

нантами являлись весной личинки *P. affinis* и имаго *Ch. biguttulus*, а летом отмечалось значительное увеличение численности *P. affinis* и *P. vittata*. Следует подчеркнуть, что в эти годы в растительных формациях Ширакской степи происходили достаточно резкие изменения в структуре группировок, вплоть до смены доминантных видов. Однако сменявшие друг друга доминантные виды прямокрылых относились к одинаковым жизненным формам.

Жизненные формы доминантных видов в первую очередь отражают именно специфику типа растительного покрова, как одного из основных показателей среды обитания прямокрылых. Так, Г. А. Попов (1965) показал сходство набора жизненных форм доминантных прямокрылых на различных вариантах залежей и смежу их состава после распахки на посевах пшеницы. Очевидно, что кратковременные изменения погодных условий, заметно воздействуя на состояние и структуру растительных сообществ, не способны привести к смене типа растительной формации, а жизненные формы господствующих видов меняются лишь при коренных изменениях растительного покрова. Отмеченное нами постоянство жизненных форм доминантных прямокрылых при смене их видов подчеркивает, таким образом, значительную устойчивость степных растительных формаций даже к резким, но кратковременным изменениям погодных условий.

Существенная перестройка структуры группировок прямокрылых Шираки в годы исследований не сопровождалась сколько-нибудь значительными изменениями их средней общей плотности. Это свидетельствует о том, что изменение относительного обилия видов внутри группировок, при достаточно сложной их структуре, является механизмом, который позволяет достаточно надежно стабилизировать численность прямокрылых даже при существенных сменах погодных условий. Очевидно, что этот внутригрупповой механизм регуляции, обладая значительным запасом прочности, способствует поддержанию равновесия в биоценозах, т. е. имеет и биоценотический характер.

НИИ защиты растений
Тбилиси

Поступило в редакцию
10 января 1978 г.;
в окончательном варианте —
14 февраля 1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран, ч. I. М., Изд-во АН СССР, 1951, 378 с.
- Литвинова Н. Ф. Динамика численности саранчовых в центрально-черноземном заповеднике за 1971—1973 гг. — В сб. Фауна и экология беспозвоночных животных, ч. I. М., 1976, с. 163—175.
- Попов Г. А. Влияние погодных условий на изменение численности и видового состава саранчовых (Orthoptera) в стадиях степной зоны юго-восточного Забайкалья. — Труды ВИЗР, 1963, в. 19, с. 142—150.
- Попов Г. А. О смене состава жизненных форм прямокрылых при освоении целинных степей. — Труды Всесоюзного энтомот. об-ва, 1965, в. 50, с. 121—128.
- Чернышевский М. Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. — Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1970, № 304, с. 47—63.

УДК 595.768

СУТОЧНЫЙ РИТМ ЭКСКРЕЦИИ СТЕПНЫХ ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) КАЗАХСТАНА

В. Г. Мордкович

Экскременты многочисленных в степи жуков-чернотелок обладают сильным стимулирующим действием на целлюлозоразрушающую микрофлору, ответственную за ход гумусоаккумуляции в почве (Stebaev и а., 1968). Наличие четких ритмов активности у чернотелок предопределяет их роль в степных экосистемах как корректоров микробиологических и, следовательно, биогеоценологических процессов. Неясным остается вопрос о соответствии у чернотелок ритмов активности имаго и ритмов экскреции. Частичный ответ на него содержится в данной работе.

Исследовались два вида чернотелок, наиболее массовых в степях Казахстана. Ритм суточной активности у них четко различается. Чернотелки *Tentyria nomas* активны в светлое время суток — с 9 до 21 ч. Особенно велика их активность в периоды с температурой от 30 до 40°. Ниже и выше этих пределов их активность резко снижается или прекращается. Чернотелки *Blaps halophila* активны в темную половину суток — с 20.30 до 8—9 ч утра. Температурные пределы активности данного вида 13—30°.

