

- Яблоков А. В. Популяционная биология. — М.: Высшая школа, 1987. — 303 с.
 Cody M. L. A general theory of clutch size. — Evolution, 1966, N 2, p. 174—184.
- Gebczynski M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus*, 1858. — Acta theriologica, 1965, N 22, p. 303—331.
- Mc Arthur R. H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. — N. Y.: Harper and Row, 1972. — 269 p.
- Watt K. E. F. Principles of environmental science. — McGraw-Hill, 1973. — 319 p.
- Wolk E. Body weight and daily food intake in captive shrews. — Acta theriol., 1969, N 4, p. 35—47.

УДК 574.32 : 597.6

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ОБЕСПЕЧЕНИЯ СТАБИЛЬНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ АМФИБИЙ

В. Г. Ищенко

На основе длительных стационарных исследований популяций амфибий установлено, что широкая внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок амфибий обычно реализуется при усложнении пространственной структуры популяции. В наземной фазе эта изменчивость реализуется в разнообразии важнейших репродуктивных характеристик популяции (плодовитость, продолжительность жизни, количество периодов размножения на особь, время полового созревания). Усложнение пространственной структуры популяции способствует большей стабилизации популяции, создавая базу для действия разнонаправленного отбора на разных фазах популяционного цикла.

Бурное развитие популяционной экологии в последние десятилетия привело к надежно обоснованному заключению о том, что успех любых мероприятий, связанных с эксплуатацией биологических ресурсов, в значительной мере определяется адекватными представлениями о популяционной структуре важнейших видов. Изучение динамики этой структуры в пространстве и во времени считается одной из важнейших задач современной экологии. В качестве наиболее общей научной проблемы, имеющей и первостепенное прикладное значение, рассматривается определение потенциального «экологического резерва» популяций разных видов в разных условиях среды (Шварц, 1973). Естественно, что в группу важнейших видов входят не только те, численность которых желательно контролировать, но и многие другие, являющиеся существенными компонентами различных биогеоценозов, которые на равных основаниях с утилитарно используемыми можно рассматривать в качестве биологических ресурсов.

Применительно к земноводным проблема экологического резерва популяций в последнее время обсуждается как проблема обеспечения стабильности популяций в нестабильной среде (Северцов, 1986; Kaplan, Cooper, 1984; Wilbur, 1980; Travis, 1983). При этом всегда подразумевается, что нестабильность среды оказывает наибольшее действие в тот период, когда часть слагающих популяцию особей проходит личиночное развитие и рост. Для подавляющего большинства видов земноводных как в умеренной, так и в тропической зонах характерно прохождение личиночных стадий во временных водоемах (Duellman, Тицев, 1986). Можно считать нормальной картину, когда на территории, занимаемой популяцией какого-либо вида земноводного, в различные периоды существования популяции количество таких водоемов (степень структурированности популяции) оказывается малопредсказуемым, равно как непредсказуемо и время функционирования любого конкретного водоема (длительность существования внутрипопуляционной группировки). Поэтому в настоящее время батрахологи много внимания уделяют изменчивости характеристик жизненного цикла (скорость роста и развития личинок, размеры яйца и плодовитость, возраст дости-

жения половозрелости и продолжительности жизни), определяющих наиболее общую характеристику — пластичность онтогенеза (Северцов, Сурова, 1981; Kaplan, Cooper, 1980; Веген, 1988). Большинство авторов признает, что именно большая изменчивость характеристик жизненного цикла является решающим фактором успешного существования популяций земноводных в нестабильной среде.

