В.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приводятся результаты изучения географической и хронографической изменчивости отдельных краниологических показателей белки непрерывного участка ареала Среднего Урала. Исследованиями установлено отсутствие серьезных пространственных отличий рассматриваемых признаков и заметных колебаний их значений в разные годы. Прослежена четкая связь этих изменений с характером движения численности популяции.

Табл. 4. Илл. 4. Библиогр. 22 назв.

УДК 591.524.15:591.05

Белково-пептидные вещества водной среды и их роль в регуляции роста и развития личинок шпорцевой лягушки. Степанова З. Л., Пястолова О. А.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Изучены особенности роста и развития личинок шпорцевой лягушки в разных условиях плотности и закономерности накопления в их водной среде белково-пептидных веществ. Дан сравнительный анализ этих процессов у разных видов бесхвостых амфибий. Показано, что при температуре 18—20 °С личиночный период увеличивается в 2—3 раза по сравнению с ранее исследованными видами. Темп роста в загущенных популяциях существенно ниже, чем в оптимальных. В соответствии со скоростью роста и развития животных идет накопление продуктов метаболизма. Обсуждается роль химического фона, создаваемого животными, в связи с регуляцией процессов роста и развития.

Табл. 5. Илл. 3. Библиогр. 16 назв.

УДК 597.6/9+591.393

Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города. Вершинин В. Л.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

В работе рассматриваются особенности роста и развития личинок земноводных в черте крупного промышленного города. Установлено, что сеголетки из наиболее урбанизированных участков города отличаются по средней длине тела, некоторым пропорциям и фенотипическим особенностям от

Табл. 6. Илл. 1. Библиогр. 41 назв.

сеголеток лесопарковой зоны и загородной популяции, что объясняется спецификой условий развития личинок.
УДК 591.17+393

Морфологические особенности сеголеток некоторых видов земноводных, выращенных в условиях различной групповой плотности. Иванова Н. Л.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Проведен анализ морфофизиологических особенностей сеголеток *Rana arvalis* Nilss., *Rana temporaria* L., *Rana macrocnemis* Boul., *Bufo bufo* L., *Bombina orientalis* Boul., *Pelobates syriacus* Boett., личиночное развитие которых проходило в условиях различной плотности в лабораторных экспериментальных популяциях. Показана зависимость размеров закончивших метаморфоз животных от исходной плотности личиночных популяций. Метаболический фон, возникающий в результате жизнедеятельности личинок, обладает своеобразным эффектом последействия, определяющим морфофизиологические особенности вышедших из воды сеголеток. Этот эффект сохраняется длительное время после завершения метаморфоза. Сеголетки из популяций высокой плотности оказываются значительно меньших размеров, но обладают большими по сравнению с «нормой» энергетическими резервами: индекс печени в 1,65 раза выше, чем у сеголеток в условиях малой плотности. Условия развития личинок приводят к существенным различиям между формами одного вида.
Табл. 3. Библиогр. 33 назв.

УДК 591.17+393

Влияние экологических факторов на развитие и регенерацию конечностей личинок остромордой лягушки на фоне ингибиции тиреоидной функции витамином А. Сюзюмова Л. М.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

В работе рассмотрены изменения продолжительности водного периода в зависимости от сроков ингибиции личинок ранних стадий развития при повышенной плотности. Показано, что в среде с метаболитами личинки более уязвимы к специфической ингибиции тиреоидной функции. Описаны аномалии развития на разных стадиях и особенности их проявления. Определено, что в основном метаболиты воздействуют на систему тиреоидной регуляции и, видимо, на тканевом уровне (по данным регенерации конечностей).
Табл. 2. Илл. 4. Библиогр. 31 назв.

УДК 591.524.15:591.81:597.828

Экспериментальное исследование влияния некоторых химических веществ на рост и развитие личинок остромордой лягушки. Бугаева Е. А.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приводятся результаты исследований влияния химических веществ, являющихся наиболее распространенными агентами промышленных загрязнений воды, на рост, развитие и выживаемость личинок, на размеры ядер, цитоплазмы и их

соотношение в клетках печени сеголеток остромордой лягушки.

Илл. 6. Библиогр. 17 назв.

УДК 591.5+391.143

Динамика возрастной структуры и особенности размножения популяций лесной мыши и кустарниковой полевки в условиях повышенного содержания молибдена в Анкаване. Карагезян А. Р.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Проведено обследование животных на двух участках: на территории Анкаванской биогеохимической провинции, обогащенной молибденом, и на контрольном участке в 10 км от границы провинции.

Определены различия в динамике численности популяций, в возрастной структуре и интенсивности размножения животных обследованных популяций. Установлены различия в степени элиминации молодняка. На контрольном участке в течение двухлетних наблюдений элиминация молодняка проходила интенсивнее как у лесных мышей, так и у кустарниковой полевки. Установлено благоприятное влияние повышенного содержания молибдена в среде на физиологию животных.

УДК 591.5+391.134

Особенности роста и развития копытного лемминга. Данилов А. Н.— В сб.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приведены данные о суточном приросте веса молодых копытных леммингов в 1981—1982 гг. Отмечено, что величина прироста зависела от числа детенышей в помете.

Было установлено, что потребление корма на грамм веса тела у молодых зверьков примерно одинаково со взрослыми животными. Определено, что молодые лемминги потребляли за сутки в 1981 г. 0,993 ккал/г веса тела, а в 1982 г. 0,854 ккал/г веса тела. В 1981 г. 2,78 % усвоенной энергии, а в 1982 г. — 7,73 % использовалось на создание нового живого вещества.

Рассмотрены сведения о интенсивности газообмена у детенышей копытных леммингов.

Табл. 2. Библиогр. 12 назв.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

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

Редактор В. С. Коршунов
Обложка художника М. Н. Гарипова
Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Корректор В. С. Кубина

Сдано в набор 20.04.84. Подписано в печать 25.01.85. НС 11020. Формат 60×90 $^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8. Уч.-изд. л. 10,0. Тираж 600 экз. Цена 1 р. 50 к. Заказ 249.

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