

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Институт экологии растения и животных

На правах рукописи

Е.Л.ЩУПАК

ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
ПОПУЛЯЦИИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ
Rana arvalis Nilss. .

(097 - зоология)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
член-корреспондент АН СССР,
профессор С.С.ШВАРЦ

Свердловск 1970

Диссертация выполнена в лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Объем работы - 100 страниц машинописного текста. Список литературы включает 81 название, из которых 60 русских и 21 - иностранных. В работе приводится 17 таблиц и 8 графиков.

Защита состоится 1970 года
в Объединенном Учёном Совете при Институте экологии растений и животных УФАИ СССР

Автореферат разослан.....1970 года

Отзывы на автореферат направлять по адресу: Свердловск, Л-8, ул.8 марта, 202, Институт экологии растений и животных УФАИ. Учёному Секретарю Объединённого Учёного Совета.

ВВЕДЕНИЕ

В исследовании закономерностей, определяющих биологическую индуктивность биогеоценозов, все большее место отводится изучению структуры и динамической организации популяций конкретных видов в разных условиях среды. Это обусловлено прежде всего, тем, что продуктивность биологических систем в значительной мере связана с процессами, определяющими накопление и трансформацию биомассы, и подвержена изменчивости в пространстве и во времени. Характер и направленность этих изменений теснейшим образом связаны со структурой популяций животных и плотностью их поселений, так как в большинстве случаев изменения среды приводят к изменению численности популяции, которое, как правило, сопряжено с нарушением её структуры. Изучение взаимосвязи между структурой популяции и динамикой её численности, таким отрезком, является важнейшим условием изучения общих законов, управляющих продуктивностью биологических макро-систем. Этим определяется теоретическая значимость выдвигаемой темы,

Биологическая продуктивность является важнейшим свойством популяций. Все факторы, повышающие биологическую разнородность популяции, повышают её стабильность и косвенно продуктивность. Это определяет особую биологическую ценность отдельных внутривидовых групп, значение которых заключается как в поддержании биологической разнородности, так и в их непосредственном влиянии на численность и биологическую продуктивность, поскольку динамика экологической структуры популяции неразрывно связана с динамикой её биомассы.

Однако сведения о динамике биомассы наземных позвоночных животных, в особенности пойкилотермных, всё еще не достаточно обильны. В то же время многие из них, в том числе и амфибии, являются весьма удобным объектом для исследования закономерностей, определяющих динамику биологической продуктивности популяций. Это обусловлено не только их высокой численностью и плотности популяций, но и достаточно высокой продолжительностью жизни и, что особенно важно, развитием в разных средах, так как последнее обстоятельство позволяет глубже изучить целый ряд ценотических связей.

В немногочисленных исследованиях, связанных в той или мере с продуктивностью популяций амфибий, основное внимание уделялось или исследованию характера питания, или продуктивной энергии популяции (энергии, используемой для накопления биомассы, в том числе для размножения и роста). Поэтому мы поставили перед собой задачу изучить связь структуры популяции с её продуктивностью на примере популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.), как наиболее массового вида амфибий на Среднем Урале. При этом нас прежде всего интересовали такие вопросы как изменчивость скорости роста и развития особей, слагающих популяцию, на разных этапах онтогенеза; смертность животных на разных стадиях популяционного цикла и связь между динамикой численности, интенсивностью смертности и изменением биомассы популяции в процессе роста и развития слагающих её индивидов.

ГЛАВА 1. ОЧЕРК ЭКОЛОГИИ *RANA ARVALIS*

В главе приводится краткий обзор литературных данных, относящихся к экологии *Rana arvalis* в разных частях ареала. Особое внимание уделено влиянию внешних факторов на численность остромордой лягушки.

ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы положены результаты полевых наблюдений и экспериментов, проведенных в 1967-1969 годах на территории Ильменского государственного заповедника им. В.И.Ленина в районе озера Большое Миассово.

Озеро Б.Миассово относится к группе южноурзльских озер, расположенных в пределах 270-375 м абсолютной высоты у подножья западного склона Ильменского хребта. Оно занимает разветвленную, вытянутую в меридиональном направлении котловину. Площадь озера 11,5 кв.км, длина - 7 км. Длина береговой линии составляет примерно 34 км. Берега преимущественно торфяного типа и образованы болотами, развившимися на месте части прежней территории озера. Общая площадь болот составляет приблизительно 170 гектар.

