

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи
УДК 574.3 : 591.52 597.9

ТАРХНИШВИЛИ Давид Нодарович

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИЧИНОК СИМПАТРИЧЕСКИХ
ВИДОВ ТРИТОНОВ КАВКАЗА

03.00.16 - Э К О Л О Г И Я

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических
наук

Свердловск - 1986

Работа выполнена в группе экологического мониторинга отдела зоологии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, ст. научн. сотр. Пястолова О.А.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Добринский Н.И.

кандидат биологических наук, доцент Топоркова Л.Я.

Ведущая организация:

Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н.Северцова АН СССР.

Защита состоится "22" апреля 1987 года в 13 ч.
на заседании специализированного совета Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Институте экологии растений и животных Уральского научного центра
ул. 8 Марта, 202.

в библиотеке Института
СССР.

акт 1986 года.

М.Г.Нифонтова

М.Г.Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы, цели и задачи исследования. Развитие комплексного подхода в экологических исследованиях диктует необходимость изучения механизмов, регулирующих соотношение численности разных видов в природных экосистемах. Такие механизмы могут быть выявлены при сравнительном исследовании экологии сосуществующих видов. В большинстве работ, посвященных этой проблеме, анализируется способ разделения пространственно-временных и пищевых ресурсов между популяциями (Schoener, 1974). Гораздо меньше работ, в которых исследуется видовая специфика эколого-морфологических реакций на сходный комплекс условий обитания. Вместе с тем, изучение популяционных реакций на динамику окружающих условий позволяет объяснить причины элиминации особей, а следовательно, и соотношение численности разных видов.

Хорошей моделью для сравнительно-экологического исследования сосуществующих видов являются личиночные группировки амфибий. В небольших замкнутых водоемах одновременно могут проходить развитие личинки нескольких видов земноводных. При этом видовая специфика экологии проявляется в полной мере, так как разные виды подвержены воздействию условий среды единого местообитания. Вследствие высокой численности личинок земноводных в небольших водоемах им принадлежит существенная роль в водных биогеоценозах. Специфическая роль амфибий заключается в переносе веществ и энергии из водной в наземную среду и наоборот; динамика этих процессов тесно связана с динамикой численности отдельных популяций земноводных.

Как модель сосуществующих популяций близких видов личинки амфибий использовались и ранее (Пикулик, 1977; Wilbur, 1972; Szymska, 1974; Woodward, 1982). Однако комплексные исследования на этом объекте, охватывающие разделение ресурсов между видами, специфику эколого-морфологических реакций особей на динамику условий среды и, как следствие, динамику соотношения численности популяций, не проводилось.

Это определило основную цель нашего исследования - сравнительное изучение экологии личинок трех видов тритонов при их совместном развитии в естественных условиях и выяснение популяционных механизмов, определяющих длительное сосуществование этих видов в природе.

Поскольку экологические характеристики особей и интенсивность их элиминации в значительной мере определяются комплексом условий конкретного местообитания, работа проводилась в нескольких изолированных водоемах. В связи с этим перед нами встала еще одна задача - изучение изменчивости отдельных экологических параметров в зависимости от условий среды и особенно - выяснение видовой специфики изменчивости.

Темпы элиминации личинок разных видов не могут однозначно определять соотношение численности взрослых особей. Поэтому исследование динамики численности взрослых тритонов явилось еще одной, относительно самостоятельной задачей исследования.

Научная новизна. Впервые описана динамика и изменчивость комплекса экологических характеристик в ходе развития личинок хвостатых амфибий в природе. Установлен ряд тенденций в развитии личиночных группировок, в том числе синхронизация развития личинок из разных водоемов, находящихся в области обитания единой популяции тритонов.

В результате работы получены данные, показывающие непосредственное влияние пластичности экологических характеристик (роста, развития, трофических связей) на относительную выживаемость личинок разных видов земноводных в природе. Вскрыты причины, определяющие соотношение численности природных популяций трех видов тритонов.

Теоретическое и практическое значение. Выяснение экологических реакций личинок амфибий на изменения окружающей среды позволяет понять и регулировать воздействие антропогенного пресса на природные популяции земноводных, многие из которых находятся под угрозой исчезновения. На основе проведенной работы разработаны рекомендации по охране малоазиатского тритона - узкоареального вида, внесенного в Крас-

ную Книгу СССР. Материалы диссертации используются при чтении курса "экология животных" в Тбилисском государственном университете.

Апробация работы и публикации. Основные результаты исследования докладывались на конференциях молодых специалистов Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, в 1983 и 1985 гг; на 4-м Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале" (Свердловск, 1984) VI и VII конференциях молодых ученых в Тбилиси в 1982 и 1985 гг; I Кавказской герпетологической конференции в 1983г; на VI Всесоюзной герпетологической конференции в 1985г. По теме диссертации опубликовано 7 работ.

Объем работы. Диссертация изложена на 149 страницах машинописного текста, состоит из введения, семи глав, заключения и выводов. Работа содержит 20 цифровых таблиц, 13 рисунков и 4 фотографии. Список литературы включает 122 русских и 176 иностранных наименований.

