

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи  
УДК 591.526 : 597.8

Леденцов Аркадий Викторович

Динамика возрастной структуры и  
численности репродуктивной части популяции  
остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.)

(03.00.16 — экология)

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Свердловск 1990

Работа выполнена в лаборатории исторической и популяционной экологии Института экологии растений и животных УрО АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук  
профессор Сюзюмова Л.М.,

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Пястолова О.А.  
кандидат биологических наук Топоркова Л.Я.

Ведущая организация – Кыргызский государственный университет

Защита состоится «            »            1990 г. в            часов на заседании специализированного совета Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук в Институте экологии растений и животных УрО АН СССР по адресу: 620219, г. Свердловск, Л-8, ул. 8-го Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО АН СССР.

Автореферат разослан "            "            1990 г.

Учёный секретарь специализированного совета,  
кандидат биологических наук            Нифонтова М.Г.

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Возрастная структура является одной из важнейших характеристик популяции. Она отражает такие процессы, как интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений. Поддержание оптимальной возрастной структуры популяции является одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды юс обитания.

Возрастная структура популяций амфибий изучена в настоящее время недостаточно. Полные демографические таблицы не опубликованы ни для одного вида лягушек. Это связано с тем, что не было надежной методики определения их возраста.

Развиваемые в последнее время скелетохронологические методики определения возраста амфибий позволяют проводить демографические исследования их популяций.

Цель и задачи исследования. Разработка методики точного определения возраста остромордой лягушки.

Определение возрастной структуры репродуктивной части популяции остромордой лягушки и исследование ее изменений во времени.

Изучение связанных с возрастной структурой таких характеристик популяции, как возраст полового созревания, численность отдельных генераций и их распределение по территории, продолжительность жизни, смертность в разных возрастных группах.

Научная новизна исследования. Впервые для остромордой лягушки определены темпы резорбции кости, что позволяет надежно определять возраст животных. Доказано, что к наступлению половой зрелости у большинства особей линия склеивания первой зимовки частично или полностью резорбируется.

Впервые для амфибий раскрыта динамика возрастной структуры за длительный период (восемь лет). Определены возраст полового созревания, численность, смертность отдельных генераций, а также

их распределение по территории.

Прослежена продолжительность жизни остромордой лягушки в разных частях ареала и ее зависимость от географической широты и высоты над уровнем моря.

Теоретическое и практическое значение. На примере популяции остромордой лягушки впервые получены наиболее полные данные по демографии амфибий.

Результаты исследования раскрывают механизмы продуктивности популяции амфибий, как важного компонента лесных биоценозов, могут использоваться для экологического мониторинга.

Результаты работы частично использованы в курсе лекций для студентов биологического факультета Уральского госуниверситета.

На защиту выносятся следующие положения: Возрастная структура репродуктивной части популяции изменяется по годам, что связано с неодинаковой численностью разных генераций. Различия в распределении отдельных генераций по территории обуславливают различия в возрастной структуре производителей на разных нерестилищах.

Половое созревание происходит не у всех особей одной генерации одновременно. Соотношение рано и поздно созревающих особей генерации зависит от размеров животных этой генерации в трехлетнем возрасте.

Продолжительность жизни зависит от возраста полового созревания, пола, морфогенетических особенностей.

Продолжительность жизни остромордой лягушки в разных частях ареала различна и зависит от условий обитания, связанных с географической широтой и высотой над уровнем моря.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации доложены и обсуждены на IV Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале (Свердловск, 1984); областной конференции молодых ученых и специалистов (Свердловск, 1985);

VI Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 1985); VII Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 1989). Европейской герпетологической конференции (Прага, 1985).

Публикации результатов работы. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы, включающего источников, в том числе на иностранных языках, приложения. Работа изложена на страницах, иллюстрирована 29 рисунками и 7 таблицами.

## ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования использована остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss.). Работа проведена на территории Талицкого района Свердловской области, где остромордая лягушка является единственным представителем рода *Rana*. Отловы проводились в течение 1980-1987 г.г. с апреля по август.

Исследуемая популяция обитает в сосновых и лиственных лесах с вырубками различной давности и большим количеством постоянных и временных водоемов, многие из которых расположены вдоль лесных дорог.

Для исследований брались следующие группы животных:

1. Половозрелые особи во время икрометания (2904 шт.).
2. Половозрелые особи перед началом зимовки (201 шт.).
3. Неполовозрелые особи (105 шт.).
4. Особи, помеченные сразу после завершения метаморфического климакса и отловленные после первой зимовки (35 шт.), после третьей зимовки (11 шт.), после четвертой зимовки (6 шт.).

Кроме того, использована коллекция Института экологии растений и животных УрО АН СССР, в которой представлены сборы остромордой лягушки из различных частей ареала (236 шт.).

Определение возраста проведено методом скелетохронологии. (Клейненбэрг, Смирина, 1969; Castanet, 1975). Для этого у каждой особи брали четвертый палец правой задней конечности, регистрировали пол и длину тела, после чего животное отпускали. Таким образом, осуществлялось прижизненное определение возраста, что сводило к минимуму влияние отловов на структуру популяции. Только у 105 неполовозрелых животных пол был определен путем вскрытия.

