

**ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ  
ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ С РАЗНОЙ ПЛОТНОСТЬЮ  
(НА ПРИМЕРЕ ЛИЧИНОК ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ – *RANA TEMPORARIA*  
И СЕРОЙ ЖАБЫ – *BUFO BUFO*)**

Г.С. Сулова

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1  
E-mail: surova@hotmail.ru*

Поступила в редакцию 29.11.2009 г.

В лаборатории исследовали изменение абиотических условий среды ( $t^{\circ}\text{C}$ , pH,  $\text{O}_2\%$ ) в течение онтогенеза личинок *Rana temporaria* L. и *Bufo bufo* L. при изолированном содержании и в группах с разной плотностью: низкой, высокой и высокой с дополнительной продувкой воздухом. Показано, что изменение температуры не зависит от объема воды и способа содержания личинок. Уровень pH несколько снижается по мере развития особей (на 1 – 1.5 ед. pH, причем при высокой плотности сильнее, чем при низкой), но не достигает порога толерантности особей, определяемого как pH = 5.0 (Freda, 1986). Количество растворенного кислорода в процессе развития мало изменяется у одиночек и при продувке воздухом. В группах резкое снижение  $\text{O}_2\%$  наблюдается в середине периода свободно плавающей личинки (у личинок лягушки в 3 – 5, у личинок жабы в 5 – 7 раз), что выходит за границу толерантности, определяемую как 2.0 – 3.0 мг/л (Costa, 1967). На этом фоне повышение плотности приводит к усилению гибели и замедлению процессов роста и развития особей. Дополнительная продувка является стрессующим воздействием из-за постоянного потока пузырьков воздуха, создающего течение воды. Это приводит к сильной задержке роста и развития, высокой смертности особей и изменению формы их тела. Личинки серой жабы оказались более чувствительны к повышению плотности, продувке и к недостатку кислорода, чем личинки травяной лягушки. Высказывается предположение, что угнетающее воздействие «эффекта группы» в лабораторных условиях может быть в значительной степени связано с ухудшением абиотических условий жизни личинок.

**Ключевые слова:** личинки *Rana temporaria*, личинки *Bufo bufo*, онтогенез, абиотические условия среды, плотность.

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение адаптаций животных, связанных с изменением плотности популяций, является одной из наиболее интересных задач эволюционной экологии. Прекрасной моделью для этого являются личинки бесхвостых амфибий. На изменение плотности группы они чутко реагируют изменением основных параметров онтогенеза – темпов роста и развития (см. обзоры Роус, Роус, 1964; Мина, Клевезаль, 1976; Шварц и др., 1976). С развитием концепции есо-дево развернулись исследования, показывающие тесную связь особенностей формирования некоторых морфологических признаков (например, размеров и формы хвоста и плавниковой складки, формы тела, структуры головы и ротового аппарата и др.) от таких экологических факторов, как число соседей, наличие конкурентов, присутствие хищников, состав пищи и пр. (Гилберт, 2004; Laurila et al., 2002; Vences et al., 2002). Однако практически нет работ, где бы прослеживалось изменение основных абиотических параметров, сопутст-

вующих указанным выше особенностям в условиях жизни личинок.

Обычно считается, что формирование морфофизиологических особенностей особей при разном составе группы можно объяснить различием в концентрации личиночных экзотаболитов в воде (Шварц и др., 1976), зрительными и тактильными контактами особей (Wassersug, Hessler, 1971; Foster, McDiarmid, 1982) или влиянием жизнедеятельности бесхлорофильных водорослей (Licht, 1967; Beebee, 1991). Но возникает вопрос: могут ли изменения в составе абиотических факторов среды, сопровождающие жизнь личинок в группах с различной плотностью, сами по себе провоцировать ослабление жизнеспособности и изменение состояния особей? Для проверки данного предположения в группах головастиков разной плотности в течение всего периода личиночного развития мы следили за изменениями в содержании кислорода, кислотности и температуры. Параллельно оценивали жизнеспособность, темпы роста и раз-