ГЛАВА I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В главе приведен обзор работ, посвященных выяснению механизмов осуществления близких видов. Разделение ресурсов между сосуществующими личинками близких видов земноводных наблюдается не всегда. В последнем случае особую роль приобретает видовая специфика реакций на различные изменения окружающей среды (повышение плотности, пересыхание водоемов - Licht, 1967; Wilbur, 1972; Woodward, 1982). Исследование механизмов сосуществования при отсутствии разделения ресурсов между популяциями приобретает особый интерес.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в 1981-1985 гг. в полевых условиях (хребет Сатовле, Восточная Грузия). Объектом исследования выбраны совместно обитающие популяции малоазиатского (*Triturus vittatus*), обыкновенного (*T. vulgaris*) и гребенчатого (*T. cristatus*) тритонов.

Исследование темпов роста и развития личинок, интенсивности их элиминации и трофических связей проводилось в четырех водоемах хреб-

та Сатовле и двух контрольных водоемах. Водоемы I и 2 хребта Сатовле не пересыхают в течение всего года. Размеры водоема I - 150 X 75 м, глубина не более 1,5 м в центре. Дно покрыто злаками. Дно водоема 2 (20 X 20 м, глубина до 1 м) покрыто толстым слоем ила (до 70 см); состав растительности варьирует по годам. Водоем 3 - пересыхающая лужа размером 5 X 2 м, глубина 30-40 см; дно покрыто злаками. Водоем 4 - полупроточная лужа, частично пересыхающая к концу лета. Глубина 30-40 см., дно покрыто злаками (по кромке водоема). Контрольные водоемы представляют собой крупные (не менее 30 000 м²) озера.

С периодичностью I раз в I-2 недели определяли плотность личинок в каждом из 4-х основных водоемов. Для этого обследовали по 10-40 проб, подсчитывали количество особей в 5 л. Исследовали пространственное распределение личинок разных видов. По снижению плотности в ходе развития определяли интенсивность элиминации личинок в водоемах I и 2. Во всех водоемах исследовали динамику соотношения численности личинок разных видов в течение летнего сезона.

С той же периодичностью обследовали выборки личинок каждого вида. Стадии развития определяли по таблицам Глезнера (Люзнер, 1975), общую длину измеряли штангенциркулем (с точностью до 0,1 мм), массу устанавливали с точностью до 1 мг. По изменению стадийного состава и размеров личинок при повторных обследованиях подсчитывали интенсивность линейного роста и темпы развития на каждом временном интервале. При обработке данных по стадийному составу вместо номера стадии брали время (в сутках), необходимое для ее достижения при 16⁰С. Это делалось для стандартизации размерности стадий, продолжительность которых существенно различается. Скорость развития при этом выражается в процентах от теоретической. Всего обследовано 3159 личинок малоазиатского, 2045 обыкновенного и 328 -гребенчатого тритонов. При дальнейшей обработке данных находили средние темпы роста и развития на каждом этапе личиночного периода и их изменчивость, взаимосвязь этих параметров и

их зависимость от сроков и условий личиночного развития.

При обследовании пищеварительного тракта фиксированных личинок вскрывали под бинокляром и устанавливали таксономическую принадлежность пищевых объектов с точностью до семейства.

Численность взрослых тритонов определяли в период размножения путем мечения и повторного отлова по методу Петерсена (Коли, 1979).

Сроки размножения исследовали по динамике плотности икры в зарослевой зоне водоемов. Сроки выклева – по изменению плотности личинок на стадиях эндогенного питания (возраст не более 3 сут.).

Для определения вида личинок разработали определительную таблицу с учетом изменения признаков внешней морфологии в ходе развития.

Параллельно проведены наблюдения за развитием личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов в лаборатории с исходной плотностью 20 особей на 10 л воды. Соотношение особей *T.vittatus* и *T.vulgaris* в начале эксперимента составляло 3:1, 1:3 и 1:1.

При статистической обработке данных использовались методы вариационного, корреляционного, регрессионного и дисперсионного анализа (Лажин, 1980; Зайцев, 1984). Также применялись количественные методы, разработанные для оценки численности и анализа трофических связей животных (Ивлев, 1977; Коли, 1979; Песенко, 1982 и др.). Вычисления статистических параметров проводили на микрокалькуляторе "Электроника БЗ-34".

ГЛАВА III. РАЗМНОЖЕНИЕ ТРИТОНОВ

Основной причиной, определяющей репродуктивную миграцию всех видов тритонов в исследуемом районе, являются весенние дожди в начале апреля. Динамика репродуктивных миграций зависит от температуры воды и воздуха, интенсивности осадков, от размеров и степени эвтрофикации водоема. Первые икринки всех видов появляются 15–25 апреля при $T^0 = +12 - +20^{\circ}\text{C}$. Пик икрометания приходится на середину мая. Крайние сроки и пик икрометания у исследуемых видов совпадают, но размножение малоазиатского и обыкновенного тритонов более растянуто по сравнению с размножением гребчатого. Общая плотность икры может превышать 200 штук

на площадку 25 X 25 см, расположенную в зарослевой зоне водоема. Распределение икры разных видов по водоему практически не различается.