Для регистрации суточного хода экскреции был приспособлен суточный метеорологический термограф. Из его барабана убрали винт завода и пробку окна для регулировки хода часового механизма. В освобожденную таким образом часть барабана помещался приемник для экскрементов, представляющий собой вогнутый диск, разделенный на восемь секторов. В просверленное в крышке термографа отверстие диаметром 5—7 мм вставлялось горлышко небольшой воронки. Ее конец зависал внутри термографа над одним из секторов приемника. Над маленькой воронкой подвешивалась другая с диаметром широкой части 20 см. В нее вставлялся садок с сетчатым дном, где сидели голодные чернотелки, освобожденные от естественных экскрементов в предшествующие три дня. В качестве корма чернотелкам обоих видов предлагали серый хлеб. Для определения его сухого веса порцию хлеба делили пополам. Одну половину подавали жукам, другую высушивали отдельно до воздушно-сухого состояния и лишь затем взвешивали.

Чернотелки в эксперименте ели корм в течение суток. Несъеденный остаток хлеба убирали, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Чернотелки после этого экскретировали еще двое суток. Экскременты сыпались через воронки в приемник, делающий вместе с барабаном термографа один полный оборот в сутки. В итоге экскременты автоматически делились на восемь порций по времени выкладки. Термограф синхронно с суточным ходом экскреции писал температурную кривую.

Приборы стояли на подоконнике, и окно было круглосуточно открыто. Это обеспечило суточный ритм температур, сходный с природным. Установлено, что оба вида чернотелок имеют очень последовательный и почти одинаковый ритм экскреции с минимумом в ночные прохладные часы и максимумом — в дневные жаркие (см. таблицу). В характеризуемом случае жуки вида *T. nomas* находились в нормальном для них ритме температурных условий, причем максимум температур не превышал 40°, т. е. верхнего порогового значения, исключающего активность чернотелок данного вида в природе. Поэтому в эксперименте, в отличие от природных условий, они были активны даже в середине дня. За период с температурами 20—40° (с 9 до 18 ч) было выложено 70% всей суточной массы экскрементов. Следовательно, чернотелки *T. nomas* подавляющую часть экскрементов подают на незадернованную поверхность почвы в самое жаркое и сухое время суток, когда активность микрофлоры подавлена. Чернотелки *B. halophila* экскретировали (в этом варианте опыта) в том же ритме, однако период наиболее интенсивной экскреции у них сужен по сравнению с предыдущим видом. Поскольку *B. halophila* в отличие от *T. nomas* были в эксперименте днем пассивны, приходится признать, что экскретировали они главным образом в неактивном состоянии.

Наблюдения над экскрецией в природе показали, что полученные в лабораторном опыте данные верны для чернотелок *T. nomas*. Особи *B. halophila* в природе экскретировали главным образом в ночную половину суток. В лаборатории жуки рода *Blaps* в описанном варианте опыта находились в противоестественной для них экологической обстановке (дневная жара, которой они не могли избежать, спрятавшись в норы, как в природе). Учитывая меньше по сравнению с *T. nomas* адаптивные морфологические и физиологические возможности чернотелок рода *Blaps* (Медведев, 1959), следует признать полученный в лаборатории в первом варианте эксперимента ритм экскреции неестественным для этого вида.

Для устранения возникшего с *B. halophila* противоречия был проведен параллельный лабораторный эксперимент по определению суточного ритма экскреции у тех же видов, но в отсутствие температурных колебаний. Схема эксперимента была аналогична вышеописанной, но прибор стоял в глубине лаборатории. Лента термографа зафиксировала стабильную температуру в течение всех трех суток эксперимента. Эти температуры (22—25°) были оптимальны прежде всего для вида *B. halophila*. Ритм экскреции *T. nomas* в условиях постоянных температур практически не отличался от ритма при их резкой суточной амплитуде, поэтому может быть признан как эндогенный. Его можно рассматривать как адаптацию к среде с резкой амплитудой экологических факторов. Тенденцию к стабилизации физиологических ритмов, связанных с питанием в условиях резких колебаний температур, отмечала Б. Р. Стрипанова (1976) для беспозвоночных лесной подстилки.