вития личинок. Исследования проводили на личинках двух видов бесхвостых амфибий: травяной лягушки (*Rana temporaria* Linné, 1758) и серой жабы (*Bufo bufo* Linné, 1758).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в лаборатории на биологической станции МГУ, расположенной около г. Звенигорода в Одинцовском районе Московской области. Икру для эксперимента брали из расположенных рядом со станцией водоемов, где имеются естественные многолетние нерестилища травяной лягушки и серой жабы. Так как серая жаба откладывает икру позже, чем травяная лягушка, для возможной нивелировки различий в сроках постановки эксперимента были взяты наиболее поздние кладки лягушки. Тем не менее разница между видами составляет 10 суток. Фрагменты от 5 – 6 кладок икры помещали в лаборатории в тазы с водой. Воду для эксперимента брали из артезианской скважины, которая отчасти питает и пруд и имеет слабо щелочную реакцию. После выклева головастиков каждого вида на стадии редукции наружных жабр рассаживали по экспериментальным емкостям. Для каждого вида поставлено четыре варианта опыта с разными условиями. Особи содержались поодиночке (1) и в группах: в условиях нормальной плотности (2), в условиях повышенной плотности (3), в условиях повышенной плотности с постоянной продувкой воздухом (4). Традиционно нормальной считается плотность содержания личинок, равная 3-м головастикам на 2 л воды (Щварц и др., 1976). Одиночные головастики помещались в стеклянные емкости  $D = 9$  см и высотой 11 см в 0.7 л воды, всего 15 емкостей. Группы содержались в стеклянных аквариумах, размером  $40 \times 20 \times 25$  см в 20 л воды. При нормальной плотности в аквариум сажали по 30 головастиков, при высокой – по 150 головастиков. В 4-м варианте опыта сразу после помещения головастиков в аквариум включали круглосточную продувку воздухом низкой интенсивности от стандартного компрессора для домашних аквариумов. 2-й, 3-й и 4-й варианты опыта ставили в 3 повторностях (по 3 аквариума). Эксперимент проводили при комнатной температуре, которая естественным образом изменялась вслед за изменениями погодных условий. Воду в емкости доливали по мере испарения, но после промеров сменяли по 3 – 4 л воды и специальным шлангом с сеточкой на конце отсасывали накопившийся на дне осадок. Кормили головастиков

вареной крапивой с добавлением измельченного в порошок корма для тритонов и черепах. До рассадки головастиков по емкостям и после нее регулярно каждые 7 – 8 дней в емкостях измеряли % насыщения воды кислородом и температуру (с помощью портативного анализатора растворенного кислорода «Марк – 201») и величину pH (полевым pH-метром марки pH-410 «Аквилон»). После этого из каждого аквариума случайным образом вылавливали по 15 головастиков для измерений. Размер тела в мм от конца морды до заднего края анального отверстия определяли с помощью бинокулярной линейки, положив головастика на левый бок. Стадию развития определяли по таблицам нормального развития для травяной лягушки (Дабагян, Слепцова, 1975). Метаморфозировавших особей (сразу после появления второй передней конечности) вылавливали из воды и измеряли длину их тела с брюшной стороны, так как здесь хорошо видно анальное отверстие. Влияние условий содержания (вариантов опыта) и повторностей (аквариумов) на темпы роста и развития особей каждого вида оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (иерархическая схема для случайных и фиксированных градаций факторов, равномерный комплекс). Для дальнейшего анализа показания абиотических факторов по трем повторностям были объединены. Достоверность различий в значениях абиотических факторов в пустых аквариумах (до посадки туда головастиков) и после их посадки оценивали по критерию Манна – Уитни. Головастиков в емкости сажали сразу после снятия показаний приборов. При обработке данных использовали программы Excel и Statistika-6. Все особи, успешно прошедшие метаморфоз, выпущены в природу вблизи родных водоемов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