Выклев личинок *T.cristatus* более сжат, чем у остальных видов. Но крайние сроки выклева не выявляют существенных межвидовых различий, хотя сильно варьируют по водоемам. Первые личинки появляются с 22 мая по 16 июня, заканчивается выклев 4 июня- 18 июля. Отсутствие межвидовых различий по срокам и местам икрометания и выклева ставит личинок разных видов в сходные экологические условия.

ГЛАВА IV. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ЛИЧИНОК

Пространственное распределение личинок разных видов непосредственно после окончания выклева не различается: все особи сосредоточены в зарослевой зоне водоемов. Личинки *T.vittatus* и *T.vulgaris* здесь же проходят все этапы онтогенеза до выхода на сушу. Их плотность в начале развития достигает I-10 особей на I л воды в разных водоемах. Личинки гребенчатого тритона после начала активного питания равномерно распределяются по водоему. Очень высокая смертность этого вида определяет низкую его плотность в течение всего личиночного развития. Это затрудняет выяснение темпов элиминации *T.cristatus*.

О высокой смертности личинок хвостатых амфибий в литературе сообщалось неоднократно (Банников, 1949; Anderson et al., 1971; Shoop, 1974). Неясными оставались такие вопросы, как роль плотностнозависимой смертности, причина приуроченности особенно высоких темпов элиминации к отдельным этапам онтогенеза, влияние численности одного вида на смертность другого. Проведенное нами исследование показало, что плотностнозависимая смертность личинок тритонов имеет место в участках с концентрацией животных более I-2 экз/л. Такая плотность имеет место непосредственно после выклева. С дальнейшим повышением плотности увеличение смертности нелинейно (рис. I). Корреляция между логарифмированными значениями плотности и удельной смертности составляет

0,897 при $P=0,01$. К концу июня плотность личинок снижается и смертность перестает носить плотностнозависимый характер. Зависящая от плотности элиминация не видоспецифична: она возрастает при общем увеличении плотности вне зависимости от соотношения разных видов и в равной мере затрагивает личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов.

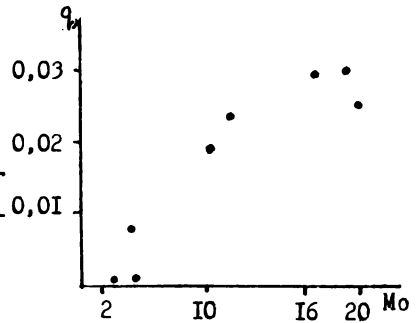


Рис.1. Зависимость удельной смертности в июне от плотности M в начале июня (суммарные данные для малоазиатского и обыкновенного тритонов).

Начиная с конца июня, темпы элиминации личинок *T.vittatus* и *T.vulgaris* видоспецифичны. В конце июня-июле отмечается более высокая смертность малоазиатского тритона, что проявляется в снижении доли этого вида в выборках (рис.2).

Однако, ближе к началу метаморфоза эта тенденция меняется на противоположную: доля личинок малоазиатского тритона во всех водоемах повышается (рис.2). Это определяется возрастанием смертности личинок обыкновенного тритона. Такой переход преимущества от *T.vulgaris* к *T.vittatus* не связан с каким-либо этапом онтогенеза личинок и в разных водоемах наблюдается в разное время. Надо отметить, что все исследуемые водоема в течение лета эвтрофицируются, часть их мелеет и пересыхает. В водоемах 1 и 2 интенсивная эвтрофикация наблюдается только в конце лета; повышение смертности личинок *T.vulgaris* происходит здесь в конце июля-начале августа. Но в мелких водоемах 3 и 4, мелющих, а иногда и пересыхающих уже в середине лета, повышение смертности личинок этого вида наблюдается уже в начале июля.

Таким образом, в экстремальных условиях (снижение уровня воды, зарастание и т.д.) личинки *T.vulgaris* по сравнению с личинками *T.vittatus* более уязвимы по отношению к воздействию неблагоприятных факторов (хотя в большей степени приспособлены к условиям оптимума).

