

**ЭКОСИСТЕМЫ
ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ
УСЛОВИЙ СРЕДЫ
В ЗАПОВЕДНИКАХ
РСФСР**



ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА
И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ МИНИСТРОВ РСФСР

Центральная научно-исследовательская лаборатория
охотничьего хозяйства и заповедников

ЭКОСИСТЕМЫ
ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ
СРЕДЫ
В ЗАПОВЕДНИКАХ РСФСР

Сборник научных трудов

УДК 502.72:574:05:324

ЭКОСИСТЕМЫ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ РСФСР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986.

Сборник посвящен проблеме развития и особенностям экологических систем в экстремальных условиях среды — высокогорье, крайний север, районы вулканической, лавинной деятельности и т. д.

Приводятся характеристики отдельных структурных и функциональных компонентов экосистем, а также сведения о закономерностях их развития, устойчивости, необходимости изучения и охраны. Все исследования проведены на территориях заповедников Российской Федерации.

Библ. 178, табл. 34, илл. 25.

Редакционная коллегия

А. М. Амирханов — отв. редактор, А. М. Колосов — зам. отв. ред.,
О. С. Габузов, В. В. Дёжкин, В. О. Ильинский, В. Ю. Ильяшенко,
А. М. Карелов, А. А. Назаров, Н. К. Носкова, Ю. Д. Нухимовская,
С. В. Переладов, В. Е. Размахнин, В. И. Фертиков.

Научный редактор сборника — канд. биол. наук А. М. Амирханов

Рецензент — докт. биол. наук В. Н. Павлов

К МОРФОЛОГИИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ У ВЕРХНЕЙ И НИЖНЕЙ ГРАНИЦ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ В АЛТАЙСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

В. А. Яковлев

Алтайский гос. заповедник

Алтай является единственным в настоящее время местом, где остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss.) проникает до высоты 2140 м над ур. м. (Яковлев, 1980). В связи с этим, определенный интерес представляет изучение морфологии амфибий, обитающих у верхней и нижней границ вертикального распространения. Автором было собрано 117 экземпляров названного вида в трех районах Алтайского заповедника. 16 экземпляров из этой серии (9 самцов, 7 самок) отловлены в мае—июне 1976 г. в урочище Таштумес в южной части заповедника на высоте 1660 м над ур. м., 41 (27 самцов, 14 самок) — в апреле 1977 г. в ур. Кобухта у северной границы заповедной территории на высоте 500 м, 60 экземпляров (41 самец, 19 самок) — в мае—июле 1977 г. в районе озера Тетыколь, расположенного между названными урочищами на высоте 1860 м. Расстояние между первыми двумя пунктами по прямой 150 км, а от каждого из них до озера Тетыколь — 25 км и 130 км соответственно. При обработке материалов использовались общепринятые морфологические признаки: длина тела (L), длина головы (L. c.), длина морды (D. г. о.), ширина морды (Sp. c. г.), длина глаза (L. o.), ширина века (Lt. p.), ширина промежутка между веками (Sp. p.), длина барабанной перепонки (L. tym.), длина бедра (F.), длина голени (T.), длина первого пальца задней конечности (D. p.), длина внутреннего пяточного бугра (C. int.). Условные обозначения приведены по П. В. Терентьеву (1950). На основании сделанных измерений были высчитаны индексы L./L.c., L./F.+T., F./T., Lt.p./Sp.p., L.o./L.tym., Sp.c.g./D.g.o., D.p./C.int. (табл. 1). Об изменчивости перечисленных пропорций можно судить по рис. 1. Форма обработки материала заимствована у В. Г. Ищенко (1978).

Для подтверждения правомерности сравнения приведенных в таблице данных нами была определена зависимость абсолютных значений индекса от размеров тела амфибий путем расчета корреляционного отношения (η). Как видно из табл. 2, эта зависимость в большинстве случаев оказалась существенной, в связи с чем мы сочли возможным сравнение лишь двух серий животных, имеющих сопоставимые в среднем размеры, а именно, с озера Тетыколь и из ур. Кобухта. При этом выяснилось, что лягушки в названных сериях характеризовались разными