В обследованной районе остромордые лягушки используют для икрометания водоёмы разных типов, среди которых озеро Большое Миассово является основным водоёмом, поддерживающим численность популяции при резких колебаниях погодных условий. Остромордые лягушки откладывают икру преимущественно в относительно замкнутых заливах этого озера, но нередко используют для этой цели и прибрежные участки, а также замкнутые пруды или большие лужи, расположенные на значительном, до полутора километров, удалении от озера. В водоёмах, расположенных значительно выше уровня озера, остромордая лягушка встречается редко. В отдельных водоёмах условия развития икры и головастиков остромордой лягушки несколько различны. Например, разница в температуре воды в июле достигает 6°C. Кормовая база в замкнутых водоёмах разнообразнее и обильнее, чем в водоёмах, являющихся частью озера. Имеются различия и в видовом составе врагов головастиков остромордой лягушки. Если в заливах озера главными врагами головастиков является молодь щуки и окуня, то в изолированных водоёмах основную опасность для них представляют личинки водяных жуков в стрекоз. Кроме того, в замкнутых водоёмах нередко наблюдается переуплотнение популяции, что само по себе является важным фактором регуляции численности развивающихся головастиков.

Основные исследования роста и развития головастиков проводились нами на двух крупных заливах оз. Б. Миассово, а наблюдения за ростом и развитием сеголеток проводилась на заболоченных осоковых лугах расположенных по отлогим окраинам болот, прилетающих к заливам.

ГЛАВА 3. РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЁМАХ

Определение площади прибрежной акватории пригодной для развития головастиков, произведенное с помощью картирования позволило установить, что она составляет примерно 15000 кв.м, Однако эта площадь меняется на протяжении ряда лет в зависимости от состояния снежного покрова и уровня воды в озера, поэтому цифру 15000 следует считать сугубо ориентировочной.

Учет, проведенный в мае 1968 года на трех изолированных участках акватории, позволил вычислить среднюю плотность и общее число кладок на всей обследованной территории.

Установлено, что в год исследования общее количество кладок на площади 15000 кв.м было равно 7500, при средней плотности 0,5 кладки на I кв.и .

В зависимости от погоды сроки начала икрометания могут быть значительно растянуты, по крайней мере до двух недель.

Весной 1967 года появление первых кладок было отмечено 28 апреля, а в 1969 году, в связи с затяжной весной, первая икра была отложена только 12 мая. Значительное варьирование в сроках начала икрометания не сказывается на характере кладки. В обследованном нами районе остромордые лягушки откладывают икру всегда в виде одного мотка. Однако, в зависимости от времени начала икрометания, продолжительность его в разные годы различна. Так, в связи с поздней весной 1968 и 1969 годов, икрометание остромордых лягушек завершилось в течение 4-6 дней, в то время как обычно оно длится 10-12 дней.

Продолжительность эмбриогенеза в нормальных условиях равняется 10 дням. В 1969 году затяжная холодная весна вызвала задержку икрометания. Первый мотки были отмечены нами 12 мая, вследствие чего икрометание прошло в сжатые сроки, и после 16 мая новых мотков икры не отмечалось. Ежедневные тщательные наблюдения за развитием кладок позволили установить, что эмбриональное развитие икры остромордой лягушки в 1969 году продолжалось в среднем 32 дня. Колебания в эмбриональном развитии икры в отдельных мотках составили от 28 до 34 дней.

Такую длительную задержку в эмбриональном развитии икры можно объяснить крайне неблагоприятными погодными условиями весны 1969 года. Редкое похолодание в конце первой декады мая (температура воздуха ночью опускалась до -3 -5°, а днём не превышала +5°) сопровождалось выпадением снега. Тёплая устойчивая погода с температурой воздуха днём до +12-20°С установилась только после 20 мая. Всё это, несомненно, отразилось на продолжительности эмбрионального развития икры. Для определения сроков вылупления личинок из икры нами было взято по 6 проб головастиков на стадии развития №20, общее количество которых составило 1130 экземпляров.

Вылупление личинок из икры происходит практически одновременно как в разных участках одного водоема, так и в различных

водоемах. Средняя длина тела только что вылупившихся личинок также одинакова во всех исследованных водоемах и равна 4 – 5 мм.

Подробные наблюдения за ростом и развитием головастиков остромордой лягушки проводились в течение двух сезонов: июнь – июль 1967 года и май – июль 1968 года. Отдельные наблюдения проводились весной и летом 1969 года. Отлов головастиков проводился еженедельно с помощью сачка. Всего было взято 40 проб, в среднем по 50 головастиков в каждой (от 10 до 100).

Для определения динамики роста и развития головастиков у каждого из них измерялся вес и длина тела, и определялась стадия развития. Взвешивание производилось на торсионных весах с точностью до 1 мг. Головастики предварительно обсушивались фильтрованной бумагой. Число обследованных головастиков – 2900

Общий ход развития головастиков во всех обследованных водоемах в разные годы совпадает. Наблюдения над их развитием в течении двух сезонов, различных по погодным условиям, позволило установить, что продолжительность личиночного развития в 1968 году в большинстве водоемов равнялась 48 дням, а в 1969 году, когда эмбриональное развитие головастиков задержалось по сравнению с 1968 годом почти на три недели и вылупление головастиков из икры произошло только 5 июня, продолжительность личиночного развития составила в среднем также 48 дней. Очевидно, существенного слияния на продолжительность личиночного развития погодные условия не оказали.