НЕСТАБИЛЬНОСТЬ СРЕДЫ И СПЕЦИФИЧНОСТЬ ГРУППИРОВОК

Следствием нестабильности среды, прежде всего комплекса абиотических условий, является не только изменчивость пространственной структуры популяции (количества нерестилищ и мест роста и развития личинок амфибий), но и то, что любая из пространственных группировок личинок в популяции оказывается в той или иной мере специфичной. Эта специфичность, определяемая также биотическими факторами, сама по себе приводит как к различной скорости роста и развития личинок амфибий, так и к различной их смертности. В результате этого общий размах популяционной или видовой изменчивости пластичности онтогенеза, по крайней мере на личиночных стадиях, реализуется при максимальной пространственной структурированности популяций, особенно в том случае, если усложнение пространственной структуры популяции сопровождается увеличением биотического разнообразия. Примером тому могут служить результаты изучения скорости роста и развития личинок остромордой лягушки в популяции, исследованной на территории Свердловской области. При обследовании в 1978 г. 27 водоемов длительность личиночного периода (без периода эмбриогенеза) у *Rana arvalis* составляла 45—118 дней, причем соответствующие средние величины для разных водоемов варьировали от 47,2 до 85,6 дня. При сравнении этих данных с результатами, полученными в предыдущий год, было установлено, что для одного и того же водоема средние скорости личиночного развития могут колебаться в разные годы в пределах 34,4—59,2 дня, 55,0—73,9 дня и т. д. (Ищенко, 1982).

Специфичность различных внутрипопуляционных группировок в значительной мере проявляется в изменчивости размеров тела, при которых происходит успешное завершение метаморфоза ежегодно поступающими в популяцию особями. Например, в популяции озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), размножающейся в серии водоемов близ г. Поти (Грузинская ССР), из разных водоемов в одно и то же время в 1985 г. сеголетки выходили на сушу при средней длине тела 16,7—25,06 мм и средней сырой массе тела 493,1—1740,7 мг. В популяции сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dub.), обитающей на юго-востоке Свердловской области, в 12 водоемах в 1982—1983 гг. метаморфоз проходил при общей длине 20,5—53,3 мм и сырой массе тела от 58 до 888 мг, размах колебаний соответствующих средних величин для разных водоемов составлял 23,84—44,80 мм и 135,5—580,3 мг, причем лишь в одном случае отмечены годичные различия (31,92 и 38,12 мм и 230,2 и 379,0 мг). При обследовании в это же время сеголеток обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris* (L.)) установлено, что метаморфоз завершается при общей длине тела 21,6—41,9 мм и массе тела 80—460 мг, соответствующие средние величины для разных водоемов колеблются в пределах 27,27—38,67 мм и 122,7—351,8 мг, а средние для одного водоема в разные годы — в пределах 27,27—34,07 мм и 123,8—203,4 мг (во всех перечисленных случаях $P < 0,001$; Ищенко, 1984).

Большое разнообразие размеров тела сеголеток в момент завершения метаморфоза отмечено в популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). С 1977 по 1984 г. в разных водоемах сырая масса тела колебалась от 80 до 1030 мг, средняя масса тела для отдельных водоемов — от 128,8 до 806,0 мг. При этом наблюдались не только сильные

различия в средних величинах между водоемами в один и тот же год, но и в средних величинах для одного водоема за разные годы (347,3—806,0 мг, 199,6—416,0 мг, 210,0—325,3 мг и т. д.).

Понятно, что изменчивость размеров тела сеголеток является отражением изменчивости скорости роста и развития личинок, возникающей на самых ранних этапах личиночного развития или эмбриогенеза. По мнению многих исследователей, эта изменчивость может вызываться действием разнообразных факторов: плотностно-зависимой конкуренцией при ограничении ресурса (Wilbur, 1977; Travis, 1984); изменчивостью скорости дифференциации развивающихся особей (Smith-Gill, Berven, 1979); продуктами метаболизма развивающихся личинок (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Rose, 1960), размерами яиц (Kaplan, 1985, 1987; Berven, Chadra, 1988). Полагается, что большую роль могут играть наследственные факторы (Bergen, 1982, 1987), или же ведущая роль отводится внешним факторам (Сурова, 1988; Ищенко, 1982). В то же время в естественных условиях выделить ведущую роль какого-либо фактора практически невозможно из-за их интегрального взаимодействия (Wilbur, 1972, 1976) или в силу того, что далеко не все действующие факторы в природе можно учесть (Travis a. o., 1985). Тем не менее очевидно, что одна из фундаментальных характеристик организма, определяющая его жизненность, — размеры тела — варьирует уже на ранних стадиях индивидуального развития в значительной мере из-за сложности популяционной структуры (как разнообразия условий среды в пространстве, так и изменения этого разнообразия во времени).

