

Л. С. Мелкумян, Е. М. Писанец

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И МАССЫ ТЕЛА НЕКОТОРЫХ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА РАВНИНЕ И В ГОРАХ

Изменчивость морфологических признаков организмов в различных географических зонах интересовала многих исследователей. Уже первые этапы изучения этой проблемы ознаменовались открытием определенных закономерностей, которые стали известны как правила Глогера, Бергмана и Аллена (Лукин, 1940). Подобные вопросы позже начинают изучать также герпетологи, и благодаря работам П. В. Терентьева (1951, 1961) вводится понятие «зоны оптимума» («правило оптимума»). Следует отметить, что хотя некоторые авторы и отнеслись достаточно критически к этим выводам П. В. Терентьева (Лукин, 1983), тем не менее многих современных исследователей продолжает интересовать зависимость между отдельными морфологическими признаками и абиотическими факторами. Так, выявлена положительная корреляция ширины головы и длины конечностей со среднегодовой температурой у тихоокеанских квакш (Jameson, 1973). У представителей комплекса «зеленых лягушек», обитающих на территории юго-западной Чехии, отмечена связь относительной длины голени с суммой температур в течение года (Pera, 1977).

Однако продолжает оставаться фактически открытым вопрос об изменчивости размеров и массы тела наземных пойкилотермных животных, и в частности *Anura* на равнине и в горах.

Для изучения некоторых сторон адаптации к горным условиям было сделано сравнение размеров тела (длина и масса) некоторых амфибий из различных участков ареала (*Rana macrocnemis*, *R. ridibunda* и *Bufo viridis*). Всего обработано 795 особей.

Озерная лягушка (*R. ridibunda*). При сравнении изменчивости длины тела особей данного вида трех выборок из участков, расположенных на разной высоте над уровнем моря (850, 1900 и 2500 м), четко прослеживается закономерность, заключающаяся в увеличении размеров тела при поднятии в горы (табл. 1). Данная особенность наблюдается и при анализе другого показателя — массы тела. Укрупнение размеров и массы озерной лягушки в более высокогорных участках ареала хорошо выражено у обоих полов с высоким коэффициентом достоверности различия (табл. 2).

Малоазиатская лягушка (*R. macrocnemis*). Было произведено сравнение выборок животных этого вида из участков, расположенных на высоте 1900, 2500 и 3000 м (в работе приводятся усредненные данные по обоим полам). Следует отметить, что наиболее мелкие малоазиатские лягушки отмечены в высокогорье (3000 м). Так, для животных этой выборки присущи длина тела около 52 мм и масса в среднем около 24 г. Примерно такие же показатели и у особей, обитающих на высоте 2500 м (54 мм и 24 г соответственно). Самые крупные размеры и масса оказались у выборки *R. macrocnemis*, собранных на высоте 1900 м: длина тела в среднем 63 мм и масса около 35 г.

Зеленая жаба (*B. viridis*). Исследованы особи, собранные на высотах 900, 1800, 1950 и 2500 м. Следует сразу же отметить, что для животных этого вида, как и для *R. ridibunda*, также присуще укрупнение с поднятием в горы. Особи наиболее высокогорной выборки достоверно превышают по длине и массе тела жаб, обитающих на высоте 900 м: ♀ около 86 мм, масса в среднем 80 г, ♂ — 75 мм, 42 г; низкогорные — ♀ 75 мм, 50 г и ♂ 70 мм и 31 г соответственно. Однако в отличие от озерной лягушки у зеленых жаб этого региона не наблюдается такого четкого совпадения изменения размеров и массы с изменением высоты местности. Так, отличия по исследуемым показателям между жабами, собранными на высоте 900 м, и особями этого вида, обитающими на высоте 1800 м — незначительные (табл. 1, 2). *B. viridis* из другой выборки,

Таблица 1. Размеры и масса некоторых амфибий, обитающих на разных высотах в пределах территории Армении