*Изменение абиотических факторов.* В табл. 1 приведены значения содержания кислорода, температуры и кислотности до (пустые аквариумы) и после начала эксперимента, когда головастики прожили в емкостях по пять суток (в емкостях с продувкой – одни сутки). Головастики жабы посажены на 10 дней позже, чем головастики лягушки, поэтому их развитие происходит в условиях более высокой температуры. В емкостях с личинками *B. bufo* при любой плотности значения температуры после посадки головастиков увеличиваются вслед за температурой воздуха на  $5 - 7^{\circ}\text{C}$ , а показания кислорода

Таблица 1

Значения абиотических факторов до и после посадки головастика при различных условиях содержания

Факторы	Виды	Параметры	Одиночки		Нормальная плотность		Высокая плотность		Продувка	
			до	после	до	после	до	после	до	после
Температура, °С	Л	$X \pm m$	15.2±0.102	14.6±0.040	13.9±0.410	14.0±0.321	13.4±0.285	13.8±0.145	13.0±0.153	16.6±0.033
		$Z; p$	4.169	<b>0.000</b>	-0.436	0.663	-1.091	0.275	-1.964	<b>0.050</b>
	Ж	$X \pm m$	11.7±0.120	17.5±0.074	10.2±0.367	17.1±0.233	9.9±0.318	17.0±0.265	13.3±0.451	16.6±0.100
		$Z; p$	-4.666	<b>0.000</b>	-1.964	<b>0.050</b>	-1.964	<b>0.050</b>	-1.964	<b>0.050</b>
Кислород, %	Л	$X \pm m$	100.6±0.326	90.1±0.604	97.4±0.698	92.2±1.337	96.6±0.696	69.7±1.084	87.5±0.484	93.3±0.874
		$Z; p$	4.666	<b>0.000</b>	1.964	<b>0.050</b>	-1.964	<b>0.050</b>	-1.964	<b>0.050</b>
	Ж	$X \pm m$	102.2±0.421	96.9±0.250	98.4±0.601	92.1±0.524	97.4±0.994	79.7±1.300	85.2±1.102	93.4±0.689
		$Z; p$	4.666	<b>0.000</b>	1.964	<b>0.050</b>	-1.964	<b>0.050</b>	-1.964	<b>0.050</b>
рН	Л	$X \pm m$	–	–	–	–	–	–	8.48±0.009	8.84±0.075
		$Z; p$	–	–	–	–	–	–	-1.964	<b>0.050</b>
	Ж	$X \pm m$	8.83±0.012	9.16±0.009	8.88±0.017	9.1±0.010	8.84±0.039	8.94±0.017	8.44±0.017	8.85±0.019
		$Z; p$	-4.666	<b>0.000</b>	-1.964	<b>0.050</b>	-1.528	0.127	-1.964	<b>0.050</b>

*Примечания.* Л – травяная лягушка, Ж – серая жаба. Во всех вариантах опыта для лягушки измерения проводились до посадки головастика 7.05 и после посадки 13.05; для серой жабы – 17.05 и 22.05. Головастики сажали сразу после измерения показаний. Число измерений у «одиночек»  $n = 15$ , в группах  $n = 3$ . Достоверные различия выделены жирным шрифтом (критерий Манна – Уитни).