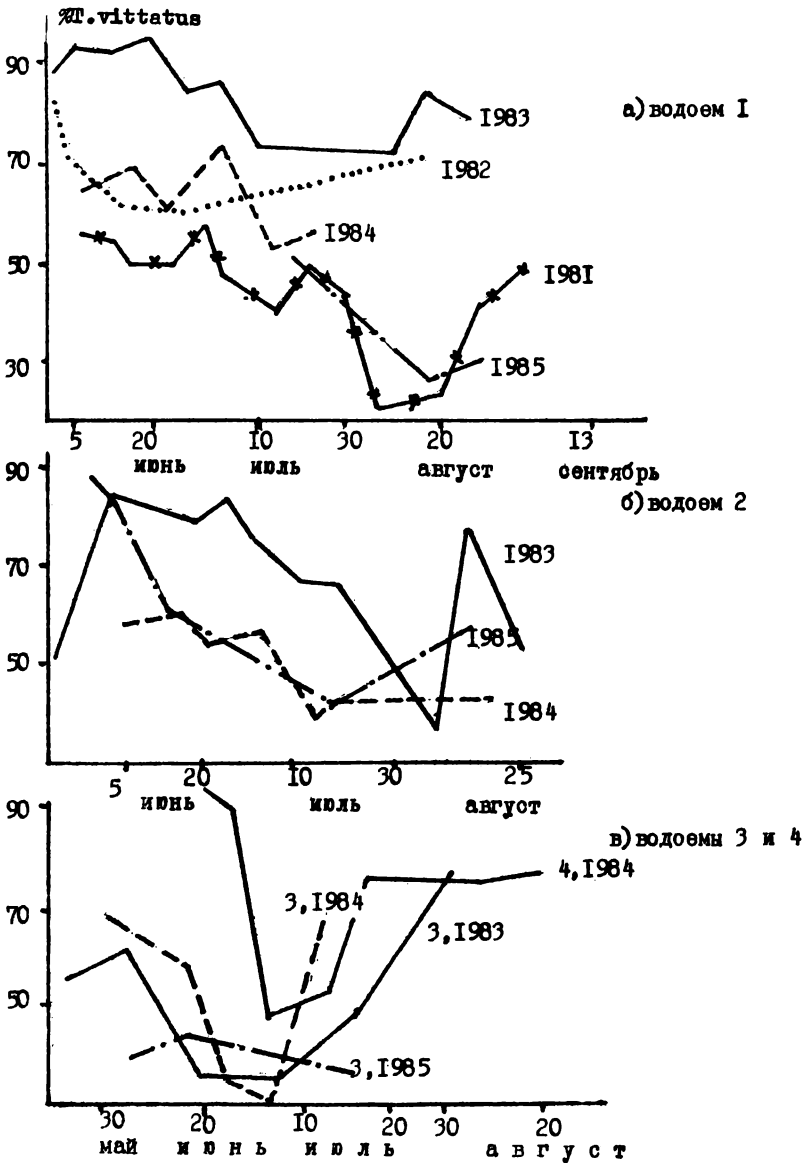


Рис.2. Динамика процента личинок малоазиатского тритона от общего количества личинок *T.vittatus* и *T.vulgaris* в водоемах хребта Сатовле в течение летнего сезона.

ГЛАВА У. РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ТРИТОНОВ

Сроки личиночного развития. Метаморфоз малоазиатского и обыкновенного тритонов в водоемах I, 2 и контрольных происходит в конце августа. *T. cristatus* завершает метаморфоз на 2-3 недели позже. Сроки развития всех видов перекрываются практически полностью. В водоемах I и 2 во все годы исследования, независимо от сроков выклева, личинки *T. vittatus* и *T. vulgaris* метаморфозируют в одно время. Дело в том, что скорость развития личинок в каждой группировке находится в прямой зависимости от сроков выклева: поздно вылупившиеся личинки развиваются быстрее. Корреляция между стадийным составом личинок в водоеме в конце июня и темпами их развития в течение июля у малоазиатского тритона составляет $-0,74 (P=0,05)$, у обыкновенного $-0,81 (при P=0,01)$. Вследствие этого стадийный состав личинок из разных водоемов синхронизируется. Корреляция между средней длиной личинок в конце июня и скоростью их прироста за последующий месяц развития составляет и у малоазиатского, и у обыкновенного тритонов $-0,78$.

В наиболее мелком водоеме (3), пересыхающем в середине лета, метаморфоз наблюдается раньше обычного (в 1984 г. - в начале июля). В результате снижения уровня воды и повышения плотности личинок ускоряется прохождение последней предрематоморфозной стадии. При этом размеры метаморфозирующих особей значительно меньше обычных: общая длина особей *T. vittatus* на стадии 54 составила: в водоеме 3 - 22,5-27,2 мм, в водоемах I, 2 и 4 - 28,0-40,1 мм. Длина личинок *T. vulgaris* на той же стадии из водоема 3 составляет 16,5-23,9 мм, из остальных водоемов - 25,0-33,2 мм. *T. cristatus* в водоеме 3 не размножается. Общая длина метаморфозирующих особей этого вида на хребта Сатовле - 49,5-68,0 мм. Ускорение метаморфоза малоазиатского и обыкновенного тритонов при пересыхании водоема происходит синхронно.

Изменчивость темпов роста и развития по отдельным временным интервалам. Скорость роста и скорость развития личинок в каждом водоеме

определялась на временных интервалах со средней продолжительностью \bar{t} сут.(табл.1). В течение выклева личинок (I этап) полученные значения средних темпов развития особей в группировке определяются сроками и растянутостью вылупления. Повышение в выборке количества вновь вылупившихся особей (стадии 37-39) занижает показатель средних темпов онтогенеза особей в группе. В этот период показатель скорости развития сильно варьирует у всех видов, особенно *T.vittatus*; у малоазиатского и обыкновенного тритонов его значения изменяются синхронно, $r_{xy} = 0,55$ при $P = 0,01$, что отражает сходство причин, определяющих интенсивность вылупления этих видов.

Таблица 1.