Известно, что у некоторых видов амфибий на срезах первая полная или частично резорбированная линия склеивания, расположенная ближе всех к костномозговой полости, вследствие резорбции не всегда соответствует первой зимовке. После наступления половозрелости темп резорбции сильно замедляется или прекращается совсем (Смирина, 1972, 1983; Caetano, 1989). Поэтому для каждого вида необходимо определить количество линий склеивания, резорбировавшихся до наступления половозрелости. Для этого мы использовали метод, предложенный А. Hemelaar (1981) для серой жабы, который основан на определении относительного прироста костной ткани ( $V_1$ ) за период от одной зимовки до другой по формуле

$$V_1 \equiv \frac{D_{1+1} - D_1}{D_1}$$

где  $D$  - диаметр кости, ограниченный одной линией склеивания, 1-порядковый номер видимой линии склеивания (отсчет от костномозговой полости). Кроме этого проводилось сопоставление размеров кости в поперечном сечении у особей, перезимовавших один раз, с величиной костномозговой полости и с размером кости (в поперечном сечении), ограниченным первой видимой целиком линией склеивания, у взрослых особей (Hemelcar, 1981; Смирина, Макаров.

Поперечные срезы фаланг имеют форму, близкую к овальной, поэтому измерялась наибольшая и наименьшая ширина среза. Во всех дальнейших вычислениях диаметром слоя называется средняя величина между этими двумя измерениями.

Для промеров брали срез, имеющий наименьший диаметр, то есть срез, полученный из самого узкого места фаланга, где диаметры костномозговой полости и эндостальной части кости наименьшие. У серой жабы зависимость между толщиной фаланга пальца и длиной тела аллометрическая (Смирина, 1983).

Нами показано, что у остромордой лягушки молодые животные не имеют половых различий в зависимости диаметра фаланга от длины тела, тогда как у взрослых самцов и самок эта зависимость разная. У неполовозрелых животных коэффициент корреляции равен у самок 0.99,  $p < 0.001$ , у самцов 0.98,  $p < 0.001$ . У половозрелых животных коэффициент корреляции равен у самок 0.88,  $p < 0.001$ , у самцов 0.77,  $p < 0.001$ .

Общее уравнение для самцов длиной тела от 18 до 62 мм имеет вид:  
 $L = 0.236 * 1^{0.879}$  (1)

$r = 0.987$ ;  $p < 0.001$ ; ошибка  $a = 0.0136$ ; ошибка  $b = 0.0057$ .

Общее уравнение для самок длиной тела от 18 до 62 мм имеет вид:  
 $L = 0.121 * 1^{1.008}$  (2)

$r = 0.989$ ;  $p < 0.001$ ; ошибка  $a = 0.0147$ ; ошибка  $b = 0.0051$ .

Известно, что кроме годовых линий склеивания у животных могут образовываться внутрисезонные дополнительные линии (Schroeder, Baskett, 1968; Смирина, 1974; Heraelaar, van Gelder, 1980; Gibbons, McCartney, 1983; Смирина, Клевезаль, Бергер, 1986) и линия метаморфоза (Schoeder, Baskett, 1968; Montori, 1989). Дополнительные линии склеивания образуются под влиянием голодания или холода. На срезе они выглядят менее четкими, местами прерывистыми и в большинстве случаев хорошо отличаются от годовых.

Определение наличия линии метаморфоза и размеров первого годового слоя было проведено на особях, помеченных сразу после метаморфоза (933 шт.) и росших в загоне 20x30 м. Перед зимовкой было отловлено 25 особей, после зимовки - 10. У всех животных на срезах была обнаружена линия метаморфоза.

Ко времени наступления половозрелости практически у всех особей линия метаморфоза резорбируется полностью. Только в редких случаях при очень неравномерной односторонней резорбции линия метаморфоза может быть видна рядом с линией первой зимовки. Обе линии в этом случае частично резорбированы.

Определение темпов резорбции годовых слоев у остромордой лягушки проведено на 244 половозрелых особи (122 самца и 122 самки), пойманных в период икротетания. На срезах фаланг измерены диаметры слоев, ограниченных первыми тремя видимыми линиями склеивания, и эндостальная часть кости, ограниченная линией резорбции. Первая видимая линия склеивания, как показали наши наблюдения, часто задета резорбцией, и диаметр этого слоя измерить невозможно.

На рис.1 показаны диаметры слоев, ограниченных первой (светлые точки) и второй (темные точки) видимыми линиями склеивания, и относительные приросты ( $Y_1$  и  $Y_2$ ) у самок. Видно, что по этим показателям оба слоя хорошо различаются.

Теоретически можно было предположить, что слой, ограниченный линией склеивания первой зимовки, резорбировался полностью, и видимая нами первая линия склеивания соответствует второй зимовке. Это предположение опровергается данными, полученными на животных с точно известным возрастом. На оси X (рис.1) квадратами отмечены диаметры первого годового слоя у десяти меченых животных. Крестиками отмечены диаметры слоев, ограниченных линией метаморфоза, и относительные приросты ( $Y_m$ ) за время от выхода на сушу до первой зимовки у этих же животных. Видимые нами первые