Таким образом, именно нестабильность среды, в которой обитает популяция, определяет изменчивость характеристик, обеспечивающих выживаемость особей.

РЕАЛИЗАЦИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛИЧИНОЧНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ В НАЗЕМНОЙ ФАЗЕ

При обсуждении характеристик сложного жизненного цикла амфибий (Wilbur, 1980) было справедливо отмечено, что данные, свидетельствующие о зависимости между особенностями популяционных характеристик (рост, развитие, смертность) для личиночных стадий и на стадии имаго практически отсутствуют. В то же время почти все исследователи принимают, что прохождение метаморфоза в сжатые сроки и при относительно больших размерах тела для популяции предпочтительнее. Во-первых, результаты прямого калориметрирования свидетельствуют о том, что прохождение метаморфоза при больших размерах тела энергетически дешевле (Сгут, 1981). Во-вторых, согласно общему правилу, более крупные особи имеют более широкий кормовой спектр и, следовательно, более конкурентноспособны.

Быстрое личиночное развитие в нестабильной среде, естественно, предпочтительнее, так как обилие временных водоемов при длительном личиночном развитии не гарантирует успешного завершения метаморфоза значительной части новой генерации в случае их пересыхания (Щупак, 1984, 1985). При быстром завершении личиночного периода больше времени остается на рост перед первой зимовкой, которая нередко рассматривается как критический период в жизни молодняка, но данные о дифференциальной смертности на зимовках животных разных размеров или разного календарного возраста отсутствуют. В то же время о дальнейшей реализации изменчивости размеров тела, возникающей в результате большого разнообразия условий роста и развития личинок на базе сложной пространственной структуры популяции, можно судить на основе следующих результатов последних исследований.

В результате обследования нескольких видов земноводных установлено, что даже при большой индивидуальной изменчивости скорости

роста на суше существует общая тенденция, заключающаяся в том, что в среднем исходно более крупные особи и в дальнейшем остаются более крупными. Этот результат получен на основе мечения сеголеток и молодых особей остромордой лягушки *Rana arvalis* (Ищенко, Леденцов, 1985), травяной лягушки *Rana temporaria* (Gibbons, McCarthy, 1984), обыкновенного (*Triturus vulgaris*) и гребенчатого (*Triturus cristatus*) тритонов (Hagström, 1977), трехполосой квакши *Pseudacris triseriata* (Smith, 1987), кротовидной амбистомы *Ambystoma talpoideum* (Semlitsch, Scott, Pechmann, 1988) и лесной лягушки *Rana sylvatica* (Berven, 1988). Сохранение более крупных размеров в процессе роста по сравнению с исходно мелкими особями весьма существенно, так как с размерами тела скоррелирована плодовитость. Так, у *Rana arvalis* в изученной нами популяции эта корреляция равна 0,855 (Ishchenko, 1988), в результате чего четырехлетние особи при размерах тела в разные годы 46,2 и 51,6 мм имеют среднюю плодовитость 687,3 и 949,7 яиц. У экологически сходного вида *Rana sylvatica* на долю размеров тела приходится 53% дисперсии плодовитости (Berven, 1988).

Не менее важным является и то, что размеры тела, при которых особи становятся половозрелыми, могут отмечаться в более раннем календарном возрасте при условии быстрого прохождения личиночных стадий (Berven, 1988; Smith, 1987), и то, что ранний метаморфоз при наиболее крупных размерах тела приводит к тому, что при первом размножении особи имеют более крупные размеры тела (Semlitsch a. o., 1988).