Темпы роста и развития личинок и их изменчивость¹

	темпы развития, %				Темпы роста, мм/сут				
	вид	N	M	OM	C _г	N	M	OM	C _г
весь период развития	1	73	50	5	91	58	0,23	0,03	112
	2	73	53	6	105	58	0,22	0,04	118
	3	27	40	10	131	25	0,52	0,11	109
I этап (выклев)	1	25	32	7	105	17	0,15	0,04	105
	2	25	27	12	223	17	0,12	0,06	200
II этап	1	25	71	10	71	19	0,34	0,07	91
	2	25	86	10	57	19	0,34	0,07	96
III этап	1	23	44	9	96	22	0,18	0,05	136
	2	23	44	7	78	22	0,21	0,04	83

¹1- *T.vittatus*, 2- *T.vulgaris*, 3- *T.cristatus*; N - количество обследованных временных интервалов (по всем водоемам).

В период более интенсивной элиминации личинок *T.vittatus* (II этап) скорость развития *T.vittatus* и *T.vulgaris* не коррелирует, что определяется компенсационными механизмами в развитии личиночных группировок, описанными в предыдущем разделе. То же можно сказать и о линейном росте - корреляция между темпами роста *T.vittatus* и *T.vulgaris* на отдельных временных интервалах отсутствует.

После повышения смертности обыкновенного тритона доля *T.vittatus* возрастает (III этап); между темпами развития этих двух видов появляется положительная корреляция: $r_{xy} = 0,62$ при $P = 0,01$: в условиях эвтрофикации скорость развития обоих видов на каждом временном интерва-

ле в значительной мере определяется непосредственным воздействием условий среды. Последние однонаправленно влияют на темпы развития *T.vittatus* и *T.vulgaris* замедление и ускорение скорости личиночного развития этих видов происходит синхронно. Проявляется и некоторая синхронизация темпов роста: $r_{xy}=0,44$ при $P=0,05$.

Изменчивость темпов роста и развития *T.vittatus* и *T.vulgaris* по отдельным временным интервалам до повышения смертности обыкновенного тритона практически одинакова (табл. I). Однако к концу июля изменчивость темпов онтогенеза личинок малоазиатского тритона существенно возрастает. Коэффициент вариации темпов развития достигает 96%, темпов роста - 136%, что значительно выше, чем у *T.vulgaris*. Это говорит о более высокой пластичности темпов онтогенеза *T.vittatus*.

Очевидно, значительная изменчивость темпов роста и развития *T.vittatus* в зависимости от окружающих условий повышает резистентность личинок этого вида по отношению к неблагоприятным воздействиям, сопутствующим эвтрофикации. Вместе с тем, у обыкновенного тритона - вида с более жесткими онтогенетическими характеристиками - в условиях эвтрофикации повышается смертность.

Темпы развития личинок гребенчатого тритона не коррелируют с темпами развития малоазиатского и обыкновенного тритонов. Однако темпы линейного роста *T.cristatus* и *T.vittatus* варьируют с известной синхронностью: $r_{xy}=0,55$ при $P=0,01$. Вероятно, основные факторы, определяющие скорость линейного роста, являются общими для всего водоема, в котором развиваются личинки, вне зависимости от их микробиотопической приуроченности. В целом, скорость развития гребенчатого тритона ниже, чем у других видов, а скорость роста - значительно выше.

Интересные факты получены при исследовании взаимосвязи линейного и весового роста. С увеличением размеров водоема возрастает значение степенного коэффициента зависимости массы личинок от их общей длины на предметаморфозных стадиях. Наиболее существенно этот показатель варьирует по водоемам у личинок малоазиатского тритона (от 2,47 до

3,41), наиболее стабилен - у гребенчатого (2,91-3,04). Обыкновенный тритон занимает промежуточное положение (2,84-3,08).

Таким образом, все исследованные характеристики онтогенеза наиболее пластичны у малоазиатского тритона, смертность личинок которого при эвтрофикации водоема практически не повышается.

Исследование развития *T.vittatus* и *T.vulgaris* в лабораторных условиях. Данные, полученные в эксперименте, далеко не во всем совпадают с результатами полевых исследований. Смертность личинок обыкновенного тритона повышается с увеличением в аквариуме количества личинок *T.vittatus*: в аквариумах с численным преобладанием *T.vittatus* (15 из 20 личинок) все личинки *T.vulgaris* погибли, не достигнув метаморфоза. Личинки *T.vittatus* гибли со сходной интенсивностью в разных аквариумах, хотя смертность этого вида слабо зависит от собственной плотности. Темпы развития до начала метаморфоза практически не варьировали по разным аквариумам; личинки *T.vulgaris* развивались несколько медленнее, чем *T.vittatus*. Метаморфоз, начавшись 9 июля у личинок, выключившихся в начале мая, завершился в сентябре: этот процесс сильно растянут по сравнению с природными условиями. Скорость линейного роста была ниже, чем в природе, и не превышала 0,19 мм/сут у малоазиатского тритона и 0,14 мм/сут у обыкновенного. Корреляция между темпами роста *T.vittatus* и *T.vulgaris* ($r_{xy}=0,55$) появилась после перехода личинок на стадии 52/53. Таким образом, подтвердилась обнаруженная в природе тенденция к появлению сходства между темпами роста личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов на предметаморфозных стадиях; вместе с тем, такие закономерности, как возрастание пластичности темпов роста и развития у *T.vittatus* по сравнению с *T.vulgaris*, а также синхронизация темпов роста и развития личинок из разных групп, в аквариуме не проявились. Это свидетельствует о том, что в полной мере все отмеченные тенденции имеют место только при развитии личинок в природе, параллельно с динамикой условий среды

