

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БУРЫХ ЛЯГУШЕК В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Северцов, Г.С. Сулова
(Биологический ф-т МГУ)

Бурые лягушки представляют собой удобную модель для изучения динамики численности и особенно зависимой от возраста гибели [2,13]. Не слишком трудоемкими методами [6] можно получить данные, которые практически адекватно (в пределах ошибки измерения) отражают абсолютную численность половозрелой части генерации, количество яиц и сеголеток. Не сложно также провести учет численности и распределения личинок, образующих самостоятельную, с экологической точки зрения, популяцию в водоеме. Исходя из этих посылок, с 1975 по 1985 гг. мы изучали экологию развития травяной, *Rana temporaria*, (водоемы 1 и 2) и остромордой, *R. arvalis*, (водоем 3) лягушек в окрестностях Москвы на Звенигородской биостанции МГУ.

Общая картина изменения численности популяции травяной лягушки представлена на рис.1. В водоеме 1 число кладок за годы наблюдений колебалось от 643 до 3234, в водоеме 2 - от 28 до 61. Периодических колебаний численности не выявлено. В то же время из графиков видно, что основная доля начальной численности генерации вымирает до метаморфоза. Число особей, выходящих на сушу, составляет от 6 до 0,16% количества отложенных яиц. До половой зрелости доживают соответственно сотые и тысячные доли процента от начальной численности. Поэтому основное внимание было уделено гибели лягушек на ранних стадиях.

В процессе работы мы выделили 4 этапа онтогенеза.

1. Эмбриональное развитие: от откладки яиц до выклева. Экология развития и смертность в этот период определяются тем, куда и когда отложена икра.

2. Постэмбриональное развитие: от выклева до зарастания наружных

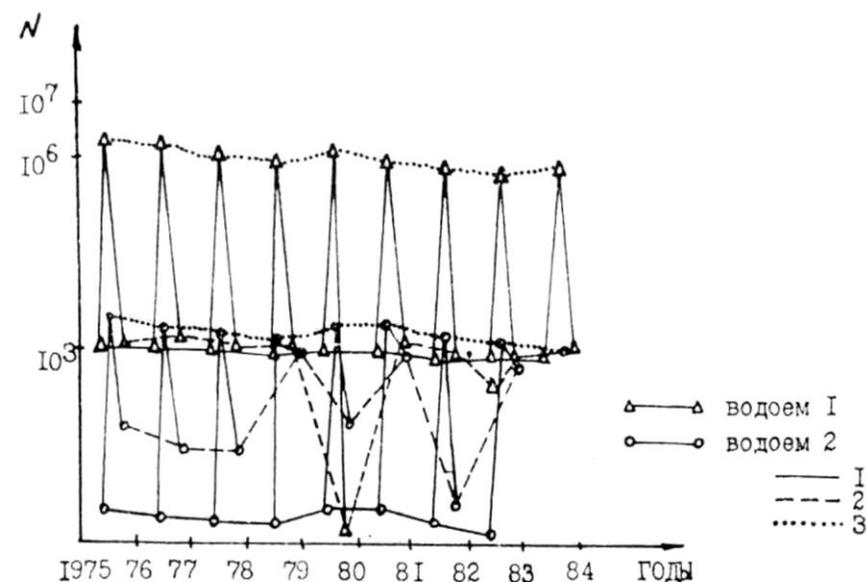


Рис.1. Динамика численности половозрелых особей (1), плодовитости популяции (2) и численности сеголеток (3) травяной лягушки в водоемах 1 и 2

жабр и образования почки задней конечности. В этот период только что вылупившиеся головастики остаются на оболочках икры и образуют плотные скопления. С момента формирования почки задней конечности и перехода к активному питанию они покидают скопления и расплываются по водоему.

3. Личиночное развитие: от миграции из первичного скопления до метаморфоза.

4. Метаморфоз: от прорыва передних конечностей до выхода на сушу.

Темпы развития сильно зависят от особенностей водоема, но если температурный режим в прудах сходен, как было в нашем случае, длительность этапов онтогенеза у травяной и остромордой лягушек оказывается сравнимой (табл.1).

На рис.2 представлены кривые численности травяной лягушки в водоемах 1 и 2. Даже при низкой начальной численности (водоем 2) видно, что ее изменения имеют плотностно-зависимый характер.