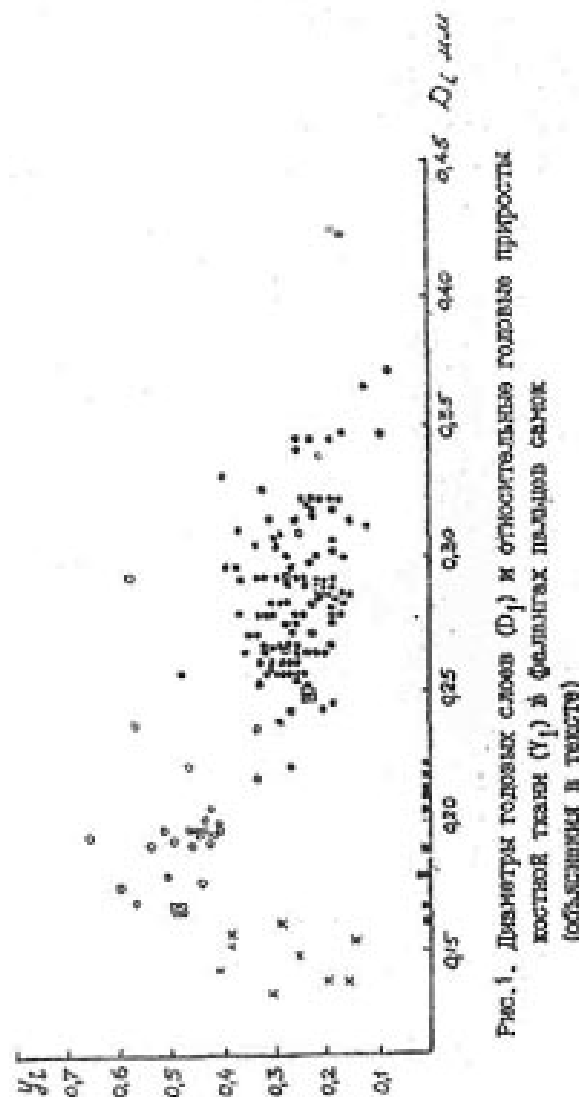


Рис.1. Диаметры годовых слоев ( $D_1$ ) и относительные годовые приросты костной ткани ( $Y_1$ ) в фалангах пальцев самок (обозначены в тексте)

годовые слои у половозрелых животных по величине соответствуют первым годовым слоям у меченых животных. Но первая видимая линия склеивания не всегда соответствует линии первой зимовки. На рис.1 четыре точки, обозначающие диаметр первого слоя, находятся среди точек, обозначающих диаметр второго слоя. Это значит, что у этих животных линия склеивания первой зимовки резорбировалась полностью, а первая видимая линия соответствует второй зимовке. Аналогичная картина наблюдается и у самцов.

На рис.1 отмечены стрелкой особи, у которых диаметр кости, ограниченной линией резорбции, гораздо больше 250 мкм, и поэтому невозможно точно сказать, сколько годовых слоев резорбировалось: один или два. У некоторых особей из-за неравномерной резорбции частично резорбированы и первая и вторая линии склеивания. Обобщающие результаты по темпам резорбции приведены в табл.1.

**Таблица 1.**

Количество линий склеивания, частично или полностью резорбированных, у половозрелых особей остромордой лягушки, % (122 самца и 122 самки)

Пол	Линия первой зимовки			Линии 1 и 2 зимовки частично резорбированы	Одна или две линии резорбированы
	не резорбирована	частично резорбирована	полностью резорбирована		
♀♀	19.7	74.6	3.3	1.6	0.8
♂♂	8.2	74.0	12.3	2.4	4.1

Эти положения подтверждаются последующими конкретными данными. Было помечено около пяти тысяч сеголеток в момент их выхода на сушу. Из них в трехлетнем возрасте было отловлено 11 особей (3 самца и 3 самок), в четырехлетнем - 6 особей (1 самец и 5 самок).

Линия первой зимовки не сохранилась полностью ни у одной особи. У четырех особей (1 самец и 3 самки) первая линия резорбировалась

полностью, у остальных частично. Средний диаметр внутренней части кости, ограниченный линией резорбции, у самок находится в пределах от 0.190 мм до 0.242 мм. у самцов - от 0.204 мм до 0.253 мм. Это значит, что средний диаметр кости, ограниченный линией первой зимовки, у самок менее 0.24 мм, у самцов менее 0.25 мм.

Линия второй зимовки у всех особей сохранилась полностью. Диаметры кости, ограниченные линией второй зимовки, и относительные приросты между второй к третьей зимовками находятся в следующих пределах: самки - диаметр 0.270-0.311 мм, относительный прирост 0.16-0.35; самцы - диаметр 0.314-0.333 мм, относительный прирост 0.27-0.39. У четырех особей (3 самки и 1 самец) на срезах есть и остатки линии метаморфоза.

Таким образом, определение точного возраста особей остромордой лягушки путем простого подсчета линий склеивания, видимых на срезах фаланг пальцев, невозможно. При таком подсчете более чем у 4% самок и 16% самцов возраст будет занижен на один год. Точное определение возможно только с учетом видовых особенностей резорбции у остромордой лягушки и половых различия. Наши исследования показали, что для этого необходимо измерять диаметры годовых слоев и величину эндостальной части кости, ограниченной линией резорбции. Но даже при этом у 5-7% особей определить точный возраст не удастся в трех случаях:

1. Есть животные, у которых резорбцией охвачен такой большой участок кости, что есть вероятность частичной или полной резорбции линии второй зимовки.

2. Иногда диаметр первого видимого слоя такой, что нельзя с достаточной уверенностью сказать, соответствует первая видимая линия склеивания первой зимовке или второй.