Кроме того, на ряде видов амфибий установлено, что наиболее крупные особи не являются самыми долгоживущими. Напротив, большая продолжительность жизни в пределах популяции характерна для относительно мелких особей (Gibbons, McCarthy, 1984; Hagström, 1977), созревающих и размножающихся впервые позже по сравнению с более крупными особями.

При исследовании динамики возрастной структуры и численности популяции *Rana arvalis* нами было установлено, что возрастной состав размножающихся животных в разные годы сильно варьирует: основу размножающейся части популяции могут составлять трех-четырехлетние особи (например, в 1983 г., при доле особей старше пяти лет 2—3%) или более старые (в 1987 г. более 4% самок были восьмилетними, а в целом среди размножавшихся животных особи старше пяти лет составляли 14%; Ищенко, Леденцов, 1987; Ishchenko, 1988). Наблюдалась случаи, когда численность четырехлетних особей в период размножения заметно превышала численность трехлетних особей в предыдущий период размножения, что свидетельствует о полном созревании генерации лишь в четырехлетнем возрасте, но также отмечены ситуации, когда численности трех- и четырехлетних животных среди размножающихся в смежные годы были практически равными, что может свидетельствовать о созревании большей части генерации в трехлетнем возрасте (см. рисунок). При этом средние размеры четырехлетних особей *Rana arvalis* в 1983 г. равнялись 46,21 мм, а в 1986 г. — 51,07 мм, т. е. генерация, созревающая полностью на год позже, была явно мельче. В то же время именно эта генерация, проходившая личиночное развитие в 1979 г., характеризовалась наибольшей продолжительностью жизни.

Поскольку аналогичные данные в литературе отсутствуют, не совсем ясно, насколько обычны описываемые ситуации. Однако более нормальной представляется картина, когда новая генерация исходно достаточно разнообразна, и в ее пределах половое созревание по разным причинам происходит неодновременно, в том числе из-за изменчивости времени достижения половозрелости и изменчивости размеров тела. В таком случае животные, размножающиеся впервые на год позже,

будут иметь те же размеры, что и животные, размножающиеся впервые в трехлетнем возрасте, или они могут быть даже мельче. В этом отношении представляют интерес результаты ретроспективного анализа, проведенного А. В. Леденцовым.

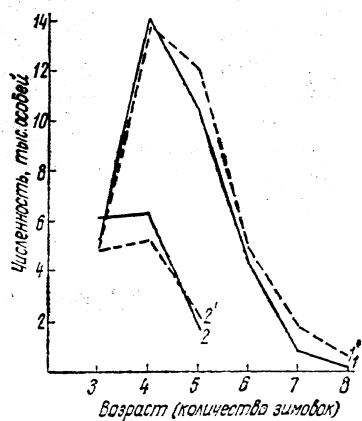
Предварительно было установлено, что размеры тела размножающихся особей, так же как и неполовозрелых, сильно коррелированы с диаметром третьей фаланги четвертого пальца задней конечности, используемого в наших исследованиях при определении абсолютного возраста особи (Леденцов, 1985). У трехлетних самок, размножавшихся в 1983 г., диаметр фаланги варьировал от 0,32 до 0,41 мм, а у шестилетних самок, размножавшихся в 1986 г., диаметр кости, ограниченный линией склеивания, соответствующей третьей зимовке, варьировал от 0,29 до 0,39 мм, причем особи с диаметром фаланги менее 0,33 мм составляли 52%, тогда как у трехлетних в 1983 г. — лишь 7,7%. Таким образом, и у этого вида наиболее мелкие особи размножаются в более старшем календарном возрасте.

При сравнении диаметра фаланги четырехлетних особей в 1983 г. (0,29—0,43 мм) с диаметром кости, ограниченной линией склеивания, соответствующей четвертой зимовке, у восьмилетних особей в 1987 г. оказалось, что у последних он существенно меньше (0,28—0,36 мм). Это косвенно подтверждает положение о том, что наиболее крупные особи до предельного возраста не доживают. Однако установление подобных фактов возможно лишь на основе длительных стационарных исследований популяций, необходимость которых неоднократно подчеркивалась (Ищенко, Леденцов, 1987; Cummins, 1986; Ryser, 1986; Bergen, 1988; Semlitsch et al., 1988 и др.).