ГЛАВА VI. ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЛИЧИНОК ТРИТОНОВ

Подавляющее большинство пищевых объектов, потребляемых личинками тритонов - представители восьми семейств, относящихся к четырем классам беспозвоночных. Это семейства Chydoridae, Daphniidae, Cyclopidae, Cypridae (Crustacea), Planorbidae (Gastropoda), Sphaeriidae (Bivalvia), Chironomidae и Culicidae (Insecta). Изредка в диете личинок встречаются насекомые разной таксономической принадлежности (личинки поденок, стрекоз и жесткокрылых). Все объекты были объединены в 9 групп. По соотношению указанных групп в спектре питания устанавливалось сходство трофических связей исследуемых видов и изменчивость этого показателя в зависимости от условий обитания. Величина перекрытия спектров питания зависит от окружающих условий, в том числе от количества и соотношения разных таксонов добычи в среде. Поэтому индекс перекрытия определялся независимо для каждой пары одновременно взятых выборок личинок двух видов. Вычисляли его по формуле Пианки

$$O_{xy} = \frac{\sum P_{xi} \sum P_{yi}}{(\sum P_{xi}^2 \sum P_{yi}^2)^{1/2}}, \text{ где } P_{xi} \text{ и } P_{yi} - \text{доли каждой группы в суммарном количестве или биомассе объектов в пище видов } X \text{ и } Y.$$

Из обследованных 29 выборок *T.vittatus* и *T.vulgaris* в 21 O_{xy} (по количеству объектов разных групп) превысил 0,9-перекрытие практически полное. Из 12 параллельно обследованных выборок *T.vittatus* и *T.cristatus* O_{xy} превысил 0,9 в четырех выборках. В других четырех выборках индекс имел значение ниже 0,6. Таким образом, очевидно значительное несходство диет личинок гребенчатого и малоазиатского тритонов. При вычислении O_{xy} все ракообразные из семейства Daphniidae, рассматривались как представители одной группы. На самом деле личинки *T.vittatus* и *T.vulgaris* потребляют из дафниид почти исключительно представителей фитофильного рода *Simoserphalus*, которые обитают в зарослях водных растений; а личинки *T.cristatus* - представителей планктонных родов *Daphnia* и *Moina*. Таким образом, между личинками гребенчатого тритона и личинками *T.vittatus* и *T.vulgaris* имеют место

устойчивые различия в составе потребляемого корма, также как и в их микробиотопической приуроченности.

Однако между сходными в общем трофическими связями личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов также имеются различия. Они проявляются в степени изменчивости величины избирательности по отношению к различным группам корма. Величина избирательности по отношению к четырем семействам ракообразных определялась в 17 выборках *T.vittatus* и *T.vulgaris* и в 5 выборках *T.cristatus* по индексу элективности В.С. Ивлева $E = \frac{r_1 - p_1}{r_1 + p_1}$, где r_1 и p_1 - соответственно доля количества объектов группы i в диете личинок и в окружающей среде. Величина E существенно зависит от окружающих условий: положительная избирательность по отношению к каждой группе корма при изменении условий может снижаться и даже переходить на отрицательную. Вместе с тем, величина избирательности по отношению к каждой группе изменяется у малоазиатского и обыкновенного тритонов синхронно: коэффициенты корреляции по величине элективности составляют: для Chydoridae- +0,89, для Cypridae- +0,76, для Cyclopoidea и Daphniidae - +0,71 при $R=0,01$. Поскольку величина E изменяется в пределах от -1 до $+1$ и среднее может принимать нулевые значения, для оценки изменчивости этого показателя использовали не коэффициент вариации, а среднеквадратическое отклонение σ . Результаты сравнения этих показателей следующие: избирательность по отношению к Cyclopoidea изменяется по выборкам более существенно у *T.vittatus* : $\sigma = 0,44$ при $\sigma = 0,07$ у *T.vulgaris*. По отношению к дафниидам: $\sigma = 0,65$ у *T.vittatus* $\sigma = 0,56$ у *T.vulgaris*. Избирательность по отношению к Cypridae $\sigma = 0,49$ у *T.vittatus* , $\sigma = 0,43$ у *T.vulgaris* . Наконец, избирательность по отношению к Chydoridae варьирует у обоих видов в равной степени: $\sigma = 0,38$. Эти показатели отражают большую пластичность трофических связей малоазиатского тритона. Таким образом, большая экологическая пластичность личинок *T.vittatus* из исследуемой популяции проявляется не по одному

признаку, но по целому комплексу его реакций на изменяющуюся среду.