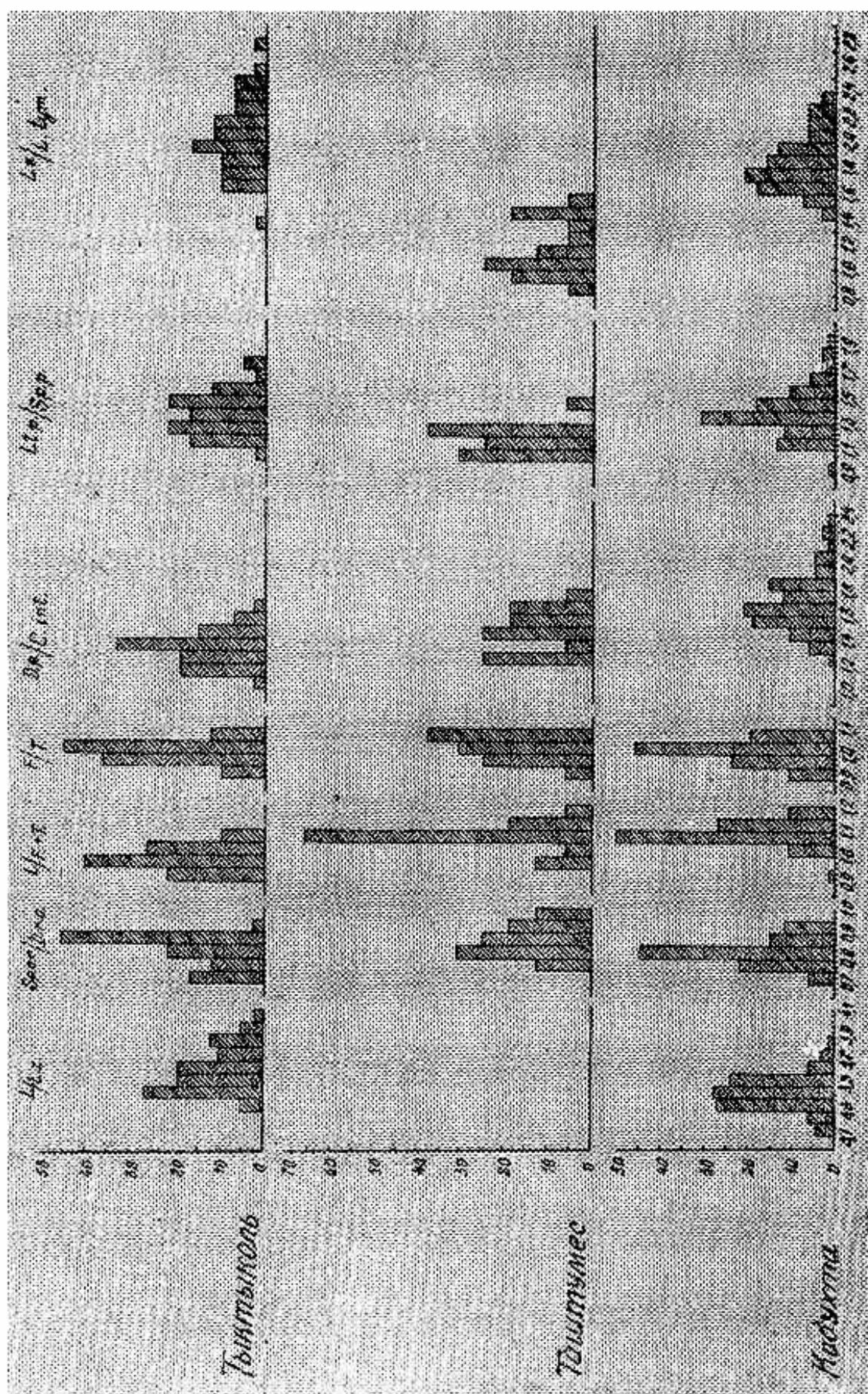


Рис. 1. Распределение пропорций остромордой лягушки в трех популяциях Алтайского заповедника в процентах от объема выборок