Таким образом, изменчивость важнейших популяционных характеристик, определяющих воспроизводство и, следовательно, стабильность популяции (плодовитость, время наступления половозрелости, размер тела при первом размножении и связанные с ним особенности (Bergen, 1988)), тесно связана с изменчивостью размеров тела при прохождении метаморфоза, которая, в свою очередь, определяется сложностью пространственной структуры популяции и динамикой ее во времени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из немногочисленных к настоящему времени популяционно-демографических исследований амфибий следует, что если в популяции возникает генерация, прошедшая свое личиночное развитие быстро и при большой скорости роста, то в дальнейшем она может относительно быстро достигнуть половозрелости и достаточно быстро исчезнуть, о чем свидетельствуют приведенные выше результаты исследований популяции остромордой лягушки. Наоборот, исходно мелкая генерация, даже достигнув половозрелости на год позже, будет размножаться большее количество раз в жизни при условии, что после достижения половозрелости все особи размножаются ежегодно до конца жизни. Поскольку совокупность благоприятных абиотических и биотических условий для большой выживаемости личинок любой генерации достаточно редка из-за нестабильности среды, «исходно крупные» особи на про-



Возрастные изменения численности двух размножающихся генераций в популяции остромордой лягушки (Свердловская область):

1, 1' — генерация 1979 г.; 2, 2' — генерация 1982 г.; 1, 2 — самцы, 1', 2' — самки.

размеры яйца, время наступления первого размножения и связанные с ним особенности (Bergen, 1988)), тесно связана с изменчивостью размеров тела при прохождении метаморфоза, которая, в свою очередь, определяется сложностью пространственной структуры популяции и динамикой ее во времени.

тяжении своей жизни имеют меньше шансов столкнуться с условиями, благоприятными для развития их потомства. Так, особи генерации 1976 г. в популяции *Rana arvalis* в большинстве случаев размножались дважды в жизни. Напротив, «исходно мелкие» генерации, хотя и имеющие более низкую среднюю плодовитость, живут дольше (большинство особей генерации 1979 г. размножалось пять раз), соответственно имеют больше шансов встретиться с условиями, гарантирующими успешное развитие их потомства.

Таким образом, условия роста и развития личинок оказываются прямо связанными с дальнейшим репродуктивным успехом особи, а следовательно, и со стабильностью популяции. В то же время разнообразие условий роста и развития личинок, а значит, и разнообразие репродуктивных характеристик на уровне имаго определяются сложностью пространственной организации популяции. Если учесть, что изменчивость таких репродуктивных черт, как возраст первого размножения, связанные с ним плодовитость и размеры яйца, явно адаптивна (Kaplan, Cooper, 1984; Bergep, 1988) в колеблющихся условиях среды, следует признать, что и сложная пространственная организованность популяции также будет адаптивной.

Эта адаптивность проявляется и при колебании численности популяций амфибий. Благоприятные ситуации, когда большая часть генерации успешно завершает метаморфоз, редки и непредсказуемы (в исследованной нами популяции *Rana arvalis* с 1977 по 1988 гг. такая ситуация наблюдалась лишь однажды, в 1979 г.). В подобных случаях в дальнейшем среди половозрелых особей наблюдается преобладание одной возрастной группы, и в период размножения неизбежно снижение возрастного кросса и как следствие уменьшение фенотипического разнообразия потомства. Аналогичные явления возможны и в неподразделенной в пространстве популяции, когда размножение происходит в пределах одного репродуктивного центра (ситуации, по-видимому, редки и нежелательны, поскольку действие неблагоприятных средовых факторов может привести к полной гибели новой генерации), или тогда, когда даже в сильно подразделенных популяциях направленное действие средовых факторов приводит к повышенной выживаемости одной генерации или гибели нескольких подряд. Обычно в достаточно структурированных в пространстве популяциях часть потомства каждой генерации выживает, что приводит к разнообразному составу брачных пар (Мина, 1974), обеспечивающему высокую гетерогенность потомства, которая, в свою очередь, служит залогом стабильности популяции.