Чем выше численность и, соответственно, плотность головастиков в водоеме на ранних этапах развития, тем больше гибель и тем резче падает численность на более поздних этапах онтогенеза, и наоборот. Таким образом, смертность зависит от плотности, а изменения численности имеют регуляторный характер. Регуляторность изменений численности подразумевается плотностно-зависимым характером смертности. Однако эта регуляторность не совершенна. Даже если отбросить годы с высокой смертностью, вызываемой засухами, заморами и т.п. то по водоему 1 получаются следующие цифры: максимальное и минимальное количества яиц различаются в 6 раз, а максимальная и минимальная численности сеголеток - в 3 раза. По водоему 2 ситуация иная: максимальное и минимальное количества яиц различаются в 2,2 раза, а число сеголеток - в 2,9 раза. У остромордой лягушки максимальные значения численности икры и сеголеток превосходят минимальные в 1,9 раза (за 3 года наблюдений).

Что же определяет смертность? Поскольку мы имеем дело с онтогенезом, необходимо учитывать, что по мере развития экология организма меняется. Меняются и факторы гибели. Травяная лягушка, как известно, откладывает икру на прогреваемых мелководьях, как только водоемы, хотя бы частично, освобождаются ото льда. В Подмоскowie это обычно середина - двадцатые числа апреля. Остромордая лягушка нерестится на 7-10 дней позже, после полного таяния льда (конец апреля - начало мая). Средняя температура воды во время икрометания травяной лягушки 5,5°C, остромордой - 10,0°C. Из-за того, что уровень воды после таяния снега быстро падает, кладки (или более поздние стадии развития) травяной лягушки часто высыхают и гибнут. Гибель кладок различна во временных и постоянных водоемах. Из яиц, отложенных в временные водоемы, гибнет 87%, а из яиц, отложенных в постоянные водоемы - 15%.

Доля погибших эмбрионов остромордой лягушки колеблется от 20 до 50%. Это связано с высокой кислотностью воды в водоеме 3, который является старым торфяным карьером (рН до 3,8). Известно, что гуминовые кислоты более токсичны для эмбрионов, чем просто подкисленная вода /П/.

Как подчеркивал Шварц /9/, массовая гибель эмбрионов от обсыхания компенсируется плодовитостью. В кладке травяной

лягушки, по нашим данным, в среднем 1700 икринок, в кладке остромордой - 1100, и это, видимо, следствие более позднего нереста последней. Кладки травяной лягушки обычно слипаются между собой

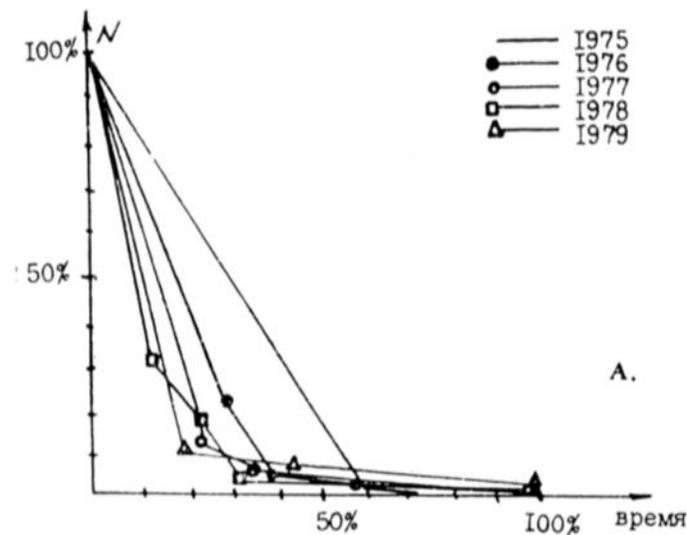
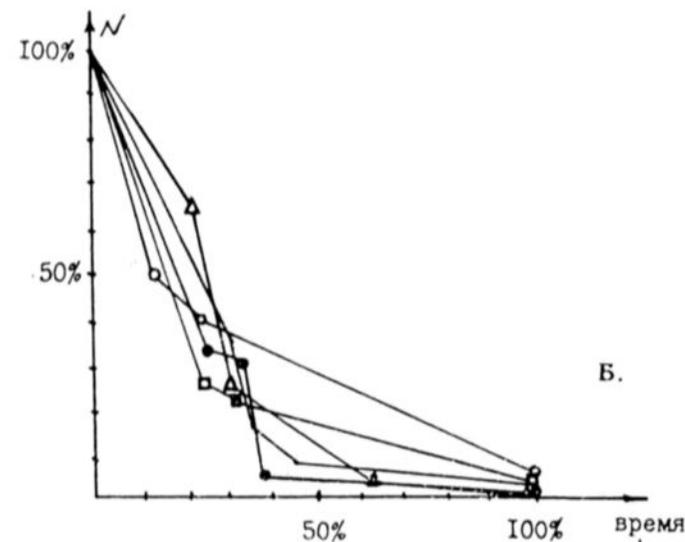