Ритм экскреции *B. halophila* в условиях, близких к оптимальным для этого вида, оказался более соответствующим ритмам их активности в природе. Максимум экскреции отмечен в ночные часы — с 21 до 6 ч утра было выложено 70% всей суточной массы экскрементов. В эксперименте не было перерыва в экскреции, приходящегося на самую холодную, центральную, часть ночи. Причина — ровный ход температур в экспе-

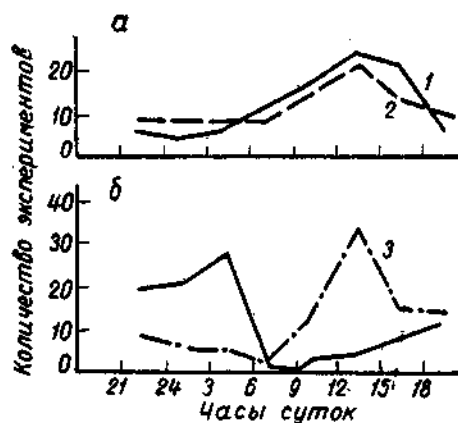
риamente в отличие от природной обстановки, где температура поверхности почвы к 3 ч ночи часто опускается ниже порогового значения 13°. В этих условиях, как и в жару, жуки *B. halophila* неактивны и прячутся в норы грызунов. Таким образом, суточный ритм экскреции *B. halophila* во втором варианте опыта можно считать близким к естественному. Следовательно, эти чернотелки в отличие от *T. nomas* большую часть экскрементов выкладывают в темную прохладную часть суток (см. таблицу).

Суточный ход экскреции имаго *T. nomas* и *B. halophila* в экспериментах (август 1976 г.)

Вид	Сутки	Время суток, ч							
		21—24	0—3	3—6	6—9	9—12	12—15	15—18	18—21
С суточным ритмом температур (мг воздушно-сухого веса)									
<i>T. nomas</i> (n=27)	1	2,5	4	6	6	8,5	12	11	3
	2	2,5	1	1,5	5,5	7,5	13,5	13,5	2,5
	3	4	1	1	3	5	5	3	2,5
	Сумма	9 (7,2)*	6 (4,8)	8,5 (6,8)	14,5 (11,6)	21 (16,8)	30,5 (24,4)	27,5 (22)	8 (6,4)
<i>B. halophila</i> (n=27)	1	4,5	5	23	33	36	77	28	13
	2	13	9	10	11	15	17,5	14	3
	3	10	3	5	3,5	3	14	3,5	3,5
	Сумма	27,5 (7,7)	17 (4,8)	38 (10,6)	47,5 (13,3)	54 (15,1)	108,4 (30,3)	45,5 (12,7)	19,5 (5,5)
Без суточного ритма температур (мг воздушно-сухого веса)									
<i>T. nomas</i> (n=50)	1	11	11	11	11,5	17	23	14	15
	2	7,5	6,5	7	10	16,5	22	12,5	12
	3	7	6	4	5	11	18	12	8
	Сумма	25,5 (9,2)	23,5 (8,4)	22 (7,9)	26,5 (9,5)	44,5 (16)	63 (22,6)	38,5 (13,8)	35 (12,6)
<i>B. halophila</i> (n=28)	1	54	54,5	80	2	4	6,5	18	30
	2	57,5	65,5	83	2	7	9	21	33
	3	8,5	8	8	2	14	11,5	11	8
	Сумма	119 (19,9)	128 (21,4)	171 (28,6)	6 (1)	25 (4,2)	27 (4,5)	50 (8,4)	71 (11,9)

* В скобках — % от общего веса экскрементов за 3 суток.

С целью выяснения вопроса о влиянии времени подачи корма и «запуска» эксперимента на ритм экскреции было проведено несколько опытов, аналогичных описан-



Суточный ритм экскреции у *T. nomas* (а) и *B. halophila* (б) при подаче корма в разное время.