ГЛАВА VII. ЭКОЛОГИЯ ВЗРОСЛЫХ ТРИТОНОВ

Несмотря на очевидную близость экологии изученных видов тритонов по ряду параметров отчетливо проявляется видовая специфика. В частности, далеко не в каждом исследованном нами водоеме размножатся все три вида. Размножение обыкновенного тритона в Восточной Грузии происходит только в водоемах, расположенных в горах не ниже 1000 м над ур.м. Гребенчатый тритон использует для размножения только относительно крупные водоемы (на хребте Сатовле он размножается в водоемах I и 2). Наиболее универсален в использовании отдельных местообитаний (в пределах обследованной нами территории) малоазиатский тритон.

В период жизни в воде взрослые особи разных видов имеют различную биотопическую приуроченность. Об этом свидетельствует состав пищи тритонов. В диете обыкновенных и самцов малоазиатских тритонов преобладают фитофильные организмы (75% от общего количества потребляемых объектов). В пище гребенчатых тритонов имеется большое количество бентоса - 44%. Таким образом, большее экологическое сходство сохраняется между малоазиатским и обыкновенным тритонами.

Данные по динамике численности *T. vittatus* и *T. vulgaris*, полученные в 1983-1985 гг, представлены в таблице 2. Во всех исследованных местообитаниях наиболее многочисленным является обыкновенный три-

Таблица 2.
Изменения численности малоазиатского и обыкновенного тритонов в 1983-1985 годах¹.

годы исследования	<i>T. vittatus</i>				<i>T. vulgaris</i>			
	N	ON	N	ON	N	ON	N	ON
1983	105	23	100	36	333	50	462	120
1984	132	57	60	33	162	51	121	34
1985	65	14	71	17	168	34	167	25

¹ N - общее количество тритонов, размножавшихся в водоемах 3 и 4; ON - ошибка показателя.

тон; численность малоазиатского тритона значительно ниже. Особенно

редкий вид - гребенчатый тритон; поэтому мечение и повторный отлов *T.cristatus* не дало удовлетворительных результатов.

Зима 1983-1984 гг. была необычно холодной и снежной. Численность половозрелых особей, особенно обыкновенных тритонов, во всех водоемах к 1984 году снизилась. К 1985 г. численность *T.vulgaris* вновь несколько возросла. Показательно, что в экстремальных условиях (холодная зима) более чувствительной оказалась популяция обыкновенного тритона, хотя высокая численность этого вида во все года исследования свидетельствует об относительно низкой смертности в обычных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературы показал, что расхождение ниш нельзя считать единственно возможным результатом сосуществования близких видов. Альтернативой расхождения ниш может быть параллельная эволюция потенциальных конкурентов, направленная на повышение конкурентоспособности одинаковыми путями (Гиляров, 1981; Ghilarov, 1984; Larssen, 1984). Однако в природе нет экологически идентичных видов; эволюция каждого вида зависит от его экологической специфики.

В исследованных нами популяциях гребенчатый тритон обнаруживает направленные отличия от остальных видов по ряду экологических признаков. В частности, свободноплавающий образ жизни личинок *T.cristatus* и особенности их питания ставят их в иные экологические условия по сравнению с *T.vittatus* и *T.vulgaris*. Таким образом, расхождение экологических ниш личинок гребенчатого тритона и двух других видов может иметь место даже при их развитии в одном водоеме.

С другой стороны, сходство экологии личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов и однонаправленность реакций этих видов на изменяющуюся среду позволяет говорить о сходных путях приспособления исследованных популяций этих видов к обитанию в мелких эвтрофных водоемах.

Г.Ф.Гаузе (1984) выдвинул концепцию обратной зависимости между

приспособленность организмов к окружающей среде и их приспособляемость к изменяющимся или варьирующим условиям. Совместно обитающие популяции *T. vittatus* и *T. vulgaris*, вероятно, не могут быть в одинаковой мере адекватно приспособлены к одним и тем же условиям существования. Однако менее приспособленная к стабильным условиям популяция должна, согласно концепции Гаузе, обладать большими адаптивными возможностями при значительном изменении условий среды.

В проведенном исследовании показана большая пластичность таких параметров, как темпы роста и развития, а также трофические связи, у личинок малоазиатского тритона. Особенно повышается изменчивость этих характеристик при резком изменении условий среды обитания, вызванном обмелением и эвтрофикацией водоемов. Обыкновенный тритон имеет более жесткие темпы роста и развития и менее лабильные трофические связи. Личинки этого вида более приспособлены к условиям развития до начала эвтрофикации водоемов, на что указывает меньшая их смертность в этот период. Однако при изменении условий в конце лета личинки *T. vulgaris* оказываются более уязвимыми, смертность их повышается и превышает смертность личинок малоазиатского тритона.

Изменение условий среды в результате летней эвтрофикации типично для мелких водоемов, в которых происходит развития личинок тритонов. Относительно стабильные, оптимальные условия вследствие сезонного пересыхания водоемов регулярно сменяются на экстремальные. При этом преимущество периодически переходит от вида с более стабильной экологией (*T. vulgaris*) к виду, обладающему пластичными экологическими характеристиками (*T. vittatus*). Это определяет длительную равновесную динамику численности указанных видов.