Рис.2. Изменение численности травяной лягушки (ось ординат) в процентах от начальной численности за время (в %) до конца метаморфоза (ось абсцисс) в водоемах 1(А) и 2(Б)



образуя сплошную подушку икры. Адаптивный смысл такого скопления состоит в следующем. Во-первых, скопления икры демпфируют колебания температуры. Температура в них выше, чем в отдельных кладках и в окружающей воде в среднем на 1° (от $0,1$ до $4,1^{\circ}$) /8/. У остромордой лягушки скопления кладок более рыхлые. Об эффективности и важности терморегуляции в скоплениях икры свидетельствует факт, что продолжительность эмбрионального развития у травяной и у остромордой лягушек одинакова (в среднем, 19 дней; см. табл.1), хотя *R. arvalis* мечет икру в более теплую воду. Во-вторых, скопления защищают от хищников, которые не могут пробраться через вязкую массу набухших оболочек икры, и иногда предохраняют эмбрионы от обсыхания.

Однако скопления имеют и отрицательную сторону: они препятствуют снабжению эмбрионов кислородом и, возможно, способствуют накоплению метаболитов, угнетающих их развитие. Смертность в скоплениях выше, чем в отдельно лежащих кладках, и в нижнем слое она существенно выше, чем в верхнем - соответственно 60% против 10% /8/. Чем больше скопление - тем выше смертность, которая может достигать 80%; обычно же убыль на эмбриональных стадиях составляет около 30%.

Таким образом, плотностно-зависимая гибель на эмбриональных стадиях обусловлена свойственным травяной лягушке способом откладки икры, точнее, конкуренцией эмбрионов за ресурс среды - кислород. Такую гибель нельзя считать механизмом авторегуляции численности. Смертность в этот период свидетельствует лишь о том, что терморегуляционный и защитный эффекты скопления икры перекрывают неблагоприятные последствия массового нереста.

После вылупления головастиков начинает действовать эффект группы. Взаимодействия развивающихся головастиков исследованы многими авторами /4, 9/. Наиболее важный для нас результат действия высокой плотности, где проявляется эффект группы, - угнетение темпов роста и развития и часто увеличение смертности особей в группе. Зависимость гибели от плотности в водоеме проявляется уже в периоды эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. В течение недели после начала выклева погибает до 36% вылупившихся головастиков, а за следующие пять дней, к началу расплывания - еще

30% от оставшихся в живых. С началом расплывания (т.е. с падением плотности) смертность уменьшается до 11%.

Поскольку никакие внешние факторы: ни хищники, ни недостаток пищи или кислорода в этот период на головастиков существенно не воздействуют, убыль их численности можно приписать только эффекту группы и канибализму (см. напр. /1/), т.е. плотностно-зависимая гибель определяется внутривидовыми взаимодействиями. Иными словами, с момента вылупления регуляция численности генерации становится авторегуляцией.

После того, как головастики покидают первичное скопление и расплываются по водоему, их плотность, рассчитанная на объем пруда, оказывается существенно ниже той, которую принимают как нормальную - 3 особи на 2 л воды /9/. В водоеме I средняя плотность за все годы наблюдений составляла 0,66 ос./л воды (от 0,03 до 2,0). В водоеме 2 - 0,59 ос./л и в водоеме 3 - 0,06 ос./л. Однако, как было показано выше, гибель в этот период остается зависимой от плотности.

Ряд авторов (напр. /14/) связывают смертность и торможение роста головастиков с пищевой конкуренцией, поскольку конкуренция за пищу вообще считается одним из важнейших экологических факторов, целесообразно было бы проверить эту точку зрения. Оказалось, что в наших водоемах нет пищевой конкуренции между головастиками. Ротовой аппарат их настолько универсален, что они способны питаться любым кормом от микрофлоры до некротических остатков и эпидермиса макрофитов, включая детрит, зоо- и фитопланктон, зоо- и фитобентос. Возможен также канибализм. Как показывают наши данные, таксономический состав одноклеточных водорослей в кишечниках головастиков точно соответствует таковому в водоеме. Это не означает, что у них нет пищевых предпочтений. Например, головастики не любят нитчатки, но жадно обгладывают трупы животных, в том числе своих собратьев. Стоит головастик утратить быстроту реакции на прикосновение или на сотрясение воды, как другие головастики начинают его обкусывать. Однако, в целом, пища не лимитирует численности. Уловить зависимость смертности от кормности водоемов или от качественного спектра кормов не удается /6/.