3. Могут возникать сомнения, считать темную полосу годичной линией или дополнительной сезонной. В таких случаях определение возраста методом скелетохронологии возможно с ошибкой в 1 год.

В настоящей работе использованы животные, возраст которых определен с точностью до года. Сомнительные случаи при анализе данных не рассматривались.

## ГЛАВА 2. БИОТОПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

### 2.1. Характеристика нерестилищ.

На территории, занимаемой популяцией (рис.2), ежегодно образуется около ста водоемов, используемых лягушками для икрометания. Большинство имеют размеры до 200 кв.м, но в результате стока талых вод весной могут возникать разливы площадью до 1-3 га (Ищенко,1982).

Основная часть водоемов антропогенного происхождения. Они представляют собой бульдозерные ямы, которые были вырыты при строительстве лесовозной дороги в середине шестидесятых годов, и водоемы, вырытые для скота. Для удобства работы при учете количества кладок все водоемы объединены в группы (участки).

Участки 1, 3-8. Бульдозерные ямы, расположенные вдоль основной грунтовой дороги, пересекающей территорию популяции.

Участок 2. Это территория бывшего поселка, где расположены несколько водоемов антропогенного происхождения, и пойма реки Белая, которая весной при разливе используется лягушками для икрометания.

Участок 9. Крупный водоем (бывший водопой скота), весной достигающий размеров 100х30м. Никогда летом не пересыхает полностью, но усыхает иногда до размеров 25х5м.

Участок 10. Незаросшая вырубка. Использовалась ранее как покос. Весной, в результате стока талых вод, площадь водного зеркала может достигать 3 га, но в отдельные годы, как например в 1984 году, но превышает 400-500 кв.м. Во все годы работы этот участок летом полностью пересыхал до завершения метаморфоза. Все головастики гибли, и выхода сеголеток на сушу не было.

Участок 11. В эту группу объединены водоемы, расположенные в понижениях и колеях второстепенных дорог.

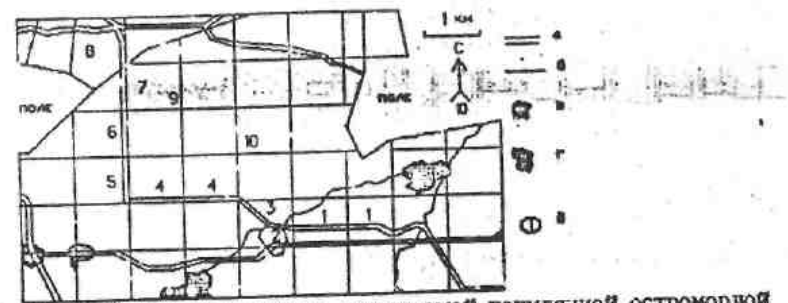


Рис.2. Карта-схема территории, занимаемой популяцией остромордой лягушки

Условные обозначения: а-дороги, б-просеки, в-населенные пункты, г-болота, д-номера участков.

### 2.2. Изменение численности кладок по годам на разных нерестилищах.

С 1980 г. по 1987 г. (кроме 1981 г.) в период икрометания на всей территории, занимаемой популяцией, проводили полный подсчет кладок икры. Общая численность кладок менялась по годам. В первые годы она возрастает с 6632 кладок (1980 г.) до 22024 кладок (1984 г.), а затем падает до 14100 кладок (1987 г.).

Меняется и распределение кладок по территории. В 1982 году отложено 14% кладок, в 1985 году на этом участке отложена половина всех кладок. Основные места размножения популяции - участки 9,10 и трехкилометровый отрезок дороги, проходящей с севера на юг (участки 5,6,7). На этих участках в 1980, 1982 -1985 годах ежегодно размножалось от 83% до 89% репродуктивной части популяции (рис.3). И только в 1986 и 1987 годах доля их упала до 70% и 65% соответственно, что связано с перераспределением талых и грунтовых вод.

### 2.3. Возрастная структура производителей на нерестилищах.

В 1960 году было обнаружено, что возрастная структура на разных нерестилищах неодинакова. На участке 10 пятилетних и

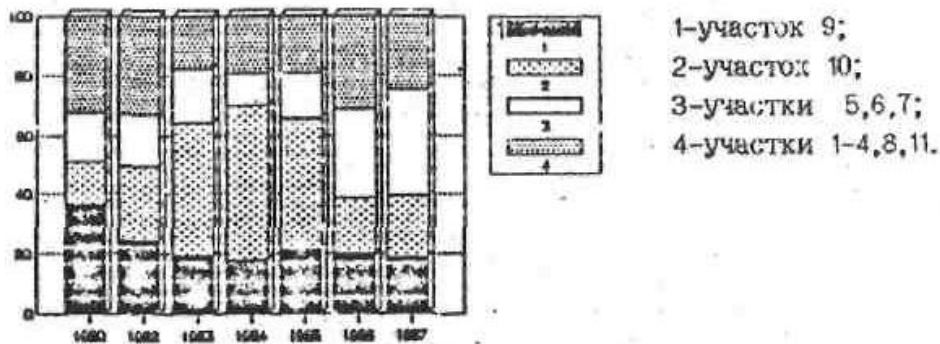


Рис.3. Распределение кладок (%) по территории в разные годы.

шестилетних самцов гораздо больше, чем трехлетних и четырехлетних. Тогда как не остальной территории доля животных старшего возраста уменьшается.