Популяции и высота над уровнем моря	Пол	Длина тела			
		n	M±m	σ	CV
Лягушка озерная Арташатская (850)	♂	41	79,39±1,62	10,43	13,13
		82	73,24±1,65	5,46	7,49
		78	92,2±0,98	8,72	9,45
		44	109,37±1,61	10,70	9,8
32	95,17±1,26				
		Лягушка малоазиатская Севанская (1900)	♂	22	63,49±2,15
56	54,45±0,63			4,35	8,07
12	52,20±3,15			10,09	20,88
Жаба зеленая Гетапская (900)	♂	65	74,88±0,83	6,71	8,97
		65	69,69±0,74	6,04	8,67
		32	76,9±0,84	4,76	6,19
		44	70,6±0,86	5,76	8,16
		42	85,67±1,32	8,55	9,99
36	74,64±0,98				
		Лягушка озерная Арташатская (850)	♂	26	74,98±5,78
72	52,45±0,97			8,24	15,71
53	120,34±3,45			25,16	20,9
38	211,59±9,05			55,77	26,36
		50	124,09±3,51		
Лягушка малоазиатская Севанская (1900)	♂			22	32,7±2,89
		56	21,73±0,75	5,62	25,88
		12	24,35±3,84	13,32	54,10
Жаба зеленая Гетапская (900)	♂	49	49,03±2,9	20,35	41,52
		69	31,01±1,19	9,9	32,05
		28	47,07±2,52	13,37	28,4
		26	47,41±2,35	11,98	25,26
		37	79,12±3,94	23,99	30,33
34	42,28±2,1				

Таблица 2. Коэффициент достоверности различия длины и массы тела различных популяций бесхвостых амфибий

Популяция	Коэффициент достоверности			
	длина тела		масса тела	
Озерная лягушка	♀	♂	♀	♂
	9,11	5,84	9,42	8,70
Золакарская — арташанская	♀	♂	♀	♂
	6,76	7,65	6,73	23,28
Малоазиатская лягушка	♀	♂	♀	♂
	4,03		3,66	
Аргичинская — армаганская	♀	♂	♀	♂
	0,7		0,66	
Зеленая жаба	♀	♂	♀	♂
	1,65	0,61	0,51	2,23
Кучакская — золакарская	♀	♂	♀	♂
	5,24	2,82	0,09	0,42
Золакарская — аргичинская	♀	♂	♀	♂
	9,56	5,92	6,91	2,61

расположенной примерно на такой же высоте (1900 м), достоверно мельче по сравнению с последними.

Уже отмечалось (Лукин, 1940), что высотная изменчивость абиотических факторов отчасти сходна с таковой в широтно-долготном направ-

лениях. Однако с повышением высоты местности над уровнем моря уменьшается атмосферное давление, и снижается количество кислорода (данное обстоятельство обуславливает жизнь животных в условиях гипоксии). Кроме того, установлено, что температура в воздухе убывает при поднятии в горы в среднем на $0,6^{\circ}\text{C}$ через каждые 100 м. Также как и температура, в общем уменьшается и относительная влажность (Хромов, 1968). Изменяются и некоторые другие параметры — естественная радиация, космическое излучение и пр.

Как видно из представленных материалов, общей особенностью для всех рассматриваемых видов амфибий из данного региона является изменение размеров и массы тела при изменении относительной высоты мест обитания. Более крупные *R. ridibunda* и *B. viridis* встречаются в популяциях, обитающих на больших высотах. Наиболее хорошо это прослеживается при анализе выборок озерной лягушки.

Укрупнение размеров и массы тела особей последнего вида с поднятием в горы отмечено и другими исследователями (Токтосунов, 1984). Так, для лягушек равнинной чуйской популяции (650 м) присуща длина тела $7,70 \pm 0,11$ см и масса $52,49 \pm 4,89$ г. Для этих животных горной иссык-кульской выборки (1610 м) свойственны большие соответственные показатели: $8,57 \pm 0,22$ см и $62,64 - 6,10$ г. Таким образом, эти данные практически совпадают с нашими сведениями по *R. ridibunda* с территории Армении.

В популяциях малоазиатской лягушки наблюдается обратная картина: увеличение размеров и массы тела особей этого вида происходит при понижении местности над уровнем моря, и самые крупные животные встречаются на высоте 1900 м. Далее с поднятием в высокогорье соответствующие показатели уменьшаются (однако следует указать, что коэффициент достоверности различия в ряде случаев невелик — табл. 2).

Более пеструю картину дает сравнение изучаемых показателей у зеленой жабы. Во-первых, следует отметить отсутствие такой четкости, как в случае с предыдущими видами. Так, в ряде случаев отличия незначительные, и коэффициент достоверности невелик (табл. 2). Во-вторых, при сравнении жаб двух выборок на высотах 1800 и 1950 м более мелкими оказываются амфибии этого вида, обитающие в биотопах, расположенных выше. Однако их масса в отличие от линейных размеров, существенно не отличается (♀ в обоих выборках около 47 г, ♂ примерно 35 и 36 г соответственно).