Подача корма: 1 — в 21 ч; 2 — в 9 ч; 3 — в 12 ч.

ному, но с подачей корма в разное время суток. Результаты проверки показали, что ритм экскреции у *T. nomas* не зависит от времени подачи корма; у *B. halophila* при подаче корма в вечерние часы с оптимальной для этого вида температурой ритм

экскреции был нормальным (ночной), а при подаче корма в 12 ч ритм экскреции — дневной, близкий к таковому у *T. pomas* (см. рисунок).

Таким образом, ритм экскреции можно рассматривать как экологическую характеристику вида. Относительно независимый от условий среды у *T. pomas*, он подтверждает большую адаптированность этого вида к условиям сухой степи с ее переменчивой погодой. Переменный ритм экскреции у *B. halophila* свидетельствует о его меньших морфофизиологических адаптивных возможностях, что компенсируется особой ритмичной поведением, микростабиальным и биотопическим распределением на местности.

Сибирское отделение
Института почвоведения
и агрохимии АН СССР

Поступило в редакцию
18 мая 1978 г.;
в окончательном варианте —
22 мая 1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Медведев Г. С. Тилы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении. — Зоол. журнал, 1959, 38, № 8, с. 1214—1229.
- Стригачова Б. Р. Влияние температуры на потребление и усвоение пищи у беспозвоночных, обитающих в лесной подстилке. — Экология, 1976, № 5, с. 79—84.
- Stebaev I. V., Naplekova N. N., Volkovincer V. V. Epigäische Zoo-Microbionten-Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden im südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen. — Pedobiologia, 1968, 8, № 3, S. 345—386.

УДК 591.16

ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ ЮГО-ВОСТОКА МЕЩЕРЫ

И. М. Панченко

Работы по продуктивности земноводных в нашей стране единичны (Шулак, 1970); исследования, посвященные их многолетней динамике, отсутствуют совсем. В настоящей работе приводятся результаты изучения эффективности размножения остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в течение 1971—1978 гг. на юго-востоке Мещерской низменности, на территории Окского заповедника. Стационар (23,5 га) по изучению земноводных расположен на участке лесной поймы р. Оки, который на востоке граничит с ежегодно заливаемой луговой поймой. Здесь находится четыре перестовых водоема земноводных, общая площадь которых в разные годы, в зависимости от уровня половодья и атмосферных осадков, изменялась от 6520 до 70 860 м².

Остромордая лягушка — самый распространенный в изучаемом районе вид земноводных. Представлена здесь только форма* без светлой дорзодорсальной полосы (просмотрено более 75 тыс. экз.). Соотношение полов у сеголеток примерно равное (48,8—54,5% самок). Самок взрослых особей в популяции учитывали на основании уловов ловчими канавками. В 1971—1978 гг. они в среднем составляли 57,7% (52,3—61,2%).

Половозрелости самки окской популяции остромордой лягушки чаще достигают при длине тела 35 мм. Однако, например 28 октября 1975 г., была отмечена самка длиной 33 мм с половыми продуктами IV стадии зрелости¹, а в августе 1978 г. икра в IV—III стадии была отмечена только у самок с длиной тела более 40 мм. Абсолютную плодовитость определяли непосредственным подсчетом икринок в яичниках самок, погибших в цилиндрах или по другим причинам. С возрастом она увеличивается (табл. 1).

¹ Подобно тому, как это принято в ихтиологии (Правдин, 1965), мы для обозначения стадии зрелости половых продуктов у земноводных применили шестиступенчатую шкалу, несколько изменив ее: I — юношеская, пол неразличим; II — пол визуально различается по форме и размерам половых желез: семенники овально-вытянутые, округлые, край гладкий; яичники длиннее в 2—3 раза, край чуть изрезан; III — половые продукты не достигли нормальных для половозрелых особей размеров, икриночки почти не различимы; яичники светло-желтые в мелких темных пятнышках (ядра икриночек); IV — готовность к нересту; V — нерест; VI — половые продукты выметаны.