Ряд авторов /10, 12/ считают, что численность головастиков лимитируют хищники. Нами было показано /7/, что из всех возможных хищников в исследованных нами водоемах схватить здорового головастика и удержать его могут только личинки жука плавунца okayмленного и крупных стрекоз р. *Aeschna*. Пиявки могут питаться только малоподвижными головастиками, которые и без того обречены на гибель. Остальные хищные беспозвоночные способны поранить мелкого головастика, но крупный и средний им уже недоступен. Численность позвоночных хищников - тритонов и зеленых лягушек - в исследованных водоемах пренебрежимо мала. Головастиков защищают от хищников три фактора: водная растительность, затрудняющая столкновение хищников с головастиками, беспозвоночные, служащие наряду с головастиками пищей для личинок *Dytiscidae* и *Aeschna* и рассредоточенность головастиков. Сказанное не означает, что личинками бурых лягушек никто не питается. Однако на изменения численности головастиков хищники не оказывают заметного регулирующего влияния. Это видно из рис.3: подъем численности хищных личинок плавунцов не вызывает уменьшения численности головастиков.

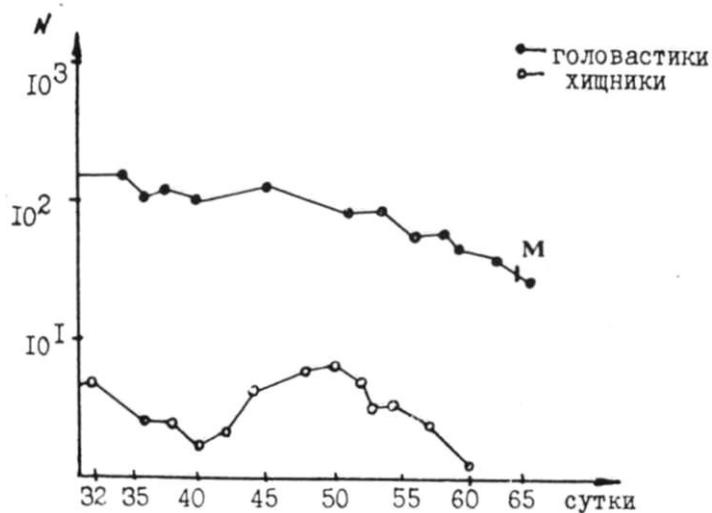


Рис.3. Динамика численности головастиков травяной лягушки и уничтожающих их хищников в водоеме I, 1978 г.
M - начало метаморфоза головастиков

Следовательно, внешние по отношению к популяции факторы не являются регуляторами ее численности, хотя и обуславливают смертность части особей. Роль такого регулирующего фактора остается только за внутривидовыми взаимодействиями головастиков, которые выражаются в угнетении их жизнеспособности при увеличении плотности населения. Но тогда возникает вопрос о механизме регуляции численности, ведь общая плотность головастиков в водоеме низка. Дело, видимо, в том, что в течение всего периода личиночного развития головастики постоянно собираются в более или менее крупные скопления, чаще всего на прогреваемых местах. Они имеют то же значение, что и скопления икры: обеспечивают яйца и личинок необходимой для развития суммой тепла. Из данных табл.2 видно, что в скоплениях температура выше, чем в окружающей воде. В подобные скопления может собираться до 75% особей от общей численности их в водоеме. Плотность здесь может достигать 200 ос./л. Скопления не постоянны, они существуют несколько часов (иногда до 8-10 ч) в сутки, а затем распадаются. Состав скопления также все время обновляется. Но именно в скоплениях, несмотря на низкую среднюю плотность личинок в водоеме, головастики испытывают эффект плотности, к которому вынуждены приспосабливаться, меняя свой метаболизм, а через него темпы роста и развития и в конечном итоге - жизнеспособность.

В наших экспериментах /5/ при повышенной плотности увеличивается смертность не столько головастиков, сколько метаморфизирующих особей. Смертность, так сказать, отсрочена до критического периода онтогенеза. Однако, если увеличить физиологическую нагрузку (поднять температуру в аквариуме до верхней границы оптимума - 26°C, или создать круговое течение со скоростью 1 см/с, примерно такое, как создают головастики в крупном скоплении), то смертность резко возрастает: до 40% при повышении температуры и до 77% при течении против 24 и 27% в контроле. Поскольку в естественных условиях головастики постоянно испытывают довольно сильные физиологические нагрузки, хотя бы из-за непредсказуемых констелляций внешних условий и из-за высокой численности скоплений, можно считать, что в водоемах смертность обусловлена также физиологической, может быть, стрессорной перегрузкой.