В 1968 году небольшой прирост веса тела головастиков (20,6 миллиграммов в день) наблюдался в промежуток времени от появления почек задних конечностей (стадия 26) до дифференциации конечностей на отделы (стадия 28). В общем же за период личиночного развития средний прирост веса тела головастиков составляет 16,7 мг в день.

Скорость роста и развития головастиков в разных водоемах и разных участках одного водоема специфично даже при одновременном вылуплении личинок из икры. Как показали наблюдения над головастиками в одном из водоемов в 1968 году, за период личиночного развития с 16 мая по 7 июля происходят непрерывное нарастание максимального (от 19 до 816 мг) и среднего веса тела (от 12,2 до 503 мг). Максимальный вес за указанный период изменяется скачкообразно: с 18 мая по 4 июня он растёт (от 4 до 70 мг); с 9 по 20 июня наблюдается

период стабилизации (52, 57 и 54 мг), который сменяется резким возрастанием минимального веса за период с 20 июня по 7 июля с 54 миллиграммов до 287 мг. Периодичность изменения минимального веса при непрерывном росте среднего и максимального весов головастика можно объяснить исходя из следующего положения. В периоды стабилизации минимального веса тела головастика происходит торможение роста мелких особей под влиянием продуктов выделения крупных головастика. Отставшие в росте головастики перестают питаться и гибнут. Их гибель приводит к резкому невращению минимального веса. К настоящему времени это положение подтверждено многочисленными экспериментами над рядом животных. Явление выделения головастиками веществ, тормозящих рост, справедливо рассматривается как весьма совершенный и своеобразный механизм регуляции плотности популяции.

Всякое повышение плотности в природе связано с условиями, вызывающими повышенную смертность особей при явном их перенаселении. В преобладающем большинстве случаев - это пересыхание водоёмов (для амфибий ~ экологическая катастрофа). Повышение плотности популяции головастика в этом случае приводит к торможению их роста уже в первый период постэмбрионального развития. Затем наступает прекращение роста и отмирание части головастика. В живых остаются наиболее крупные и быстрорастущие особи которые спасают популяцию от гибели. Примером тому служит развитие головастика в замкнутом водоёме площадью 1,5 кв.м в 1967 году » Этот материал представляет по нашему мнению наибольший интерес, так как очень ясно демонстрирует характер влияния внутривидовых отношений на ход роста головастика в условиях повышения плотности популяции. Здесь мы столкнулись с тем случаем, который обычно моделируется в эксперименте. В условиях крайне засушливого лета 1967 года водоём быстро высыхал, площадь зеркала воды уменьшалась, в результате чего повышение плотности головастика становилось неизбежным. Таким образом, здесь с наибольшей отчётливостью выявились те закономерности, намёк на которые лишь ощущался при анализе материалов с других водоёмов. В этих условиях было установлено, что:

1. Нарастание максимального веса идет непрерывно от 396 мг до 806 мг;

2. Нарастание среднего веса тоже происходит более или менее непрерывно, за исключением самого первого периода, от 242 до 644 мг;

Совсем иначе происходит изменение минимального веса тела головастика, который за исследуемый период изменяется скачкообразно. В период с 9 по 16 июня (78 – 85 мг) и с 20 по 29 июня (214 – 218 мг) минимальный вес практически не изменяется. Периоды стабилизации сменяются периодами возрастания минимального веса с 16 по 20 июня от 78 до 214 мг и с 29 июня по 2 июля с 218 до 400 мг. Те же закономерности наблюдаются и при анализе длины тела головастика.

Можно полагать, что скачкообразное изменение минимального веса связано с отмиранием мелких особей в условиях загущенности популяции при пересыхании водоёма.

С гибелью мелких особей согласуются, на наш взгляд, наблюдаемые интересные изменения коэффициентов вариации длины и веса тела. В начальный период развития с 9 по 12 июня коэффициент вариации веса тела меньше такового для длины тела головастика (соответственно $12,4 \pm 2,0\%$ и $21,3 \pm 3,5\%$). Учитывая, что при прочих равных условиях коэффициент вариации веса значительно выше коэффициента вариации длины (Смирнов, 1967), это различие следует считать биологически существенным. Его можно объяснить, предположив, что на ранних стадиях развития в популяции находятся особи, обладающие достаточно высоким и однородным весом. Периоду возрастания минимального веса соответствует изменение соотношения между коэффициентами вариации длины и веса. Коэффициент вариации веса тела ($29,4 \pm 4,8\%$) теперь превышает коэффициент вариации длины ($14,6 \pm 2,8\%$), и оба коэффициента имеют общую тенденцию к уменьшению к концу периода развития (до $19,0 \pm 4,9\%$ и $8,4 \pm 2,3\%$). Возможно, что такие изменения коэффициентов вариации связаны с тем, что в результате гибели мелких особей популяция становится более однородной. В живых остаются наиболее крупные и быстрорастущие особи, которые и проходят успешно метаморфоз

Начало метаморфоза характеризуется резким падением максимального веса головастика с 1050 мг до 890 мг. В это время головастики перестают питаться. Обычно у одной особи метаморфоз длится около недели. У популяции в целом период метаморфоз растянут и длится почти месяц с 3 по 31 июля. Такая растянутость периода метаморфоза головастика при практически одновременном вылуплении

личинки из икры еще раз свидетельствует о существующей неравномерности роста и развития головастиков внутри популяции.