Дальнейшие исследования показали, что возрастная структура на разных нерестилищах различается не всегда. Изменение среднего возраста производителей на разных нерестилищах по годам отражает динамику возрастной структуры (рис.4). В 1983-1984 годах возрастная структура на всех участках одинакова, тогда как в остальные годы наблюдаются существенные различия.

Изменения в возрастной структуре производителей на разных нерестилищах позволяют говорить о том, что отдельные генерации могут по разному использовать территорию, занимаемую популяцией.

#### 2.4. Распределение по территории репродуктивной части отдельных генераций.

Количество размножающихся самок было определено путем подсчета кладок. Зная общее количество самок на нерестилище и их возрастную структуру, можно определить численность самок каждой возрастной группы на данном нерестилище.

Для того, чтобы определить численность самцов, исходя из численности самок, надо знать соотношение полов. Путем отлова

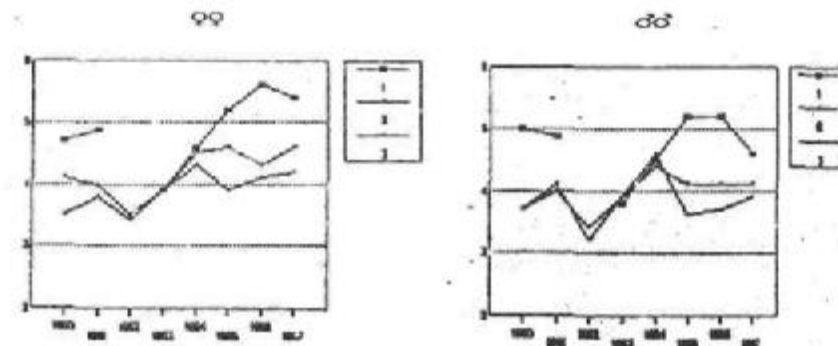


Рис.4. Средний возраст производителей на разных нерестилищах. 1-участок 10; 2-участок 9; 3-участки 1-8,11

вручную неполовозрелых особей было определено, что соотношение полов у них равно 1:1. Но считать численность половозрелых самцов равной численности половозрелых самок нельзя по двум причинам: 1. Не все особи одной генерации созревают одновременно. 2. Среди животных старше шести лет преобладают самки. Это говорит об их большей продолжительности жизни.

Если допустить, что к четырем годам созревают все особи генерации, и смертность обоих полов до этого возраста одинакова, то можно считать, что численность четырехлетних самцов на участке равна численности четырехлетних самок. Исходя из этого, на основании возрастной структуры самцов, определяли численность каждой возрастной группы на данном участке.

При известной численности каждой возрастной группы на всех участках можно определить численность репродуктивной части каждой генерации в данный год и ее распределение по территории.

Нами прослежено распределение по территории в разные годы половозрелых особей шести генераций (рис.5). У генераций 1979, 1980 и 1981 года рождения значительное количество особей сосредоточено на участке 10, где выхода сеголеток не бывает (Ищенко.1982), и все животные, размножающиеся там, вышли из



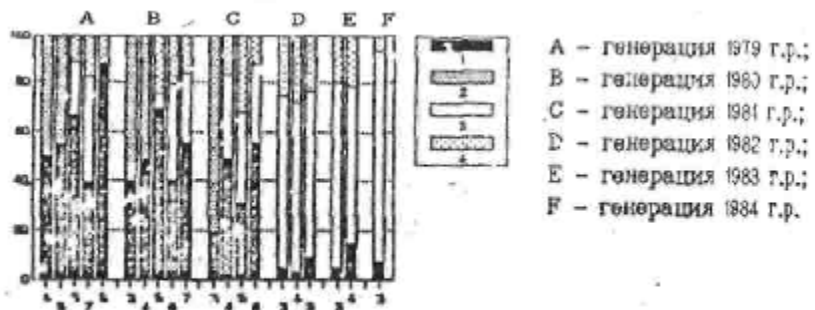


Рис.5. Распределение по территории отдельных поколений в разном возрасте. 1-уч.10; 2-уч.1-9,11; 3-уч.1-8,11; 4-уч.9.

других водоемов. У поколений 1982, 1983 и 1984 года рождения основная часть производителей использовала для икрометания придорожные водоемы участков 1-8,11, где они, возможно, и вышли на сушу.

### ГЛАЗА 3. ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

3.1. Динамика возрастной структуры репродуктивной части популяции.

Суммарное количество особей одного возраста со всех участков дает численность репродуктивной части конкретной генерации в соответствующий год. На основании численности возрастных групп была определена возрастная структура (в %) репродуктивной части всей популяции за каждый год (рис.6).

Минимальный возраст животных, отмеченный на икрометании, два года. С таким возрастом встречаются единичные особи, преимущественно самцы. За восемь лет исследования было поймано всего и двухлетних самцов и три двухлетних" самки.

В 1982 году доминирующей возрастной группой среди производителей являются трехлетние особи (генерация 1979 года рождения). На их долю приходится 75.2% у самцов и 72.4% у самок.