Из приведенных выше данных следует, что усиление разнородности популяции на базе усложнения ее пространственной структуры может не давать селективного преимущества особям с крайними значениями характеристик жизненного цикла или репродуктивных показателей. Напротив, наличие сложной пространственной организации популяции создает базу для действия разнонаправленного отбора или смены направлений его на разных фазах популяционного цикла, что обеспечивает поддержание генетической разнородности и стабильности популяций.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
31 октября 1988 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Ищенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и ее возможные экологические последствия. — В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 23—49.
- Ищенко В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях. — В кн.: Особенности роста и среда обитания. Свердловск, 1984, с. 26—36.

- Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки. — В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 11—21.
- Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки. — В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987, с. 40—51.
- Леденцов А. В. О возможности ретроспективной оценки размеров тела остромордой лягушки. — В кн.: Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического мониторинга. Свердловск, 1985, с. 32—33.
- Мина М. В. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) в одном из малых водоемов Московской области. — Зоол. журнал, 1974, 53, вып. 12, с. 1826—1832.
- Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции популяции и адаптации популяции. — Журнал общ. биол., 1981, 42, № 2, с. 181—192.
- Сурова Г. С. Средовая и наследственная компоненты темпов онтогенеза личинок травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек. — Зоол. журнал, 1988, 67, вып. 3; с. 396—405.
- Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии. — В кн.: Современные проблемы экологии. М., 1983, с. 21—31.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия. — Экология, 1970а, № 1, с. 77—82.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия. — Экология, 1970б, № 2, с. 38—54.
- Щупак Е. Л. Рост и развитие личинок остромордой лягушки в пересыхающих водоемах. — В кн.: Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984, с. 3—18.
- Щупак Е. Л. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки. — В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, с. 22—36.
- Berven K. A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. — Evolution, 1982, 36, N 5, p. 962—983.
- Berven K. A. The heritable basis of variation in larval developmental patterns within populations of the wood frog (*Rana sylvatica*). — Evolution, 1987, 41, N 5, p. 1088—1097.
- Berven K. A. Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frogs (*Rana sylvatica*). — Copeia, 1988, N 3, p. 605—615.
- Berven K. A., Chadera B. G. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). — Oecologia, 1988, 75, N 1, p. 67—72.
- Crump M. L. Energy accumulation and amphibian metamorphosis. — Oecologia, 1981, 49, N 2, p. 167—169.
- Gibbons M. M. McCarthy T. K. Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria*. — Holarctic ecology, 1984, 7, p. 419—427.
- Cummins C. P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* L. — J. of Animal Ecology, 1986, 55, p. 303—316.
- Duellman W. E., Trueb L. Biology of Amphibians. — N.-Y.: McGraw. Hill, 1986.
- Hagström T. Growth studies and ageing methods for adult *Triturus vulgaris* L. and *T. cristatus* Laurenti (Urodela, Salamandridae). — Zool. scripta, 1977, 6, N 1, p. 61—68.
- Ishchenko V. G. Population biology of amphibians. — In.: Yablokov A. V. (ed.). Population biology. Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol., Harwood AP GmbH, L.: 1988, v. 3, p. 87—116.
- Kaplan R. H. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis*. — Oecologia, 1987, 71, N 2, p. 273—279.
- Kaplan R. H. Maternal influence on offspring development in the California newt, *Taricha torosa*. — Copeia, 1985, N 4, p. 1028—1035.
- Kaplan R. H., Cooper W. S. Coin tossing in amphibian life histories: a decision theoretic approach. — ICSEB-11: 2nd Int. Congr. Syst. and Evol. Biol., Vancouver, 1980, p. 250.
- Kaplan R. H., Cooper W. S. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the «adaptive coin-flipping» principle — Amer. Natur., 1984, 123, N 3, p. 393—410.
- Rose S. M. A feedback mechanism of growth control in tadpoles. — Ecology, 1960, 41, N 1, p. 188—196.
- Ryser Jan. Alterstruktur, Geschlechterverhältniss und Dynamik einer Grassfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) aus des Schweiz. — Zool. Anzeiger, 1986, 217, N 3—4, p. 234—251.
- Semlitsch R. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K. Time and size at metamor-

- phosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. — Ecology, 1988, 69, N 1, p. 184—192.
- Smith D. C. Adult recruitment in chorus frogs: effect of size and date at metamorphosis. — Ecology, 1987, 68, N 2, p. 344—350.
- Smith-Gill S. J., Berven K. A. Predicting amphibian metamorphosis. — Amer. Natur., 1979, 413, p. 563—585.
- Travis J. Variation in development patterns of larval anurans in temporary ponds. I. Persistent variation within a *Hyla gratiosa* population. — Evolution, 1983, 37, N 3, p. 496—512.
- Travis J. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intra-specific competition. — Ecology, 1984, 65, N 4, p. 1155—1160.
- Travis J., Keen W. H., Juilliana J. The effects of multiple factors on viability selection in *Hyla gratiosa* tadpoles. — Evolution, 1985, 39, N 5, p. 1087—1099.
- Wilbur H. M. Competition, predation and structure of the *Ambystoma*—*Rana sylvatica* community. — Ecology, 1972, 53, N 1, p. 3—21.
- Wilbur H. M. Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. — Ecology, 1976, 57, N 6, p. 1289—1296.
- Wilbur H. M. Interaction of food level and population density in *Rana sylvatica*. — Ecology, 1977, 58, N 1, p. 206—209.
- Wilbur H. M. Complex life cycles. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, 11, p. 67—92.

УДК 599.323.4+591.3+591.481.4

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ВОЗРАСТНЫХ МАРКЕРОВ ГРЫЗУНОВ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Г. В. Оленев

В стационарных условиях изучена динамика основных внутрипопуляционных параметров природной популяциирыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Sch.) с использованием индивидуального прижизненного мечения (1975—1987 гг.). Проанализирована реализующаяся в природе возможность двух путей онтогенетического развития (проявление поливариантности развития), что отразилось в предложенном нами функциональном подходе, используемом при анализе возрастной структуры популяций на уровне физиологических функциональных группировок (ФФГ). На уровне ФФГ детально изучены закономерности функционирования возрастных маркеров грызунов. Функциональный подход позволил устранить и объяснить причины основных противоречий и трудностей при определении возраста животных по степени возрастных изменений зубов. Возросла точность и в два раза снизилась ошибка при определении возраста корнезубых полевок.

В семидесятые годы академик С. С. Шварц (1980), рассматривая представления о путях эволюционного преобразования популяций, писал: «Главная задача эволюционной экологии заключается в том, чтобы установить, как влияет популяционная структура вида на ход эволюционного процесса, иначе, какова взаимосвязь между экологической и генетической структурой популяции, как отражается изменение экологической структуры популяции на ее генетическом составе» (с. 164). Одним из важных моментов при решении данного вопроса он считал исследование специфики сезонных генераций грызунов — животных, являющихся удобным объектом для подобных целей. Обладая коротким жизненным циклом, «животные — эфемеры», они одновременно являются и цикломорфными животными — за год происходит практически полное обновление популяции.

Вопрос о специфике сезонных генераций С. С. Шварцем ставился следующим образом: «Мы не всегда знаем, какие конкретные причины определяют морфофизиологические особенности конкретных генераций грызунов, но мы точно знаем, что все они могут быть сведены к двум принципиально различным факторам:

1. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — результат прямой реакции организма на изменение условий среды.