Пропорции лягушек, отловленных в трех районах Алтайского заповедника

$$\frac{\text{самцы} + \text{самки}}{\text{самки}}$$

Индексы	Места наблюдений	Lim.	$x \pm m$	Cv%
L.	Кобухта	54.0—62.8 $\frac{54.0-62.8}{54.1-62.3}$	58.7 ± 0.42 $\frac{58.8 \pm 0.53}{58.4 \pm 0.20}$	4.55 $\frac{4.56}{1.26}$
	Таштумес	42.6—57.4 $\frac{42.6-57.4}{44.7-55.1}$	49.8 ± 1.10 $\frac{50.2 \pm 1.16}{48.4 \pm 2.27}$	8.56 $\frac{6.56}{11.46}$
	Тетыколь	50.3—67.2 $\frac{50.3-67.2}{50.4-67.2}$	56.6 ± 0.49 $\frac{56.7 \pm 0.58}{56.5 \pm 0.94}$	6.62 $\frac{6.47}{7.10}$
L./L.c.	Кобухта	3.30—4.10 $\frac{3.30-3.85}{3.46-4.10}$	3.71 ± 0.032 $\frac{3.56 \pm 0.026}{3.73 \pm 0.058}$	5.52 $\frac{3.81}{5.62}$
	Таштумес	3.20—3.81	3.51 ± 0.037	4.22
	Тетыколь	3.13—3.77 $\frac{3.15-3.77}{3.13-3.61}$	3.44 ± 0.015 $\frac{3.45 \pm 0.019}{3.43 \pm 0.027}$	4.07 $\frac{3.78}{3.61}$
L./F.+T.	Кобухта	0.90—1.09 $\frac{0.90-1.01}{1.00-1.09}$	0.98 ± 0.007 $\frac{0.96 \pm 0.001}{1.04 \pm 0.008}$	4.70 $\frac{2.81}{2.83}$
	Таштумес	0.99—1.16 $\frac{0.99-1.12}{1.06-1.16}$	1.07 ± 0.012 $\frac{1.05 \pm 0.016}{1.10 \pm 0.015}$	4.36 $\frac{4.25}{3.25}$
	Тетыколь	0.92—1.18 $\frac{0.92-1.16}{1.06-1.18}$	1.09 ± 0.005 $\frac{1.08 \pm 0.006}{1.12 \pm 0.008}$	4.03 $\frac{3.83}{3.15}$
F./T.	Кобухта	0.93—1.08 $\frac{0.93-1.06}{0.95-1.08}$	1.00 ± 0.006 $\frac{1.00 \pm 0.008}{1.00 \pm 0.010}$	3.88 $\frac{4.01}{3.68}$
	Таштумес	0.92—1.09 $\frac{0.97-1.09}{0.92-1.06}$	1.02 ± 0.013 $\frac{1.03 \pm 0.001}{1.01 \pm 0.021}$	4.89 $\frac{0.23}{5.14}$
	Тетыколь	0.92—1.10 $\frac{0.92-1.08}{0.93-1.10}$	1.01 ± 0.005 $\frac{1.01 \pm 0.006}{1.01 \pm 0.010}$	4.07 $\frac{3.94}{4.44}$
Lt.p./Sp.p.	Кобухта	1.05—1.79 $\frac{1.11-1.59}{1.05-1.79}$	1.35 ± 0.026 $\frac{1.33 \pm 0.026}{1.40 \pm 0.108}$	12.39 $\frac{9.98}{27.87}$
	Таштумес	1.03—1.60 $\frac{1.03-1.60}{1.03-1.26}$	1.21 ± 0.039 $\frac{1.25 \pm 0.065}{1.16 \pm 0.035}$	12.46 $\frac{14.64}{7.42}$
	Тетыколь	0.92—1.92 $\frac{0.92-1.92}{1.11-1.77}$	1.41 ± 0.023 $\frac{1.43 \pm 0.031}{1.36 \pm 0.035}$	13.50 $\frac{14.24}{11.79}$
L.o./L.tym	Кобухта	1.36—2.77 $\frac{1.66-2.77}{1.36-2.39}$	2.05 ± 0.046 $\frac{2.08 \pm 0.058}{1.99 \pm 0.079}$	14.15 $\frac{14.10}{14.29}$
	Таштумес	0.84—1.67 $\frac{0.97-1.67}{0.84-1.27}$	1.22 ± 0.065 $\frac{1.37 \pm 0.019}{1.04 \pm 0.542}$	20.71 $\frac{3.87}{12.81}$
	Тетыколь	0.41—2.32 $\frac{1.50-2.32}{1.41-2.15}$	1.84 ± 0.026 $\frac{1.86 \pm 0.035}{1.75 \pm 0.036}$	12.37 $\frac{9.44}{9.44}$
D.p./C.int	Кобухта	1.05—1.62 $\frac{1.05-1.62}{1.15-1.58}$	1.32 ± 0.020 $\frac{1.34 \pm 0.023}{1.28 \pm 0.042}$	9.57 $\frac{8.84}{11.75}$
	Таштумес	1.24—1.79 $\frac{1.24-1.62}{1.24-1.79}$	1.48 ± 0.042 $\frac{1.43 \pm 0.051}{1.56 \pm 0.070}$	10.96 $\frac{9.52}{11.05}$
	Тетыколь	1.26—2.32 $\frac{1.38-2.32}{1.26-2.00}$	1.69 ± 0.044 $\frac{1.73 \pm 0.034}{1.59 \pm 0.041}$	21.01 $\frac{12.91}{11.85}$