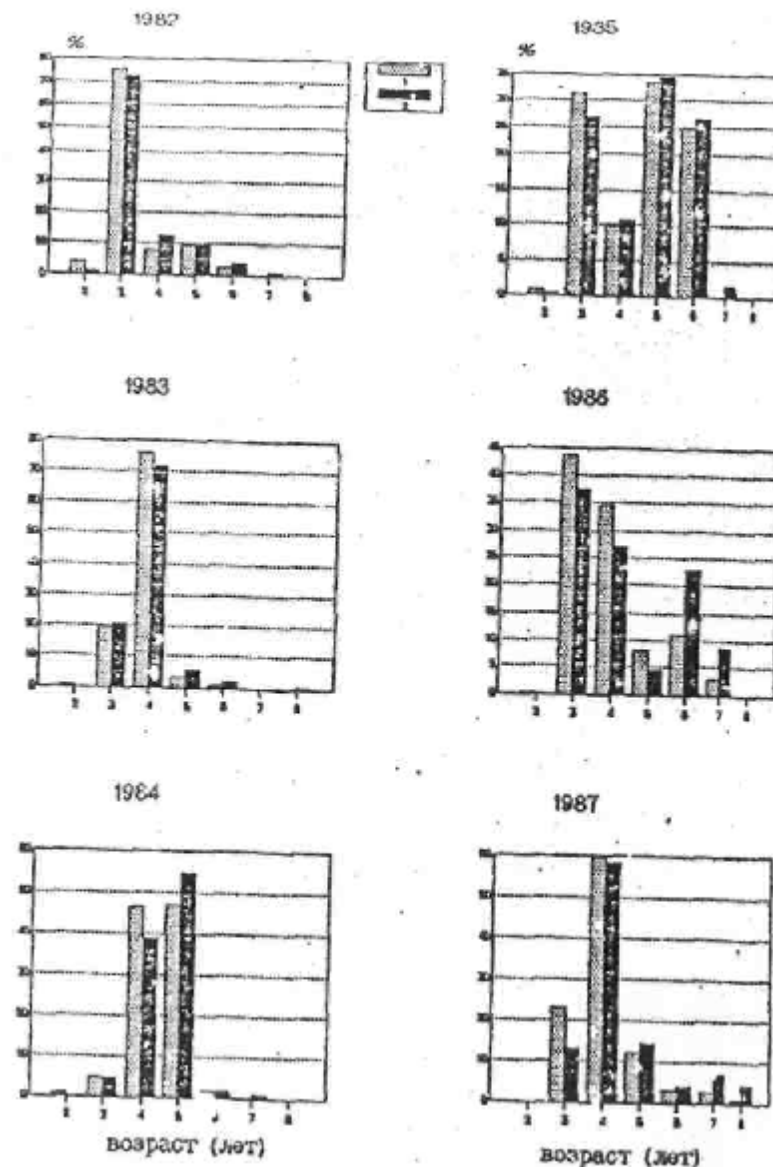


Рис.6. Изменение возрастной структуры репродуктивной части популяции по годам. 1-самцы; 2-самки.

В 1983 году продолжает доминировать эта же генерация. Особи этой генерации достигли четырехлетнего возраста, но доля их в репродуктивной части популяции осталась почти прежней.

В 1984 году репродуктивная часть популяции представлена в основном четырехлетними и пятилетними животными. Это генерации 1979 и 1980 года рождения. Как и в прошлом году на их долю приходится более 90% всех производителей.

В 1985 году значительную долю среди производителей составляют шестилетние животные (генерация 1979 года рождения).

Четырехлетние животные среди производителей в 1985 году составили всего около 10% как у самцов, так и у самок. Это генерация 1981 года рождения, которая и в предыдущем году была представлена незначительно.

До 1986 года за все время исследования (шесть лет) было отловлено всего 10 семилетних животных: 8 самок и 2 самца. В 1986 году среди производителей семилетние животные составили 2.9% у самцов и 8.6% у самок. Это генерация 1979 года рождения. В 1987 году среди производителей реально представлены восьмилетние особи. За все предыдущие годы была поймана одна восьмилетняя самка. В 1987 году у самцов на долю восьмилетних приходится 0.7% особей, у самок - 4.4%. Это генерация 1979 года рождения, которая доминировала на икрометании ряд лет.

Таким образом, возрастная структура репродуктивной части популяции год от года меняется. Меняется и средний возраст производителей. Эти изменения связаны с доминированием одной или двух генераций, старение которых определяет ход изменения возрастной структуры. Следовательно, динамика возрастной структуры связана с численностью отдельных генераций.

### 3.2. Численность репродуктивной части отдельных генераций.

По данным численности возрастных групп за каждый год можно проследить за изменениями численности репродуктивной части каждой

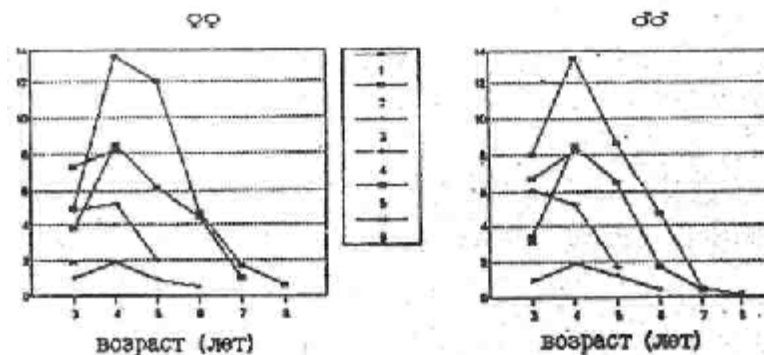


Рис.7 . Динамика численности репродуктивной части отдельных генераций, (тыс. шт.). Год рождения генераций: 1-1979, 2-1980, 3-1981, 4-1982, 5-1983, 6-1984.