ГЛАВА 4. РОСТ СЕГОЛЕТОК НА СУШЕ

Подробные наблюдения за выходом сеголеток на сушу и их дальнейшим ростом проводились в течении двух лет: в июле – августе 1968 года и в июле – сентябре 1969 года. При этом были поставлены следующие задачи: определить время и темпы выхода сеголеток из одного водоема, определить размер выходящих на сушу сеголеток и характер морфофизиологических изменений связанных с подготовкой сеголеток к зиме. Наблюдения за ростом сеголеток проводили на прилежащих непосредственно к заливу заболоченных участках берега, где сеголетки проводят активный период жизни, питаются и встречаются в достаточном количестве вплоть до наступления осенних заморозков. Общая площадь обследованного нами прибрежного участка оценивается в 30 000 кв. метров. В разных точках его в течении двух сезонов 1968 и 1969 годов было отловлено 1300 сеголеток. Анализ этого материала дает достаточно точные представления как о сроках выхода сеголеток из водоема, так и о последующих перемещениях их на суше. Помимо маршрутных учетов был проведен абсолютный учет сеголеток на огороженном участке длиной 50 м с помощью ловчих цилиндров. Полученные данные позволили определить, что средняя плотность сеголеток на всей обследованной территории в 1968 году была равна 1 особи на 1 кв. м и что в обследованном районе выход сеголеток на сушу происходит в течении 28 дней, с 3 по 31 июля, причем в первый день выходит на сушу около 30% от всех прошедших метаморфоз особей. Сеголетки покидают водоем при практически одинаковых размерах тела. Так в 1968 году средний вес тела вышедших на сушу сеголеток в период с 3 по 31 июля варьировал в 8 пробах от 450,9 мг до 462 мг, и лишь однажды составил 503 мг. Значительная же растянутость сроков выхода сеголеток на сушу позволяет предположить, что на сушу выходят сеголетки с различной продолжительностью периода личиночного развития по мере достижения определенного веса тела. Такое предположение, как нам кажется, согласуется и с анализом наблюдений за ростом и развитием головастиков. Но так как сеголетки покидают водоем при одинаковых размерах тела как в начале, так и в конце периода

выхода на сушу, то очевидно, что в это время происходит нивелирование различий, вызванных неравномерностью роста и развития головастиков.

Располагая данными процентного соотношения сеголеток, покинувших водоем в первый день (30%), и их примерной плотностью, можно оценить численность сеголеток на всей обследованной территории в 1968 году примерно в 90000.

Дальнейшие наблюдения за ростом сеголеток проводились на участке, расположенном примерно в 400 м от залива. Дополнительно собирали сеголеток на других участках территории, общей площадью до 30000 кв.м. Сборы проводились дважды: в июле-августе 1968 г. И в июле-сентябре 1969 г. Примерно через каждые 10 дней на указанных участках отлавливали в среднем по 100 сеголеток. Собранный материал представлен 1200 особями. Полученные данные однозначно показывают, что покидающие водоем сеголетки в течение всего периода жизни на суше энергично растут. При этом следует особо подчеркнуть, что в разные по погодным условиям годы происходит весьма заметное изменение скорости роста сеголеток. Так, в 1968 году в течение месяца жизни на суше, с 9 июля по 8 августа, сеголетки удвоили максимальный (с 477 до 1076 мг), минимальный (с 250 до 537 мг) и средний (с 362 до 770 мг) вес тела. Погодные условия весны и лета 1969 года были несколько иными. Позднее появление сеголеток в 1969 году сопровождалось замедлением их роста на суше. По сравнению с 1968 годом в 1969 году в течение месяца (с 21 июля по 20 августа) сеголетки удваивают только максимальный вес тела (с 592 до 1284 мг), возрастание же среднего (с 477,6 до 669,7 мг) и минимального (с 240 до 303 мг), веса происходит менее интенсивно. Как уже отмечалось, период выхода сеголеток из одного водоема равен примерно месяцу и продолжался в 1968 году с 3 по 31 июля. Нам кажется, что это находит подтверждение и при анализе роста сеголеток на суше. Период с 9 по 29 июля характеризуется наиболее медленным темпом роста сеголеток. С 29 июня по 13 августа темп роста сеголеток резко возрастает. На наш взгляд медленное возрастание средних размеров сеголеток с 9 по 29 июля можно объяснить непрерывным рекрутированием в популяцию новых, только что закончивших метаморфоз сеголеток, которые вышли на сушу раньше. Как только выход сеголеток из воды заканчивается, на суше мы наблюдаем резкое увеличение их темпов роста. С 29 июля по 13 августа средний вес сеголеток возрастает с 427,3 мг до 859,2 мг. Такая же картина

наблюдалась и при анализе особенностей роста сеголеток на суше в 1969 году.