Следует отметить, что на укрупнение длины тела и его массы у других позвоночных при увеличении высоты местности обитания указывалось неоднократно (Даревский, 1967; Мелкумян, 1983; Токтосунов, 1984). С. В. Канеп (1963) установил, что наиболее быстрые темпы роста отдельных частей тела, включая его длину, у некоторых бесхвостых амфибий присущи кавказским группам популяций. Он же обращает внимание, что в удаленных от оптимальных районах *B. viridis* «растет лучше в горах, чем на равнине», но на нее отрицательно сказывается недостаток влаги. Другими исследователями было показано, что с усилением аридности у зеленой жабы из Передней Азии, наоборот, увеличивается длина и масса тела (Nevo, 1972). Наше изучение географической изменчивости животных этого вида в пределах их ареала в Евразии показало, что самые крупные размеры этих животных характерны не только для особей кавказских популяций, но и равнинной форме *B. viridis turanensis*, распространенной в Средней Азии (до 500 м). *B. viridis*, обитающие в горной Средней Азии (примерно до 2 тыс. м), характеризуются меньшими размерами по сравнению с туранским подвидом зеленой жабы (Писанец, 1977). Кроме того, для жаб этого региона, обитающих в высокогорье (около 3 тыс. м), присущи не самые крупные, а наоборот, самые мелкие размеры и масса тела — около 50 мм и 11 г соответственно (Злотин, Перешкольник, 1977). Интересно, что эти

же авторы отмечают, что во внутреннем Тянь-Шане на этой высоте температура воздуха $+10^{\circ}\text{C}$ держится не более месяца.

Недавно было установлено, что на территории Средней Азии обитает не только зеленая жаба, характеризующаяся диплоидным кариотипом, но и жабы с тетраплоидным набором хромосом — *Bufo danatensis* (Писанец, 1978). Последние обитают не только в низкогорье, но и высоко в горах — около 2—3 тыс. м (Мазик и др., 1976; Писанец, Щербак, 1979). Для них наряду с другими морфологическими отличиями присущи более мелкие размеры тела по сравнению с зеленой жабой. Это позволяет предположить, что ранее упомянутые авторы (Злотин, Перешкольник, 1977) проводили исследования в высокогорье внутреннего Тянь-Шаня не с *B. viridis*, а с *B. danatensis*.

Как уже отмечалось, жабы, обитающие на территории Киргизии, неоднократно становились объектом исследований в последнее время (Мазик и др., 1976; Токтосунов, 1984). Не касаясь пока противоречивых представлений последнего автора о таксономии данных животных из этого региона (можно лишь указать на его достаточно независимую позицию по отношению к Международному кодексу зоологической номенклатуры), отметим, что он также обращает внимание на различие в размерах жаб, обитающих на разных высотах.

Приведенные материалы, таким образом, позволяют поставить вопрос о существовании связи (корреляции) между такими признаками бесхвостых амфибий как размеры и масса тела, с одной стороны, и высота местности — с другой. Сразу же следует отметить, что такая зависимость существует. Более сложен другой вопрос: являются ли абиотические факторы (и в частности гипоксия) ведущими в проявлении анализируемых признаков?

Данные проблемы прямым образом связаны с некоторыми теоретическими аспектами анатомо-физиологических основ видообразования позвоночных. Так, И. Д. Стрельников (1970) утверждает, что «Видообразование есть... функция величин (веса) тела и мозга» (с. 341). Этот же автор показал, что «Рост величины тела сопровождается уменьшением дыхательных возможностей, которые и ограничивают рост на уровне определенных соотношений величины тела и добывания необходимого количества кислорода из среды...» (с. 300).

Сопоставляя имеющиеся данные по варьированию анализируемых признаков у изучаемых видов на равнине и в горах, можно предположить, что обитание в горах (в условиях гипоксии) не является основной причиной в изменении массы и размеров тела у амфибий. Об этом говорят хотя бы не отмеченные нами ранее факты, что увеличение длины тела зеленой жабы коррелирует с аридностью территории. На это также указывает и различный ход изменчивости величины и массы тела озерной и малоазиатской лягушек.

Все имеющиеся материалы позволяют утверждать, что в каждом отдельном случае мы имеем дело с разными генотипами с различной исторической судьбой, сформировавшимися под действием абиотических и биотических факторов, и часто отличным друг от друга образом реагирующими на проявление одних и тех же условий внешней среды. Кроме того, если принять тезис, что особи одного и того же вида (или близких видов) холоднокровных, обитая в разных климатических условиях, в одних местах имеют более крупные размеры, и это действительно обусловлено оптимальными условиями существования (Терентьев, 1951), то можно предположить, что таковые для каждого исследованного вида будут расположены на разных высотах.