каждой генерации. На рис.7 показано изменение численности по годам репродуктивной части пяти генераций, начиная с трехлетнего возраста. Численность четырехлетних особей в каждой генерации выше численности трехлетних. Исключение составляют самцы генерации 1982 года рождения. Это говорит о том, что в три года начинает размножаться только часть генерации. Причем, у каждой генерации доля особей, начавших размножаться в три года, разная. Есть и половые различия.

Если все половозрелые особи принимают участие в икрометании, то начиная с четырехлетнего возраста, численность репродуктивной части генерации равна численности всей генерации в данном году. С этого возраста можно вычислить ежегодную смертность у каждой генерации. Смертность вычислялась как доля умерших от весны одного рода до весны другого. Во всех генерациях с возрастом смертность растет. Средняя смертность по всем генерациям у самцов во всех возрастных группах несколько выше, чем у самок.

Зависимость смертности после четвертой зимовки от доли особей генерации, созревших к трехлетнему возрасту, хорошо описывается экспоненциальным уравнением регрессии. Коэффициент

корреляции 0.915.  $p < 0.001$ . Таким образом, чем большая часть генерации созрела к трем годам, тем выше смертность особей этой генерации после четвертой зимовки.

Меньшая продолжительность жизни особей, достигающих половой зрелости в три года, подтверждается не только расчетными данными, но и по размерам годовых слоев на срезах фаланг пальцев.

Так, в выборке из генерации 1980 года рождения у животных, созревших к трехлетнему возрасту, минимальный диаметр второго годового слоя 255 мкм, минимальный диаметр третьего годового слоя-320 мкм. А в выборке, взятой через три года, у шестилетних животных той же генерации имелись животные с диаметрами второго и третьего годовых слоев даже меньшего размера. Это животные, которые достигли половозрелости позднее.

Кроме того, среди шестилетних животных отсутствовали особи, имеющие диаметры второго годового слоя более 332 мкм и третьего слоя более 387 мкм, представленные у трехлетних особей этой генерации. Так как диаметр фаланга связан с длиной тела, можно сказать, что возраст полового созревания связан с размерами тела особей, и наиболее крупные животные из тех, что достигли половозрелости к трем годам, до шестилетнего возраста не доживают.

Обнаружена зависимость отношения численности трехлетних особей репродуктивной части генерации к численности четырехлетних этой же генерации от средней длины тела половозрелых животных трехлетнего возраста. Она описывается мультипликативным уравнением регрессии. Чем больше средняя длина тела особей репродуктивной части генерации в трехлетнем возрасте, тем большая часть их созревает к трем годам. У самцов коэффициент корреляции 0.824,  $p < 0.05$ . У самок коэффициент корреляции 0.932,  $p < 0.05$ .

Самые крупные средние размеры тела в трехлетнем возрасте имели особи генерации 1977 года рождения. Далее с каждым годом новые

генерации были представлены все более мелкими особями. Наименьшие размеры имели особи генерации 1979 и 1980 года рождения. В последующие годы средняя длина тела животных снова увеличилась. Эта годичная вариабельность, возможно, связана с условиями личиночного развития в водоемах. Во всех возрастных группах всех генераций средняя длина тела самцов достоверно выше средней длины тела самок.

### 3.3. Динамика численности репродуктивной части популяции.

Общая численность репродуктивной части популяции увеличивалась в 1982 по 1984 год. В 1984 году, все особи доминирующих генераций (1979 и 1980 года рождения) стали половозрелыми. Далее численность производителей падала по мере старения этих генераций. Численность самцов и самок на икрометании не всегда одинакова. Эти различия объясняются неодинаковой смертностью полов и возрастом полового созревания.

### 3.4. Возрастной состав брачных пар.

Формирование пар происходит случайным образом. Для каждой особи наиболее вероятно образование пары с особью из той возрастной группы, которая преобладает на данном участке во время икрометания. Следовательно, возрастная структура репродуктивной части популяции и неравномерное распределение разных генераций по территории определяют возрастной состав брачных пар.

### 3.5. Продолжительность жизни и возраст наступления половозрелости у полосатых и бесполосых особей.

За восемь лет изучения репродуктивной части популяции на икрометании было отловлено 613 полосатых особей, что составило 21% от общего количества исследованных особей. Но в разных возрастных группах доля полосатых особей неодинакова.

Несмотря на небольшое количество двулетних самцов, высокий процент полосатых особей среди них достоверно отличается от доли полосатых в последующих возрастных группах ( $p < 0.05$ ).

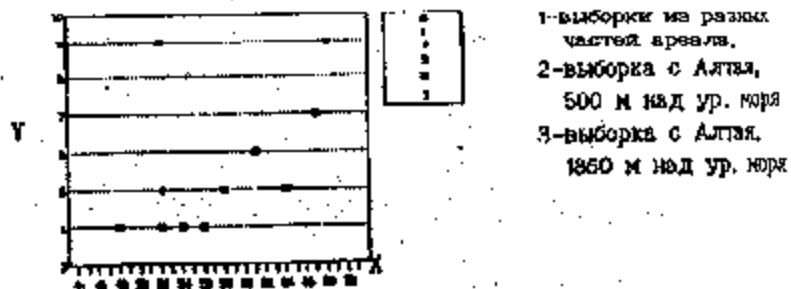


Рис.8. Связь максимального количества зимовок (Y), обнаруженного у особей в выборке из популяции, с географической широтой (X), на которой расположена эта популяция

С шестилетнего возраста у самцов начинается достоверное падение доли полосатых особей ( $p < 0.05$ ). У самок достоверное уменьшение доли полосатых особей наблюдается только в восьмилетнем возрасте ( $p < 0.05$ ).