Sp.c.r./ /D.r.o.	Кобухта	0.75—0.97	$\frac{0.75-0.95}{0.78-0.97}$	0.88 ± 0.009	$\frac{0.87 \pm 0.011}{0.88 \pm 0.016}$	6.53	$\frac{6.62}{6.63}$
	Таштумес	0.78—0.95	$\frac{0.78-0.95}{0.81-0.94}$	0.87 ± 0.015	$\frac{0.88 \pm 0.023}{0.86 \pm 0.015}$	6.65	$\frac{7.52}{5.44}$
	Тетьколь	0.73—0.94	$\frac{0.73-0.94}{0.74-0.93}$	0.83 ± 0.006	$\frac{0.83 \pm 0.008}{0.81 \pm 0.010}$	6.07	$\frac{6.13}{5.70}$

пропорциями. Если за уровень достоверности принять значение, равное или превышающее 1,7 (Шварц и др., 1968), то несмотря на малый объем выборки, статистически достоверными можно считать различия почти между всеми индексами амфибий сравниваемых районов (табл. 3). Указанные различия являются, по всей видимости, следствием влияния факторов, связанных с абсолютной высотой местности. Так, полученные нами цифры

Таблица 2
Зависимость пропорций остромордой лягушки от длины тела

Индексы	Корреляционное отношение (η)		
	Кобухта	Таштумес	Тетьколь
L./L.c.	0.73 ± 0.11	—	0.85 ± 0.06
L./F.+T.	0.44 ± 0.14	0.87 ± 0.99	0.51 ± 0.11
F./T.	0.35 ± 0.15	0.79 ± 0.17	0.54 ± 0.10
Lt.p./Sp.p.	0.45 ± 0.14	0.82 ± 0.15	0.72 ± 0.09
L.o./L.tym.	0.55 ± 0.13	0.81 ± 0.15	0.50 ± 0.10
Sp.c.r./D.r.o.	0.50 ± 0.14	0.85 ± 0.10	0.58 ± 0.10
D.p./C.int.	0.39 ± 0.15	0.90 ± 0.11	0.61 ± 0.10

подтверждают предположение В. Г. Ищенко (1978), сделанное им на примере кавказских бурых лягушек, об укорочении задних конечностей амфибий с продвижением в горы. В нашем примере это можно объяснить уменьшением подвижности представителей высокогорных популяций в связи с меньшим давлением хищников, а также в связи с обитанием лягушек вблизи водоемов и отсутствием необходимости в весенних миграциях с мест зимовок к местам размножения.

Из сопоставления данных, приведенных в таблице 1, видно, что с увеличением абсолютной высоты мест обитания *R. arvalis* увеличиваются относительные размеры ее головы и остромордость, уменьшаются относительные размеры пяточного бугра. Уменьшение значения индекса L.o./L.tym. оказалось связанным с увеличением диаметра барабанной перепонки (L. tym) у лягушек из высокогорной популяции, особенно у самок; а у

Таблица 3

Значения критерия достоверности различий (t) между индексами (I) лягушек из урочища Кобухта и с озера Тетыколь

(самцы+самки $\frac{\text{самцы}}{\text{самки}}$)