Примечательно, что в исследованном районе стабильнее экология более пластичного в целом вида, обладающего широким ареалом, обыкновенного тритона. Малоазиатский тритон — узкоареальный вид, условия обитания его популяций меньше варьируют в пределах ареала, чем у *T. vul-*

garis. Однако в пределах обитания отдельной популяции особи этого вида легче адаптируются ко всему диапазону изменений среды во времени, характерному для данного района. Это дает возможность малоазиатскому тритону, узкоареальному и немногочисленному виду, сохраняться в природе наряду с широко распространенным обыкновенным тритоном.

ВЫВОДЫ

1. В результате данной работы выявлен новый механизм равновесной динамики численности популяций и сосуществования видов, имеющих сходные адаптации к окружающей среде и однонаправленно реагирующих на ее изменения. При этом популяции близких видов, экологические реакции которых проявляются сходным образом, но выражены в разной степени, поочередно получают преимущество в ходе изменения условий среды:

а) в относительно стабильных условиях выше смертность *T.vittatus*, экологические характеристики которых пластичнее; в изменяющихся условиях (эвтрофикация, обмеление, пересыхание) выше смертность *T.vulgaris*, имеющих более стабильные экологические реакции;

б) за счет чередования относительно стабильных (оптимальных) и изменяющихся (экстремальных) условий в природных экосистемах имеет место равновесие между численностями популяций указанных видов.

в) пластичность экологии личинок тритонов проявляется в комплексе реакций на изменения условий. По сравнению с *T.vulgaris* личинки *T.vittatus* пластичнее по времени метаморфоза, скорости роста и развития и характеру изменения пропорций тела, лабильнее их трофические связи.

г) пластичность экологических характеристик стабилизирует величину смертности.

2. Видоспецифичность комплекса адаптаций личинок тритонов к окружающей среде проявляется при сравнительном изучении гребенчатого тритона и остальных двух видов. Развитые личинки *T.cristatus* приспособлены к плаванию в толще воды; питаются они преимущественно планктоном. Личин-

ки малоазиатского и обыкновенного тритонов сосредоточены в зарослях водной растительности, основу их питания составляют фитофильные организмы; при сравнительном исследовании личинок *T. vittatus* и *T. vulgaris* направленных экологических расхождений не обнаруживается.

3. В непересыхающих водоемах независимо от сроков икрометания и выклева исследуемые виды метаморфозируют в одно и то же время - в конце августа. Такая стабильность сроков выхода на сушу обусловлена наличием компенсационных механизмов в развитии. Темпы развития поздно вылупившихся личинок ускорены, а выклюнувшихся в более ранние сроки - замедлены.

4. При значительном снижении уровня воды в водоемах в результате их раннего пересыхания и связанного с этим повышения плотности личинок животные могут проходить метаморфоз примерно вдвое быстрее обычно, но при относительно мелких размерах - за счет ускорения развития на предметаморфозных стадиях.

5. Установлена не видоспецифичная плотностнозависимая смертность личинок тритонов, имеющая место на самых ранних этапах развития личинок.

6. Предложены конкретные меры для контроля численности популяций внесезонного в Красную Книгу СССР малоазиатского тритона: ежегодный учет половозрелых особей, наличие и состояние мест размножения, развития и завершения метаморфоза.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н. Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях. В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск. УНЦ АН СССР, 1985, с. 48 - 55.

2. Тархнишвили Д.Н. Исследование динамики численности личинок хвостатых амфибий в природе. В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Часть V. Вопр. герпетол. Мат. 4-го Всесоюз. совещания. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1984, с. 42 - 43.

3. Тархнишвили Д.Н., Пястолова О.А. Динамика численности личинок тритонов (*Urodela, Salamandridae*) Кавказа при их совместном развитии в естественных условиях. Зоол.журн., 1985, т.64, В.7, с.997-1002.
4. Тархнишвили Д.Н. Некоторые особенности развития тритонов Кавказа. В кн.: Пробл. экол. мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1985, с.52 - 53.
5. Тархнишвили Д.Н. Размножение трех видов тритонов в смешанной популяции. В кн.: Шестая научн. конф. мол. научн. сотр. и специалистов, тбилиси, АН Груз.ССР, 1985, с.9-17.
6. Тархнишвили Д.Н. Изменчивость скорости развития личинок двух видов тритонов в естественных условиях. В кн.: Вопросы герпетологии (VI Всесоюзн. герпетологическая конференция). Ленинград; "Наука", 1985, с.206-207.
7. Тархнишвили Д.Н. динамика роста личинок двух видов тритонов Кавказа. Экология, 1986, № 6, с.68-71.



Подписано к печати 20. 11. 86 Формат 60x84/16. НС 18422
Бумага для множительных аппаратов. Печать плоская.
Объем 1,0 уч.-изд. л. Заказ 849 Тираж 100 экз. Бесплатно.
Уральский ун-т. 620083, Свердловск, пр. Ленина, 51.

Типолаборатория УрГУ. Свердловск, пр. Ленина, 51.