#### ГЛАВА 4. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Места из, которых взяты обработанные выборки, следующие: Днепропетровская обл. (17 шт.). Оренбургская обл. (16 шт.). Белоруссия (20 шт.). Московская обл. (32 шт.), среднее течение Ангары (6 шт.), Ивдель (19 шт.). Полноват, р. Обь (30 шт.). Южный Ямал (47 шт.), Игарка (15 шт.), Алтай (34 шт.).

Небольшие объемы этих выборок не позволяют судить о возрастной структуре в разных частях ареала. Однако, наличие в одних выборках даже единичных животных более старших возрастных групп, чем в других, может свидетельствовать о более высокой их доле в популяции и, следовательно, о больше средней продолжительности жизни животных в данном месте.

Установлена связь максимального количества зимовок, обнаруженного у особей в выборке из популяции, с географической широтой, на которой расположена эта популяция (рис.8). Чем

севернее расположена популяция, тем выше средняя продолжительность жизни особей. Этот вывод относится только к равнинным популяциям, расположенным примерно на одинаковой высоте над уровнем моря.

С Алтая взято две выборки: одна из окрестностей г. Яйлю с высоты около 500 м над уровнем моря, другая - с берегов озера Тетыколь (Алтайский заповедник) - 1860 м над уровнем моря. На высоте 500 м максимальное обнаруженное количество зимовок - 6, 1 высоте 1860 м - 9. Следовательно, в высокогорных популяциях средняя продолжительность жизни выше, чем в равнинных.

#### ВЫВОДЫ

1. Определение возраста остромордой лягушки по годовым слоям кости возможно с учетом резорбции первых годовых слоев. При простом подсчете видимых линий склеивания более чем у 4% самок и 16% самцов возраст будет занижен на один год.
2. По диаметрам годовых слоев возможно ретроспективное: определение длины тела особи в разном возрасте, путем вычисления коэффициентов аллометрического уравнения, определяющего зависимость между диаметром фаланга палы (а) и длиной тела, для каждой особи.
3. Возрастная структура репродуктивной части популяции сложная и изменяется по годам, что связано, с неодинаковой численностью разных генераций.
4. Установлены различия в возрастной структуре производителей на разных нерестилищах, что обусловлено особенностями распределения генераций по территории.
5. Формирование брачных пар происходит случайным образом и зависит от возрастной структуры производителей на данном нерестилище.
6. Не все особи одной генерации созревают одновременно. Часть их достигает пологой зрелости после третьей зимовки, часть

- после четвертой, а единичные особи созревают уже после второй зимовки. Доля рано созревающих особей зависит от средней длины тела животных данной генерации. Чем больше средняя длина тела в трехлетнем возрасте, тем большая часть животных этой генерации начинает размножение после третьей зимовки.

7. У самцов доля рано созревающих особей выше, чем у самок. Самки имеют большую продолжительность жизни, чем самцы.

8. Чем выше доля особей генерации, созревающих после третьей зимовки, тем выше смертность после четвертой зимовки. Особи, начинающие размножаться после третьей зимовки, имеют меньшую среднюю продолжительность жизни, чем особи, созревающие после четвертой зимовки.

9. Продолжительность жизни разных морф (наличие или отсутствие спинной полосы) отличается. Полосатые особи созревают раньше и живут меньше, чем бесполосые.

10. Продолжительность жизни в разных частях ареала различна и зависит от географической широты и высоты над уровнем моря. Наибольшая продолжительность жизни у северной границы ареала и в горах.

Основные положения работы отражены автором в следующих научных публикациях:

1. Леденцов А.В., Ищенко В.Г. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в разных частях ареала // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 4-го Всесоюзного совещания. – Свердловск, 1984.- Ч. V.- С.20-27.

2. Леденцов А.В. О возможности ретроспективной оценки размеров тола остромордой лягушки / Областная конференция молодых ученых и специалистов: тел. докл.- Свердловск. 1985 - с. 32 – 33

3. Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Внутрипопуляционная изменчивость возрастной структуры у остромордой лягушки // Вопросы герпетологии: VI Всесоюз. герпетол. конф.- Ташкент.1985.- С. 89-90.

4. Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Экологические аспекты пост-метаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных,- Свердловск, 1985 – С. 11-21.

5. Ishchenko V.G., Ledentsov A.V. Age structure of Rana arvalis Nilss. population // Abstracts European Herpetological meetings.- Prague.1985,- P. 71-72.

6. Ishchenko V.G., Ledentsov A.V. Dynamics of age structure in a population of the Moor Frog, Rana arvalis Nilss. // Studies In Herpetology,- Prague,1986.- P.503-506,

7. Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных.- Свердловск. 1987,- С.40-61.

8. Леденцов А.В. Сравнение двух методов учета численности остромордой лягушки // Вопросы герпетологии: VII Всесоюз. герпетол. конф.- Киев,1989.- С.143-144.