Проанализированные материалы позволяют утверждать:

1. Увеличение высоты местности и соответствующие изменения содержания кислорода, влажности, температурного режима и пр. влияют на варьирование отдельных морфологических признаков (размеры, вес) бесхвостых амфибий, обладающих различными генотипами.

2. Зеленые жабы *B. viridis* и озерные лягушки (*R. ridibunda*) с территории Армении, обитающие на больших высотах, характеризуются более крупными размерами и массой тела по сравнению с низкогорными соответствующими популяциями. Подобная закономерность не обнаружена у *R. macrospemis*.

- Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа.— М.; Л.: Наука, 1967.— 258 с.
- Злотин Р. И., Перешкольник С. Л. К экологии зеленой жабы в высокогорьях Внутреннего Тянь-Шаня // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биологии.— 1977.— 82.— С. 67—74.
- Канеп С. В. Географическая и возрастная изменчивость зеленой жабы // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биологии.— 1963.— Вып. 2, № 9.— С. 161—164.
- Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 311 с.
- Лукин Е. И. Закономерности географических изменений организмов // Развитие эволюционной теории в СССР.— Л.: Наука, 1983.— С. 175—188.
- Мелкумян Л. С. Рост полосатой ящерицы (*Lacerta strigata*) на равнине и в горах // Зоол. журн.— 1983.— 12, вып. 4.— С. 580—584.
- Писанец Е. М. Материалы к внутривидовой структуре зеленой жабы (*Bufo viridis*, *Ampibia*) фауны СССР // Герпетол. сб.— Л., 1977.— С. 104—114.— (Тр. Зоол. ин-та; Т. 74).
- Писанец Е. М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis*, Pisanetz из Туркмении // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1978.— № 3.— С. 280—284.
- Писанец Е. М., Щербак Н. Н. Систематика зеленых жаб (*Ampibia*, *Anura*) фауны СССР // Вестн. зоологии.— 1979.— № 4.— С. 11—16.
- Стрельников И. Д. Анатомо-морфологические основы видообразования позвоночных.— Л.: Наука, 1970.— 367 с.
- Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биологии.— 1951.— 61.— С. 14—24.
- Терентьев П. В. Систематика рода Жаба с биометрической точки зрения // Ленингр. ун-та. Сер. биологии.— 1961.— Вып. 3, № 15.— С. 85—91.
- Токтосунов А. Т. Экологические особенности высотной адаптации позвоночных Тянь-Шаня.— Л.: Наука.— 1984.— 194 с.
- Хролов С. П. Метеорология и климатология.— Л.: Гидрометеоиздат, 1968.— 491 с.
- Jameson D. L., Mackev J. P., Anderson M. Climate and external morphology of Pacific tree toads // Evolution. 1973.— 27, N 2.
- Nevo E. Climatic adaptation in size of green toads // Israel. J. Med.— 1972.— 8.— P. 1010.
- Refa P. Biometrische Analyse der Grunfrosche aus dem Cesky les Gebirge und der Tachovska brazda Senke (Südwestböhmen) // Vestn. Cs. Spolec. zool.— 1977.— 41, N 2.— S. 121—134.

Мелитопольский пединститут
Армянский пединститут им. Абовяна

Получено 10.09.84

УДК 598.827:591 (235.216)

А. Ф. Ковшарь, А. А. Иващенко, В. А. Ковшарь

БИОЛОГИЯ ЖЕЛЧНОЙ ОВСЯНКИ (AVES, PASSERIFORMES) В ТАЛАССКОМ АЛАТАУ (ЗАПАДНЫЙ ТЯНЬ-ШАНЬ) СООБЩЕНИЕ II. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ. КАЛЕНДАРНЫЕ СРОКИ ГНЕЗДОВАНИЯ. ПЛОДОВИТОСТЬ

Репродуктивный цикл. Наиболее полные сведения о строительстве гнезда у желчной овсянки опубликовал Г. П. Третьяков (1974), по которому вьет гнездо самка в течение 2—3 дней, особенно активно утром и вечером.

Наши наблюдения у 3 гнезд подтверждают это. Самец только сопровождает работающую самку. За все время наблюдений он лишь один раз подлетал к гнезду без материала и пробыл там 5—7 сек. Когда самка со строительным материалом появляется в пределах гнездового участка, певший до этого самец умолкает, молча подлетает ближе к гнезду и ждет, пока самка уложит материал. Потом чаще всего