I	t
L.	4.19 $\frac{3.44}{2.90}$
L./L.c.	7.64 $\frac{3.42}{4.69}$
L./F.+T.	12.79 $\frac{19.73}{7.07}$
Lt.p./Sp.p.	1.73 $\frac{2.47}{0.35}$
L.o./L.tym.	3.97 $\frac{3.95}{2.76}$
D.p./C.int.	7.66 $\frac{9.50}{5.28}$
Sp.c.r./D.r.o.	4.62 $\frac{2.94}{3.71}$
F./T.	1.28 $\frac{1.00}{0.70}$

соответствует падению атмосферного давления на 113 мм рт. ст. (Перышкин, Родина, 1980). То есть, при давлении на высоте урочища Кобухта 720 мм рт. ст. на уровне озера Тетыколь оно равно 607 мм, а у верхнего предела вертикального распространения описываемого вида на высоте 2140 м — 584 мм рт. ст. Естественно предположить, что физиологические изменения, связанные со столь значительным перепадом давления, могли привести к изменению морфологических признаков амфибий. Следует отметить, что по индексу L./F.+T. самцы во всех обработанных сериях достоверно отличались от самок и имели относительно более длинные задние конечности, что свидетельствует о большей их подвижности. Самцы и самки из урочища Кобухта отличались, кроме того, по индексу L./L.c. ($t=2,67$), а с озера Тетыколь — по индексам L.o./L.tym. ($t=2,19$) и D.p./C.int. ($t=2,63$). По данным П. В. Терентьева (1945), у других видов лягушек (*R. temporaria*, *R. ridibunda*) связь индексов с полом ничтожна.

При анализе полиморфизма обследованных амфибий обратила на себя внимание крайне редкая встречаемость морфы *striata* в популяциях умеренных высот (Кобухта) и наличие ее в высокогорных популяциях (Таштумес, Тетыколь). Наиболее яркое проявление этот признак получил у лягушек с озера Те-

самцов, кроме того, с уменьшением длины глаза (L. o.). Так, у амфибий из Кобухты диаметр барабанной перепонки равнялся $3,0 \pm 0,08$ мм у самцов и $3,0 \pm 0,13$ мм у самок, а у экземпляров с озера Тетыколь — соответственно $3,1 \pm 0,05$ мм и $3,4 \pm 0,11$ мм. При одинаковых средних значениях длины глаза у самок (Кобухта — $5,8 \pm 0,09$ мм, Тетыколь — $5,8 \pm 0,10$ мм) у самцов эти показатели оказались достоверно различными ($6,1 \pm 0,07$ мм и $5,7 \pm 0,07$ мм соответственно $t=4,04$). Увеличение диаметра барабанной перепонки лягушек высокогорий можно связать с разреженностью воздуха на большой высоте, что ведет к ослаблению звуков, в том числе издаваемых самцами весной в период размножения. В нашем примере перепад высот составляет 1360 м, что

тыколь. Подобное наблюдение было сделано ранее при изучении бурых лягушек Кавказа В. Г. Ищенко (1978), который на примере *R. macrospetis* показал, что морфа *striata* выгодна в условиях существования в горах, поскольку имеет повышенное содержание гемоглобина в крови. Л. Я. Боркин (1977) отметил, ссылаясь на данные Г. Г. Рунковой (1975), более высокий исходный уровень окислительно-восстановительных процессов у лягушек полосатой морфы. У сеголеток этой морфы более крупная печень, что, по мнению С. С. Шварца и др. (1968), свидетельствует о повышенной интенсивности обмена веществ в организме и является приспособительной реакцией на периодическое краткосрочное недоедание и на понижение температуры. Следует отметить, что наличие или отсутствие полосы на спине является четким генетическим признаком и в нашем примере можно говорить об изменении генетической структуры популяций высокогорий.

Сопоставление наших серий показало, что с наличием или отсутствием светлой дорсомедиальной полосы связан в некоторой степени характер расположения темных пятен и бугорков на коже амфибий. Пятнистость и бугорчатость могут иметь различную степень интенсивности и упорядоченности (рис. 2, 3). Как правило, расположение темных пятен частично совпадает с расположением бугорков. В наших сборах бесполосые экземпляры характеризовались как беспорядочным расположением пятен и бугорков (рис. 2-а; рис. 3-а, г, д), так и более или менее упорядоченным (рис. 2-б, г; рис. 3-б). У представителей морфы *striata* бугорки и пятна располагались вдоль светлой полосы, ограничивая ее по краям (рис. 2-в; рис. 3-в, е). При сравнении бесполосых и полосатых особей, отловленных в урочище Таштумес, было отмечено, что для первых характерны ряды бугорков, замыкающиеся на уровне плечевых суставов (рис. 3-б), а у вторых эти ряды продолжались до уровня глаз (рис. 3-в, е), а позади век образовывали вилочкообразное раздвоение.