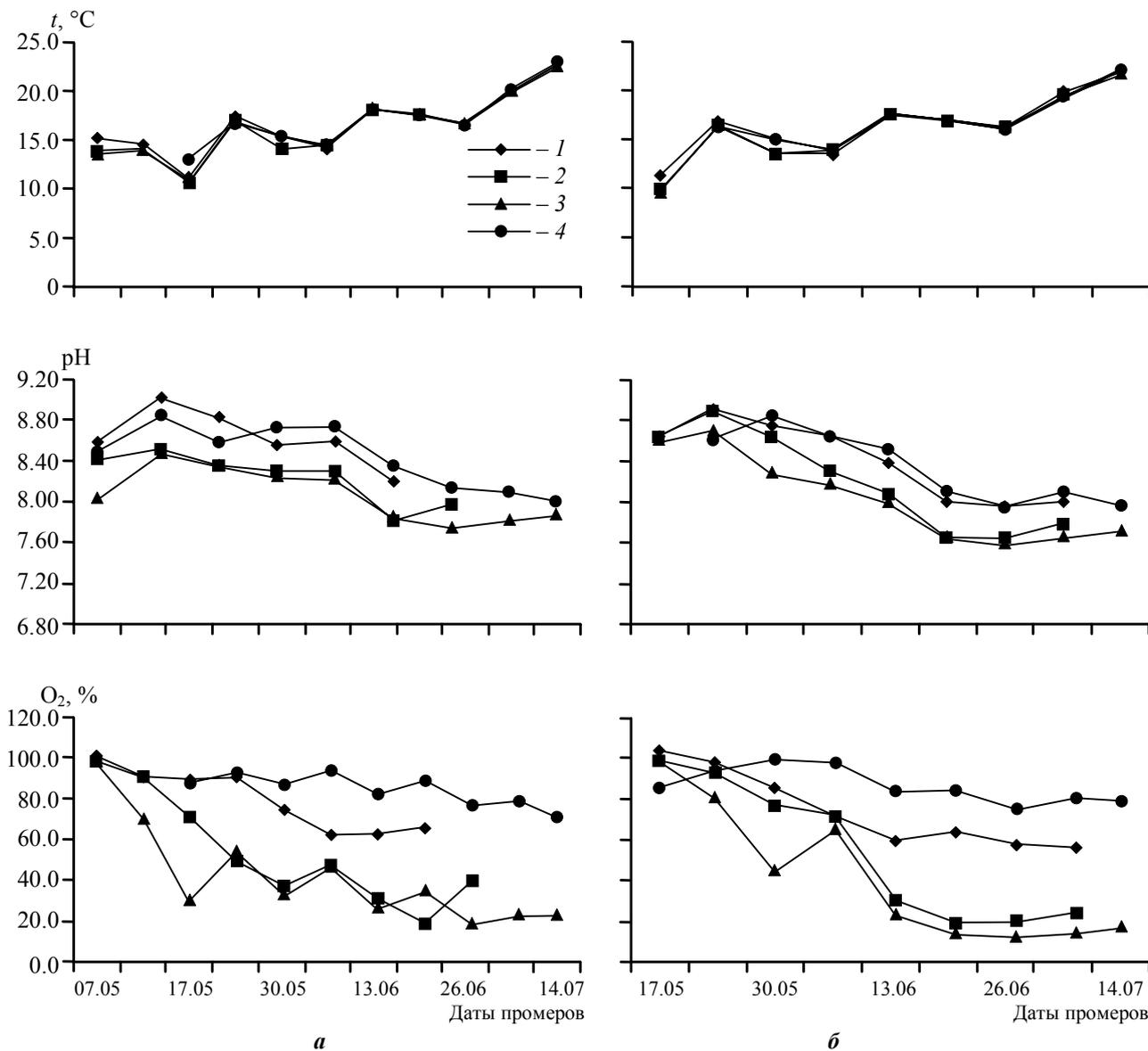
снижаются. Можно предположить, что снижение количества кислорода связано с возрастанием температуры среды. Однако в емкостях с головастиками *R. temporaria*, где изменения температурного режима практически не происходит (разница менее 1°C, кроме емкости с продувкой), снижение уровня кислорода у одиночек и при высокой плотности существенно больше, чем при таких же условиях жизни у *B. bufo*. Следовательно, несмотря на несомненно существующую обратную связь между уровнем содержания кислорода и температурой, изменение содержания кислорода в воде после посадки головастика связано также с началом их жизнедеятельности (дыхание, окисление продуктов обмена, пищевых частиц и пр.). При включении продувки уровень кислорода возрастает даже при одновременном повышении температуры воды. Изменения рН менее очевидны, но наблюдается слабая тенденция к увеличению щелочности после посадки головастика у обоих видов.