Для получения наиболее полного представления о подготовке сеголеток к зимней спячке в 1969 году наблюдения за их ростом были продолжены до конца сентября. Они позволили установить, что рост сеголеток продолжается в течение всего периода активной жизни и, что особенно интересно, характеризуется в это время наибольшей интенсивностью. За период с 20 августа по 29 сентября средний вес сеголеток увеличивается от 669,7 мг до 906,4 мг. Прекращается рост, по-видимому, с уходом животного в спячку. Среди уходящих на зимовку сеголеток наблюдается значительная вариабельность веса тела (от 394 до 626 мг). Коэффициент вариации веса тела в это время равен $35,3 \pm 2,75\%$. Это в свою очередь не может не накладывать отпечаток на смертность сеголеток во, время зимовки.

Наша дальнейшая задача заключалась в том, чтобы попытаться установить, накапливают ли молодые лягушки в течение осеннего периода жизни энергетические резервы на период зимовки и, что особенно важно, на первый период после выхода из спячки. В качестве показателя приспособленности лягушек к меняющимся условиям среды (сезонные изменения погодных условия, подготовка к зимовке) нами был выбран относительный вес печени. Для того чтобы проследить характер изменения относительного веса печени, было произведено вскрытие 1200 сеголеток. Полученные данные по абсолютному и относительному весу печени сеголеток показывают, что действительно до глубокой осени вес печени увеличивается и достигает исключительно больших по сравнению с ним для других позвоночных животных. Вес печени лягушат составляет в среднем до 10% веса тела. Обращает на себя внимание, что несмотря на увеличение коэффициента вариации индексов печени в сентябре до $23,8 \pm 1,9\%$, величина его все же остается довольно низкой, если принять во внимание громадный диапазон изменчивости как абсолютного, так и относительного веса печени от 14 до 24 мг и от 32 ‰ до 159 ‰. Сходная картина наблюдается и при анализе изменчивости веса тела. Абсолютный вес тела варьирует в сентябре от 394 мг до 1826 мг, однако показатель изменчивости (коэффициент вариации) остается в это время также достаточно низким – $35,3 \pm 2,75\%$. Низкие значения коэффициента вариации индекса печени и абсолютного веса тела сеголеток с определенностью свидетельствуют о том, что основная масса уходящих

на зимовку сеголеток составляет достаточно однородную в физиологическом отношении группу. Отдельные же особи высказывают по этим показателям, что создает некоторую физиологическую разнородность, которая каким-то образом должна сказываться на выживаемости сеголеток в период зимовки. Произведённое нами вскрытие и измерение 50 особей в возрасте I+, пойманных в апреле 1969 года, сразу же после пробуждения от спячки, показало, что коэффициент вариации индекса печени лягушат веной меньше ($17,7 \pm 1,7\%$), чем у сеголеток, уходящих на зимовку ($23,0 \pm 1,9\%$) при $P = 0,02$. Тот факт, что у осенних сеголеток коэффициент вариации индекса печени больше, служит косвенным доказательством того, что во время зимовки происходит отмирание части особей, которые почему-либо не успели подготовиться к зиме. На их гибель указывает и уменьшение весной коэффициента вариации веса тела до $21,9 \pm 2,2\%$ по сравнению с осенним, а также возрастание минимальных значений веса тела и индекса печени у весенних лягушат, которое, по-видимому, происходит за счёт гибели мелких особей.

В связи с подготовкой сеголеток к зиме не меньший интерес представляет, на наш взгляд, и характер связи веса печени с весом тела. С этой целью мы вычислили коэффициент корреляции между относительным весом печени и весом тела сеголеток с момента их выхода на сушу до ухода на зимовку. За период с 21 июля по 10 августа у сеголеток, состоящих в основном из недавно покинувших водоём особей, нет корреляции между индексом печени и весом тела. Нарастание массы печени отстаёт от нарастания массы тела. В дальнейшем, когда выход молодняка на сушу заканчивается, сеголетки начинают активно расти, и наряду с увеличением массы тела наблюдается положительная корреляция между индексом печени и весом тела в период с 20 августа по 29 сентября. В конце этого периода коэффициент корреляции равен $0,620 \pm 0,067$. Таким образом, высокий коэффициент корреляции между весом тела и индексом печени свидетельствует о том, что гармоничный рост сеголеток сопровождается накоплением резервных питательных веществ в печени. Особи, у которых запасы питательных веществ невелики, недостаточно подготовлены к условиям зимовки, что приводит к их гибели.