Таким образом, именно внутривидовые взаимодействия определяют динамику численности на личиночных стадиях развития бурых лягушек. В результате гибнет от 28 до 59% головастиков, имевшихся при расплывании из первичного скопления на оболочках икры. При этом смертность на личиночных стадиях представляет собой процесс авторегуляции. Сходную картину регуляции численности проявляют в Сихоте-Алиньском заповеднике личиночные популяции *Bombina orientalis*, *Hyla japonica* и *Rana chensinensis*, развивающиеся в одном водоеме /3/.

На основании изложенного можно сделать вывод, что головастикам *Anura* свойствен весьма своеобразный способ авторегуляции численности. Действительно, примитивный способ регуляции численности - плотностно-зависимая гибель в результате конкуренции за ресурсы среды - у *Anura* наблюдается лишь в течение эмбрионального развития. У высших позвоночных, особенно у птиц и млекопитающих, авторегуляция численности происходит, главным образом, на основе условной конкуренции, т.е. конкуренции за территорию, место в поведенческой иерархии и тому подобные "условные ценности" /15/, и осуществляется не столько через гибель, сколько через устранение от размножения и регуляцию плодовитости.

Регуляция у бесхвостых амфибий, точнее у их личинок, занимает промежуточное положение между этими двумя способами регуляции численности. Личинки уже обладают авторегуляцией, но она достигается через гибель членов популяции, не способных существовать в составе последней. Таким образом, можно наметить путь эволюции механизмов регуляции численности: от регуляции внешними по отношению к популяции факторами через смертность, к авторегуляции, также через смертность, и, наконец, к авторегуляции через рождаемость.

Предлагаемый ряд - сугубо сравнительный, отражающий лишь эволюционную тенденцию, а не реальный филогенез внутривидовых взаимодействий. Дело в том, что описанный способ регуляции численности личинок *Anura* нельзя считать древним. Он мог сформироваться не раньше, чем возник сам облик личинки *Anura*, т.е. не раньше триаса, задолго до которого уже существовали рептилии и возникли млекопитающие. Исследования по эффекту группы у личинок сибирского углозуба /9/ показали, что личинкам хвостатых амфибий (одиночным хищникам) эффект группы не свойствен. Далее необходимо подчеркнуть, что речь идет именно о личинках - одном этапе онтогенеза, а не о таксоне в целом. Тем не менее, намеченный

трехчленный ряд ясно показывает направление эволюции механизмов регуляции численности.

Таблица 1
Средняя продолжительность этапов онтогенеза у травяной и остромордой лягушек (сутки)

Этапы развития	Травяная (1975 – 1979 гг.)		Остромордая (1981 – 1983 гг.)	
	Водоемы	1	2	3
1 – 2		23	33	19
3		24	28	25
4		51	92	41

Таблица 2
Температура (°C) в скоплениях головастиков (t°ск) и в окружающей воде (t°в)

Водоем	Время суток	t°ск	t°в	t° = t°ск - t°в
1	9	15,2	14,6	0,6
	12	16,8	14,8	2,0
	16	20,3	18,6	1,7
2	9	19,3	16,9	2,4
	12	22,0	20,0	2,0
	16	16,8	14,3	2,5

ЛИТЕРАТУРА

1. Божанский А.Т., Семенов Д.В. // Биологические аспекты охраны редких животных. М., 1981. С.75-77.
2. Гаранин И.В. // 7-я Всесоюз.зоогеогр.кокф. М., 1979. С.110-114.
3. Ляпков СМ., Северцов А.С. // Зоол.журн. 1981. Т.60, вып.3. С.396-409.
4. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
5. Северцов А.С. // Журн.общ.биологии. Г981. Т.42, № 3. С.351-363.
6. Северцов А.С., Сурова Г.С. // Зоол.журн. 1979. Т.58, вып.3. С.393-403.
7. Северцов А.С., Сурова Г.С. // Там же. Вып.9. С.1374-1379.
8. Сурова Г.С., Северцов А.С. // Там же. 1985. Т.64, вып.1. С.61-71.

9. 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.
10. Cecil S.G., Just J.J. // *Copeia*, 1979. P.447-453
11. Dunson W., Counell J. // *J.Herpetol.* 1982. Vol.16, № 3. P.314-316.
12. Licht L.E. // *Can.J.Zool.* 1974. Vol.52, № 5. P.613-627.
13. Turner F.B. // *Rev. Biol.* 1962. Vol.37, № 4. P.303-314.
14. Wilbur A.M. // *Ecology.* 1977. Vol.58, № 1. P.206-209.
15. Wynne-Edwards V.G. *Animal dispersion in relation to social behavior.* - Edinburg, Longman. 1962. 350 p.