Таким образом, при сравнении лягушек, обитающих у верх-

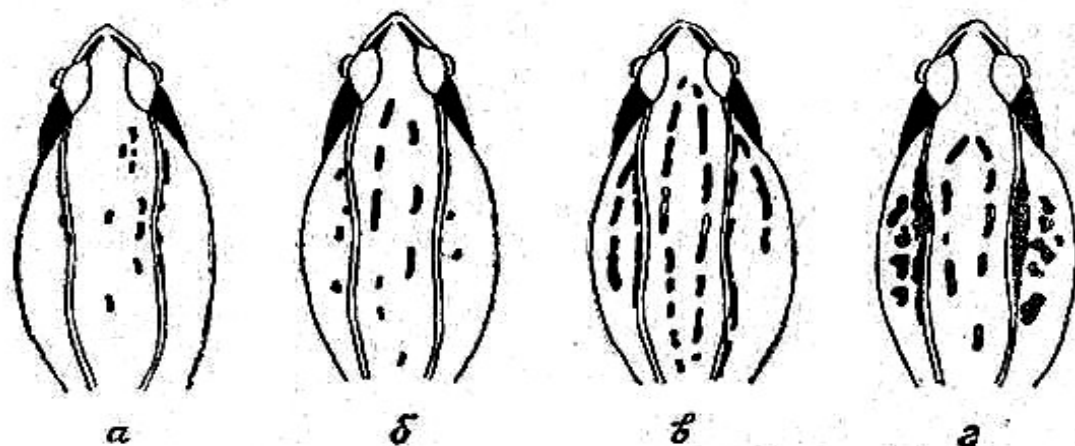


Рис. 2. Расположение темных пятен на коже лягушек (пояснения в тексте).

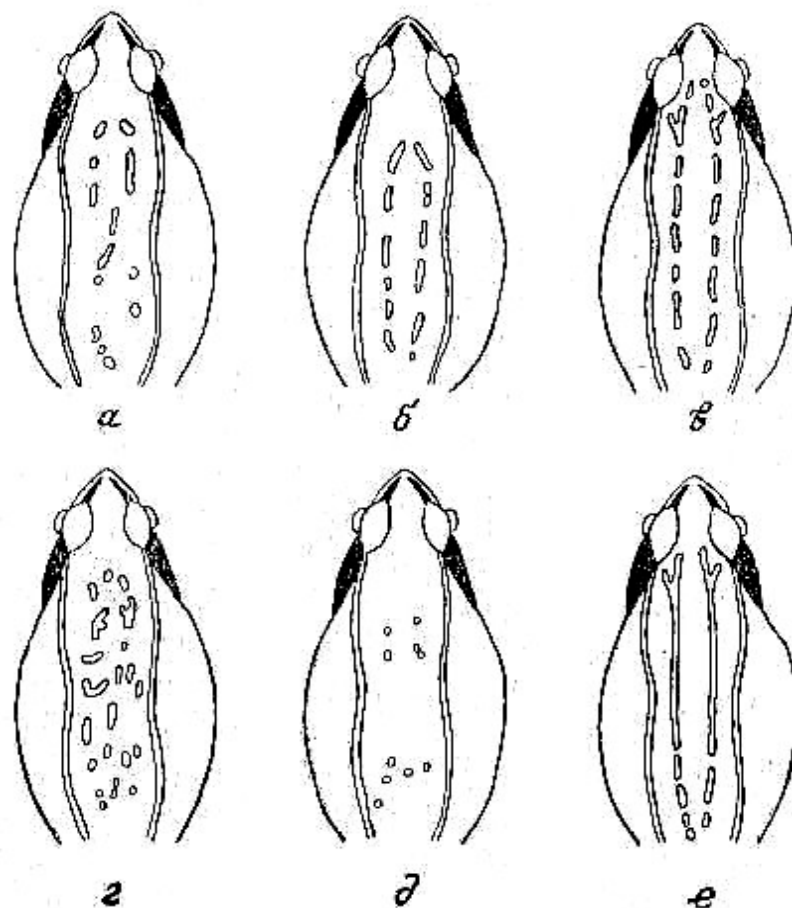


Рис. 3. Расположение бугорков на коже лягушек (пояснения в тексте).