В связи с особенностями зимовки остромордых лягушек нас интересовал вопрос, тратят ли сеголетки питательные вещества во время

зимней спячки. Для сравнения мы использовали данные абсолютного веса и индекса печени осенних сеголеток и лягушат сразу после зимовки, пойманных ранней весной. У весенних лягушат средний индекс печени ($67,62 \pm 1,58\%$) и средний абсолютный вес (56,5 мг) меньше, чем у осенних ($104,0 \pm 2,65\%$ и 98,2 мг). В то же время максимальное значение индекса печени весной уменьшается до 93 % (со 159 %), очевидно, в результате расходования гликогена у особей с крупной печенью. Такие изменения веса печени однозначно свидетельствуют о том, что за период зимовки какая-то, хотя и незначительная, трата питательных веществ происходит.

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА БИОМАССЫ, ПОПУЛЯЦИИ *RANA ARVALIS* В ПРОЦЕССЕ ВОДНОГО ПЕРИОДА ЕЁ РАЗВИТИЯ

Время изучения биологической продуктивности популяции остромордой лягушки охватывает период с мая по август 1968 года. Чтобы использовать полученные данные о характере роста и развития *Rana arvalis*, для оценки биомассы популяции лягушек, нам было необходимо изучить смертность развивающихся животных на разных этапах онтогенеза.

Динамика биомассы изучалась на тех же водоемах, на которых проводились наблюдения за ростом и развитием икры и головастиков остромордой лягушки. Измерения объема 300 мотков показали, что наибольшее количество мотков содержит от 700 до 900 икринок. Среднее количество икринок в мотке равняется $832,7 \pm 7,0$. На площади 15000 кв. м общее количество мотков оценивается в 7500.

Наблюдения над развитием проводились на 150 мотках. Смертность икры в них определялась на основе существующих методик. Контрольные измерения размеров мотков и количества в них икринок проводились в течении всего периода эмбрионального развития на стадиях 10 – 11 (гаструла), 13 – 14 (нейрула) и 18 – 19 (мышечные ответы на прикосновение).

После выхода личинок из икры проводилась глазомерная оценка их численности в тех же водоемах. Прозрачная вода и небольшая глубина (до 40 см) позволили примерно оценить изменения численности головастиков. Помимо глазомерной оценки проводился подсчет головастиков по принципу своеобразного биоценометра. На дно водоема

опускался ящик без дна, и головастики подсчитывались на площади 50x30 см. Такие изменения проводились еженедельно в течении постэмбрионального периода развития головастиков.

Другой способ абсолютного учета численности головастиков был применен на небольших замкнутых водоемах. Вода из двух таких водоемов (площадью 15 кв. м и 30 кв.м.) была спущена и головастики подсчитаны. На стадии развития 23 – 24 в водоеме площадью 30 кв.м их оказалось 5000 экземпляров, а в водоеме площадью 15 кв.м – 2300. В обоих водоемах средняя плотность головастиков оказалась примерно равной 167 и 153 особи на 1 кв.м. площади (при равной глубине водоема). При глазомерной оценке численности головастиков в этих же водоемах плотность их была определена в 120 особей на 1 кв.м.

Удовлетворительное совпадение данных, полученных при глазомерной оценке и абсолютном учете численности создает предпосылку для оценки численности головастиков на больших акваториях. Полезно отметить, что в большинстве случаев при глазомерной оценке плотность головастиков занижается, так как по понятным причинам часть из них ускользает из поля зрения.

Биомасса икры, головастиков и сеголеток выражалась в сухом весе, так как содержание воды в теле на разных этапах развития лягушки различно. Для определения биомассы были взяты 42 количественной пробы. Из них 21 пробу составляла икра, 13 проб – головастики и 8 – сеголетки. Каждую пробу определяли количественно и высушивали до постоянного веса.

Экстраполируя полученные данные на всю исследованную акваторию мы можем оценить общее количество икринок в районе работы 7 мая 1968 в 6 000 000

Анализ данных гибели икры на разных стадиях развития показал, что от оплодотворения до полной гастрюляции смертность икринок в разных мотках составляет примерно 4 – 4,4%, на стадиях 13 – 14 гибнет примерно 7% икринок, и к концу эмбриогенеза количество икринок составляет примерно 40% от исходного их количества. На самом последнем этапе эмбриогенеза (стадия 18 – 19) количество живых икринок уменьшается до 30 – 35%.