На рис. 1 приведены значения исследуемых факторов на протяжении всего онтогенеза личинок. Ход температурных кривых совпадает во всех вариантах опыта и идентичен у обоих видов (учитывая различия в начальных значениях, связанные с более поздней посадкой личинок серой жабы). Изменение температуры воды у групп головастика и у изолированных личинок (одиночки) следует за изменением температуры воздуха (рис. 2), но с меньшими колебаниями, что и понятно, учитывая теплоемкость воды и буферное действие воздуха в помещении. Таким образом, жизнедеятельность личинок при любых

условиях содержания не влияет на особенности изменения температурного режима в среде их обитания. Изменение кислотности после посадки головастика в течение их онтогенеза у обоих видов имеет тенденцию к снижению значений рН, т.е. вода постепенно закисляется, хотя различия в начальных и конечных значениях рН невелики: от 1 до 1.5 ед. рН. Наиболее сильно кислотность увеличивается в группах личинок серой жабы с нормальной и высокой плотностью. У одиночных головастика и в группах с продувкой вода закисляется слабее и динамика показателей очень сходна. Кислотность среды у головастика лягушки сначала всегда немного (но недостоверно) выше, чем у головастика жабы, но затем значения рН становятся практически одинаковыми (см. рис. 1).

Изменение уровня кислорода при разных условиях жизни головастика имеет свои особенности. Содержание кислорода в воде у обоих видов со временем постепенно снижается, причем в группах с нормальной и высокой плотностью это снижение выражено наиболее сильно (см. рис. 1). У личинок серой жабы при изолированном содержании и в группе с нормальной плотностью (то есть при одинаковом количестве воды на одну особь) падение количества кислорода идет сходными темпами до начала июня, затем в группе оно резко увеличивается, и ход кривой становится похожим на таковой в группах с высокой плотностью. У одиночек с этого момента и до конца развития содержание кислорода оказывается вдвое выше, чем в группах. Эти изменения происходят, когда головастики

## ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ



**Рис. 1.** Динамика абиотических факторов при разных условиях содержания личинок: *а* – травяной лягушки, *б* – серой жабы. Плотность содержания личинок: 1 – одиночки, 2 – нормальная, 3 – высокая, 4 – высокая с дополнительной продувкой воздухом

находятся на 40 – 42-й стадиях развития (развита почка задних конечностей и начало формирования коленного сустава). До этого периода в группах с высокой плотностью количество кислорода уменьшается наиболее интенсивно по сравнению с другими условиями жизни. На графиках видно, что в начале июня во всех группах содержание кислорода повышается (особенно резко при высокой плотности). Это совпадает с понижением температуры воды на три градуса. Однако при разных условиях содержания изменения выражены с разной интенсивностью, а у одиночек изменений в режиме содержания ки-

слорода в это время вовсе не наблюдается. При высокой плотности личинок, но с дополнительной подачей воздуха снижение уровня кислорода в воде практически не происходит, то есть особенности состава групп заметно сказываются на качестве среды их обитания.

Похожая картина наблюдается и у личинок травяной лягушки. При наличии продувки уровень содержания кислорода практически не меняется, слегка снижаясь в конце развития. Сходный высокий уровень содержания кислорода наблюдается у одиночек до 23 мая (начало периода свободно плавающей личинки, 40-я стадия), за-

тем он постепенно снижается, становясь ниже, чем в группах с продувкой, но оставаясь вдвое выше, чем в группах с нормальной и высокой плотностью без продувки. При нормальной плотности содержание кислорода сначала выше, чем в группе с высокой плотностью, затем (после наступления 40 – 41-й стадии к 23 мая) сравнивается с ней. В группах с высокой плотностью с самого начала развития наблюдается наиболее низкий уровень содержания кислорода. По достижении личинками 40-й стадии (к 23 мая) он резко повышается и затем постепенно падает. Точка повышения содержания кислорода при высокой плотности совпадает с резким скачком при повышении температуры воды на 7°C, что не позволяет объяснить это изменение чисто физическими закономерностями. Таким образом, с началом периода свободно плавающей личинки (40 – 41-я стадии) наблюдается снижение содержания уровня кислорода в воде, особенно ярко выраженное в группах головастиков серой жабы и, скорее всего, напрямую не связанное с изменением температурного режима. Отметим, что у обоих видов в начале данного периода в группах с высокой плотностью происходит резкий скачок повышения содержания кислорода, который трудно объяснить.