ней и нижней границ вертикального распространения в заповеднике, выявлены статистические достоверные различия по ряду внешних признаков, что свидетельствует о влиянии факторов высоты на морфологические характеристики амфибий.

ЛИТЕРАТУРА

Боркин Л. Я. Анализ внутривидового полиморфизма по признаку «striata» и его корреляция с размерными признаками у остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson. — В кн.: Герпетологический сборник. Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 74, Л., 1977, с. 17—23.

Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., Наука, 1978, 148 с.

Перышкин А. В., Родина Н. А. Физика. Учебник для 6—7 классов. М.: Просвещение, 1980, с. 97—98.

Рункова Г. Г. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биохимических исследованиях. — В кн.: Матем. планир. эксперимента в биол. исслед. (Тр. Ин-та экологии раст. и животн., вып. 97). Свердловск, 1975, с. 18—104.

Терентьев П. В. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* L. — Зоол. журн., т. 24, вып. 3, 1945, с. 175—181.

Терентьев П. В. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* L. — Труды Ин-та экологии раст. и животн. УНЦ АН СССР, вып. 58. Свердловск, 1968, 387 с.

Яковлев В. А. К вертикальному распространению и размножению остромордой лягушки в Алтайском заповеднике. — Экология, № 4, 1980, с. 89—90.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Науменко А. Т. Пространственно-временное становление растительности в условиях действующего вулканизма	5
Рассохина Л. И., Науменко А. Т. Лиственничные леса в бассейне Кроноцкого озера	22
Рассохина Л. И., Черныгина О. А. Флористические находки в Кроноцко-Гамченском вулканотектоническом районе на Камчатке	35
Мосолов В. И. Экология копытных горновулканических районов Восточной Камчатки	38
Лобков Е. Г. Вулканогенные факторы размещения и численности птиц на Камчатке	50
Золотухин Н. И., Золотухина И. Б., Марина Л. В. Цветковые растения Алтайского заповедника на верхнем высотном пределе	74
Яковлев В. А. К морфологии остромордой лягушки у верхней и нижней границ вертикального распространения в Алтайском заповеднике	81
Шилова О. А., Онищенко В. В. Некоторые результаты изучения снежных лавин в Тебердинском заповеднике	88
Щербаков В. В. Флора и растительность лавинных лотков Цейского ущелья	96
Амирханов А. М., Комжа А. Л., Филонов Н. Д., Щербаков В. В. Список видов сосудистых растений высокогорий бассейна р. Ардон (Северо-Осетинский заповедник)	107
Липкович А. Д. Некоторые черты репродуктивного поведения большой чечевиды в высокогорьях Центрального Кавказа	128
Вехов В. Н., Георгиевский А. Б. Скальная растительность Ковдского полуострова и острова Великого в Кандалакшском заповеднике	134
Пучнина Л. В. К характеристике лиственничных лесов Пинежского заповедника	138
Катаев Г. Д., Брагин А. Б. Речные бобры на северном пределе обитания	148
Придатко В. И. Закономерности чередования сезонных явлений в колониях морских птиц на острове Врангеля	160
Заключение	166

ЦНИЛ ГЛАВОХОТЫ РСФСР

ЭКОСИСТЕМЫ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ РСФСР

(Сборник научных трудов)

Редактор — Н. К. Носкова

Художник — Г. Н. Кованов

Тех. ред. и корректор — В. Г. Олейникова

Сдано в набор 22/XII-86 г.
Гарнитура литературная.
Бумага типографская № 2.
Заказ № 4648.

Подписано в печать 24/V-87 г. Л59409.
Печать высокая. Формат 60×90^{1/16}.
Усл. печ. л. 10,2. Уч.-изд. л. 10,8.
Тираж 500. Цена 1 р. 40 к.

Областная типография. г. Калинин, Студенческий пер., 28.