Учеты численности головастиков показали, что сразу же после вылупления плотность головастиков колеблется около 120 штук на 1 кв.м., а их общая численность в обследованном районе в это время

(17 мая) оценивается в 2 000 000. В течении постэмбрионального периода развития плотность головастиков по данным учета уменьшается и перед метаморфозом (стадия 29) равна 12 особям на 1 кв.м., а их численность на этой стадии развития оценивается в 200 000. Самая высокая смертность наблюдается во время метаморфоза, когда численность к моменту его окончания снижается в 20 раз. Успешно закончившие метаморфоз сеголетки составляют 1,5% от исходного числа головастиков. Однако малочисленность животных в возрасте I+ в 1969 году позволяет предположить высокую смертность молодых лягушат.

Биомасса сухой икры для всей обследованной акватории равна 8,4 кг, биомасса головастиков на стадии развития 28 – 29 -5,4 кг. Незначительный прирост биомассы головастиков в течении всего периода развития, несмотря на большое увеличение средних размеров (от 30,1 до 673,3 мг), объясняется резким снижением их численности в 10 раз.

В процессе онтогенеза генерация остромордой лягушки происходит снижение ее численности: за период эмбриогенеза (стадии 1 – 19) численность икринок снижается в 3 раза; при переходе личинок к свободному образу жизни (стадия 19 – 20) существенных изменений в численности не происходит; перед метаморфозом численность головастиков вновь значительно снижается (примерно в 10 раз), и к моменту окончания метаморфоза (стадия 30 – 31) численность снижается в 30 раз.

Сухая биомасса развивающейся генерации лягушек, равная 8,4 кг, за период эмбриогенеза уменьшается примерно в 3,5 раза. В течении всего постэмбрионального развития головастиков она растет и достигает величины 8,3 кг у прошедших метаморфоз сеголеток. Наиболее интересный вывод, вытекающий из приведенных данных, заключается в следующем: взрослые лягушки вносят в водоем значительную биомассу в форме икры. Дальнейшая динамика биомассы развивающийся генерации лягушек определяется соотношением скорости роста животных и их смертности. Если нарастание веса развивающихся головастиков происходит быстрее снижения их численности, общая их биомасса растет; в противном же случае их биомасса снижается. Полученные данные показывают, что биомасса икры идеально совпадает с биомассой, выходящих на сушу сеголеток. Естественно, что полному совпадению этих показателей не следует придавать большого значения, так как абсолютной точности в определении численности головастиков достичь

невозможно, а в разные годы соотношение скорость роста – интенсивность смертности головастиков может быть различным. Однако, так как наблюдения проводились в типичный по условиям для *Rana arvalis* год, то есть основания истолковывать полученные данные следующим образом: биомасса выходящих на сушу сеголеток соизмерима с биомассой икры. То количество живой протоплазмы, которое было внесено в водоем размножающейся популяции остромордой лягушки в виде икры, выносится из него в том же количестве в виде покидающих водоем сеголеток, несмотря на большую потерю численности.

Биоценотический смысл этого явления кажется нам понятным. Если бы сеголетки выносили из водоема большое количество биомассы, чем вносят ее взрослые лягушки, то любое резкое нарушение условий существования взрослых и личиночных форм могло бы привести к нарушению баланса биомассы в водоеме. Развивающаяся генерация лягушек выступает в роли биологического регулятора водных экосистем.

ВЫВОДЫ

Проведены трехлетние наблюдения за ростом и развитием остромордой лягушки *Rana arvalis* от икрометания до выхода на сушу успешно закончивших метаморфоз сеголеток. Анализ изложенного в работе материала позволяет установить следующее.

1. Начало икрометания в исследованной популяции *Rana arvalis* в значительной мере определяется климатическими условиями. Длительность икрометания различна в разные по погодным условиям годы. Эмбриональный период развития варьирует от 10 – 12 до 32 дней. Отмеченные колебания продолжительности эмбриогенеза не нарушают синхронности развития икринок в кладках. Вылупление личинок из икры происходит одновременно как в разных участках одного водоема, так и в разных водоемах при практически одинаковых размерах тела. Общий ход развития головастиков во всех обследованных водоемах в разные годы одинаков.

Продолжительность личиночного развития в течении трех лет колеблется незначительно. Учитывая громадные колебания продолжительности личиночного периода развития в экспериментальных условиях, этот вывод свидетельствует об ----- условий

среды на скорость индивидуального развития. Сроки первого выхода сеголеток на сушу из разных водоемов колеблются незначительно (максимальное различия составляют 10 дней). Несмотря на это выход сеголеток как на отдельных, так и на разных участках одного и того же водоема растянут почти на месяц. Причина этого кажущегося противоречия объясняется сложными внутривидовыми отношениями развивающихся личинок.