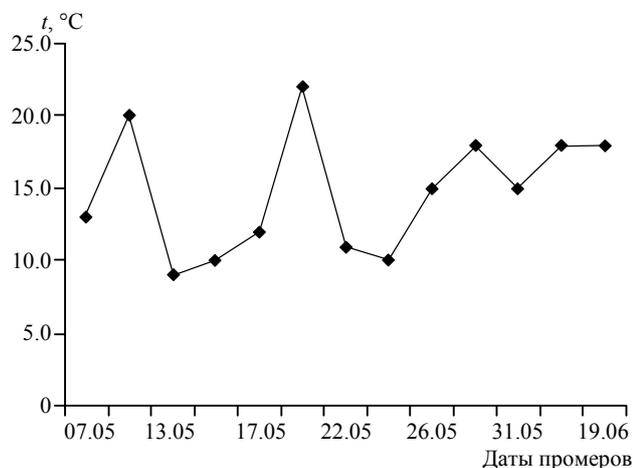


Рис. 2. Изменение температуры воздуха во время эксперимента

Так как существует известная физическая зависимость между температурой воды и содержанием в ней кислорода, мы рассчитали коэффициенты корреляции между этими двумя параметрами за все время эксперимента. Результаты приведены в табл. 2. Наблюдается выраженная отрицательная зависимость между содержанием ки-

слорода и температурой воды в аквариумах, хотя значения  $R_{sp}$  различаются у обоих видов амфибий при разных условиях содержания. Исключение представляют одиночные головастики лягушек, где эта связь не прослеживается ( $R_{sp} = -0.12$ ). У одиночных личинок жаб, напротив, связь между исследуемыми параметрами высока и достоверна ( $R_{sp} = -0.71$ ,  $p = 0.047$ ). В группах этого вида значение коэффициента корреляции достаточно высоко, но не значимо. При высокой плотности значения коэффициента корреляции несколько ниже, чем при нормальной плотности и продувке (табл. 2). В группах личинок травяной лягушки наблюдается сходная тенденция: высокие (и значимые) коэффициенты корреляции наблюдаются в группах с нормальной плотностью и продувкой, при высокой плотности значения снижаются и становятся недостоверными. Таким образом, в группах у обоих видов самая слабая зависимость между содержанием в воде кислорода и температурой среды наблюдается при высокой плотности личинок, при снижении плотности или при включении продувки связь между этими абиотическими факторами становится более выраженной. Это говорит о том, что присутствие личинок амфибий заметно сказывается на насыщенности воды кислородом и, очевидно, при большом количестве особей естественные физические зависимости нарушаются более существенно.

Таблица 2  
Зависимость содержания кислорода в воде от ее температуры ( $R_{sp}$ )

Плотность содержания	$N$	$R_{sp}$	$t(N-2)$	$p$
Травяная лягушка				
Изолированное	8	-0.12	-0.294	0.7789
Нормальная	9	<b>-0.78</b>	<b>-3.334</b>	<b>0.0125</b>
Высокая	11	-0.55	-1.999	0.0767
Высокая с продувкой	8	<b>-0.79</b>	<b>-3.111</b>	<b>0.0208</b>
Серая жаба				
Изолированное	8	<b>-0.71</b>	<b>-2.500</b>	<b>0.0465</b>
Нормальная	8	-0.62	-1.931	0.1017
Высокая	9	-0.53	-1.668	0.1392
Высокая с продувкой	8	-0.67	-2.191	0.0710

Примечание. Достоверные различия выделены жирным шрифтом.