2. Наблюдения за ходом роста и развития разных популяций головастиков позволило установить, что непрерывное увеличение максимального веса обследованных групп особей сопровождается скачкообразным изменением общих размеров тела мелких особей. Сопоставление полученных данных с описанными в литературе результатами экспериментальных исследований показало, что в условиях высокой плотности популяции (но отнюдь не катастрофической) ее развитие в значительной степени определяется действием продуктов метаболизма (специфические ингибиторы) наиболее быстрорастущих особей. Это влечет за собой отмирание части личинок и, с другой стороны, успешное развитие оставших в росте личинок после выхода из водоёма первых сеголеток. Такой механизм создаёт возможность успешного завершения развития большого числа особей даже при очень высокой их плотности. Внешнее выражение этого процесса - растянутость периода выхода сеголеток на сушу. При этом покидающие водоём сеголетки имеют одинаковый вес.

3. Рост вышедших на сушу сеголеток подчиняется иным закономерностям. В течение всего периода наземного существования сеголетки энергично растут, удваивая максимальный, минимальный и средний вес. Рост сеголеток сопровождается непрерывным увеличением веса печени, свидетельствующим о накоплении резервных питательных веществ. Перед зимовкой вес печени достигает рекордной для амфибий величины (в среднем индекс печени в это время равен 104 %, а максимальное его значение равно 159 %). При этом быстрорастущие особи характеризуются и наиболее быстрым нарастанием веса печени. Коэффициент корреляции между весом тела и индексом печени равен $0,620 \pm 0,067$. У однолетних особей сразу после пробуждения от спячки индекс печени равен $67,6 \pm 1,56$ %, что свидетельствует о трате запасных питательных веществ у зимующих особей.

4. Периодические наблюдения за изменением численности развивающихся личинок остромордой лягушки показали, что периоды

относительно низкой смертности сменяются периодами резко повышенной смертности. В течение всего периода эмбриогенеза численность обследованной популяции снижается в три раза; к моменту завершения личиночного развития численность снижается в 10 раз, а к моменту окончания метаморфоза - в 20 раз. Таким образом, выживаемость амфибий в период их личиночного развития, несмотря на большое количество врагов, достаточно высока (выше, чем у большинства рыб). Выходящие на сушу, особи составляют 1,5% от первоначально отложенного числа икринок. Эти наблюдения подсказывают пути регуляции численности амфибий в природных условиях.

5. Рост и развитие личинок сопровождается изменением общей биомассы популяции. В течение всего водного периода жизни амфибий их биомасса (в сухом весе) нарастает. Однако изменение биомассы подчиняется более сложным закономерностям, чем изменение скорости роста отдельных особей и определяется соотношением скорости нарастания веса животных и изменением их численности. В эмбриональный период происходит существенное снижение биомассы популяции, которое компенсируется нарастанием биомассы в личиночный период развития. Нарастание биомассы отдельных особей превышает снижение общей биомассы, связанной с отмиранием части личинок. В результате этого процесса биомасса сеголеток оказывается соизмеримой с биомассой икры, внесённой в водоём взрослыми особями.

6. Сравнение интенсивности размножения, скорости роста животных на разных этапах онтогенеза и смертности разновозрастных животных с изменением биомассы популяции позволяет связать закономерности, протекающие на популяционном и биогеоценотическом уровнях. Соизмеримость биомассы икры с биомассой покидающих водоём сеголеток, указывает на существование слабо изученных механизмов, позволяющих сочетать требования популяции отдельного вида с "необходимостью" свести к минимуму возможные нарушения структуры биогеоценоза, так как существенные различия биомассы популяции на начальном и конечном этапе водного периода её развития с неизбежностью привело бы к нарушению гармоничного развития водных и наземных систем единого биогеоценоза. Можно надеяться, что дальнейшее развитие исследований в этом направлении будет содействовать сближению популяционного и биогеоценологического подходов к исследованию биосферы.

Основные положения диссертации изложены в следующих работах:

1. ИЩЕНКО В.Г., ЩУПАК Е.Л. О биологической продуктивности популяции остромордой лягушки. "Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных". Свердловск, 1960.
2. ЩУПАК Е.Л. О некоторых закономерностях развития головастика остромордой лягушки в естественных водоемах. Мат-лы отчётной сессии лаб. популяц. экол. позв. животн., Свердловск, 1968.
3. ЩУПАК Е.Л. К развитию головастика остромордой лягушки в естественных водоёмах. Мат-лы отчётн. сессии лаб. популяционной эколог. позв. жив., Свердловск, 1969.
4. ЩУПАК Е.Л. Динамика биомассы в процессе онтогенеза популяции остромордой лягушки. Мат-лы отчётн. сессий лаборатории популяц. экологии позвон. животн., Свердловск, 1969.
5. ЩУПАК Е.Л. Динамика биомассы в процессе онтогенеза генерации остромордой лягушки. «Экология», т. 1, № 1, 1970.
6. ЩУПАК Е.Л. Рост и накопление резервных питательных веществ у сеголеток остромордой лягушки в первый период наземной жизни. Мат-лы отчётной сессии лаб. популяц. экологии позвон. животн., Свердловск, 1970.