Рассмотрим более подробно межвидовые особенности в использовании среды. В табл. 3 приведены средние значения параметров абиотических факторов за все время развития личинок для обоих видов амфибий. Существенные различия наблюдаются только по количеству со-

## ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ

держания кислорода в воде у изолированных головастиков: у личинок травяной лягушки оно выше (достоверность различий равна 0.002 по критерию Манна – Уитни).

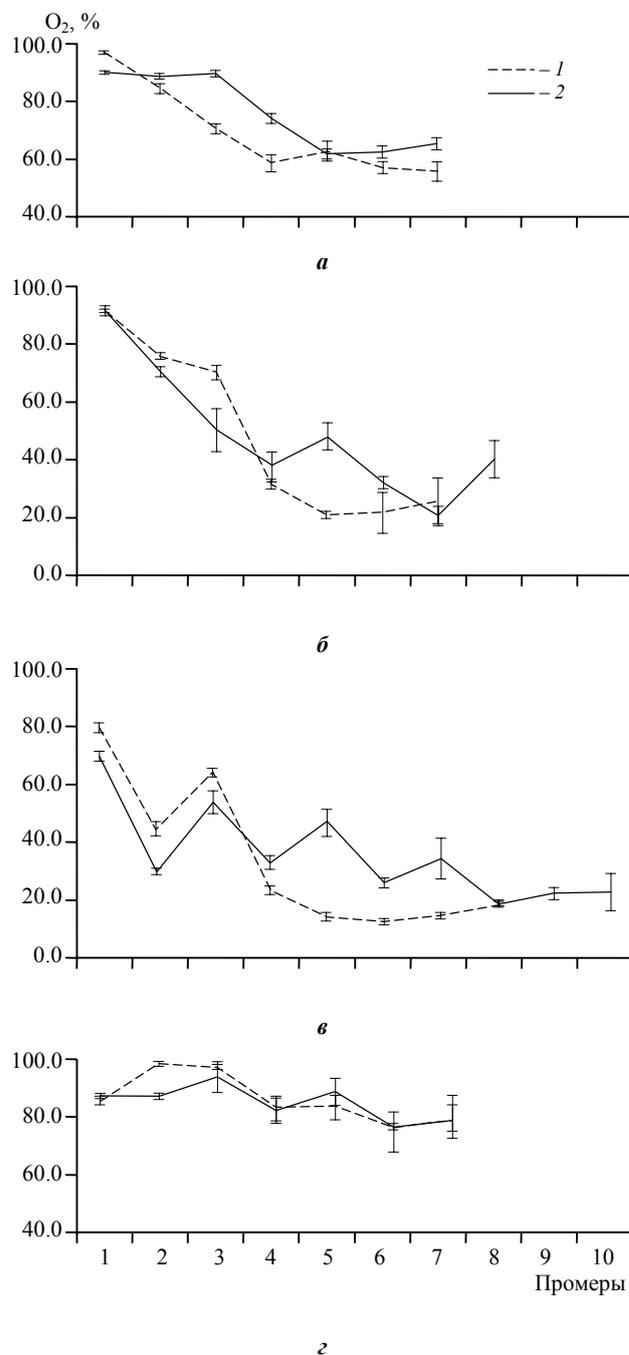
**Таблица 3**  
Средние показатели абиотических факторов за весь период развития ( $\bar{X} \pm m$ )

Плотность	Вид	Фактор		
		t°C	O <sub>2</sub> %	pH
Одиночки	Л	15.48±0.932	<b>76.06±5.002</b>	8.64±0.137
	Ж	17.15±0.809	<b>69.57±5.923</b>	8.61±0.154
Нормальная	Л	15.32±0.890	49.76±9.376	8.25±0.094
	Ж	16.84±0.783	47.89±11.548	8.37±0.189
Высокая	Л	16.43±1.085	35.72±5.143	8.09±0.088
	Ж	17.43±0.997	33.88±9.176	8.20±0.143
Продувка	Л	17.25±1.133	84.05±2.839	8.43±0.117
	Ж	17.65±0.950	86.30±3.146	8.53±0.121

*Примечания.* Л – травяная лягушка. Ж – серая жаба. Жирным шрифтом выделены достоверные различия между видами ( $p = 0.002$ ).

На рис. 3 показано попарное сравнение кривых уровня содержания кислорода у двух видов в течение всего развития (данные приводятся не по числам, а по последовательным промерам, что позволяет совместить начальную точку измерений у обоих видов). Видно, что снижение уровня кислорода у одиночных личинок жабы начинается сразу после их помещения в емкости, тогда как у личинок лягушки уровень кислорода снижается только в середине периода свободно плавающей личинки (стадия 45 – 46). То есть на стадиях наружных жабр, закладки внутренних жабр, недифференцированной почки задних конечностей и начальных этапах развития задних конечностей жизнедеятельность личинок лягушки слабо сказывается на содержании кислорода в воде. Сравнение групп головастиков по содержанию кислорода (см. рис. 3) показывает, что в группах с продувкой на всем протяжении развития личинок различия между видами не наблюдается. В противоположность изолированным головастикам, в группах с нормальной и высокой плотностью у жаб уровень кислорода на протяжении первой половины периода развития выше, чем у лягушек и сравнивается с ними после 13 июня. В это время головастики лягушек вступают во вторую половину своего развития (стадия 45-я при высокой и 47-я при низкой плотности), а головастики жаб находятся еще в середине периода свободно плавающей личинки (стадии 41-я и 44-я соответственно). Из этого можно заключить, что головастики серой жабы более интенсивно потребляют кислород, чем го-

ловастики травяной лягушки. Таким образом, изменение во времени абиотических параметров среды существенно зависит от количества и способа размещения личинок (одиночки – группы) и показывает выраженные видоспецифические особенности.



**Рис. 3.** Изменение количества кислорода в воде у личинок серой жабы (1) и травяной лягушки (2): а – изолированные особи; плотность в группах: б – нормальная, в – высокая, г – высокая с дополнительной продувкой воздухом

*Изменение параметров жизнеспособности личинок.* Жизнеспособность личинок складывается из оценки темпов их роста, развития и выживаемости особей по завершении метаморфоза. Результаты дисперсионного анализа (см. методику) показали, что для личинок и сеголеток травяной лягушки высоко значимым оказалось влияние условий содержания (плотности и продувки) как для размеров тела, так и для стадий развития (табл. 4). Влияние повторностей, то есть особенностей жизни группы в каждом аквариуме, напротив, всегда незначимо. Для личинок и сеголеток серой жабы по обоим признакам влияние условий содержания также оказалось высоко значимым, а особенности группы (аквариума) проявляются в самом начале развития (при первом промере), однако в дальнейшем они нивелируются и снова проявляются у сеголеток, но только по одному признаку «размер тела». Так как эти различия у жабы невелики, а у лягушки они не проявляются вовсе, для анализа результатов мы объединили данные по трем повторностям внутри каждого варианта опыта.

При одиночном содержании у головастиков обоих видов гибели не происходило, то есть наблюдалась 100%-ная выживаемость. Нулевая смертность наблюдалась в группах с нормальной

плотностью у травяной лягушки, при повышении плотности смертность у этого вида возрас- тала до 23.6%. У серой жабы более существенное повышение смертности происходит уже в группах с нормальной плотностью (35.6%), при повышении плотности возрастает и гибель голо- вастиков (67.1%). Самая высокая смертность у обоих видов была в группах с продувкой возду- хом (73.3% у травяной лягушки и 74.0% у серой жабы). Таким образом, наилучшими условиями для завершения развития оказывается изолиро- ванное содержание, а для лягушки также нор- мальная плотность, а наихудшими – высокая плотность с дополнительной продувкой возду- хом. В нашем эксперименте проявилось различ- ное отношение к плотности группы у двух видов амфибий. Серая жаба сильнее реагировала на повышение плотности, чем травяная лягушка.

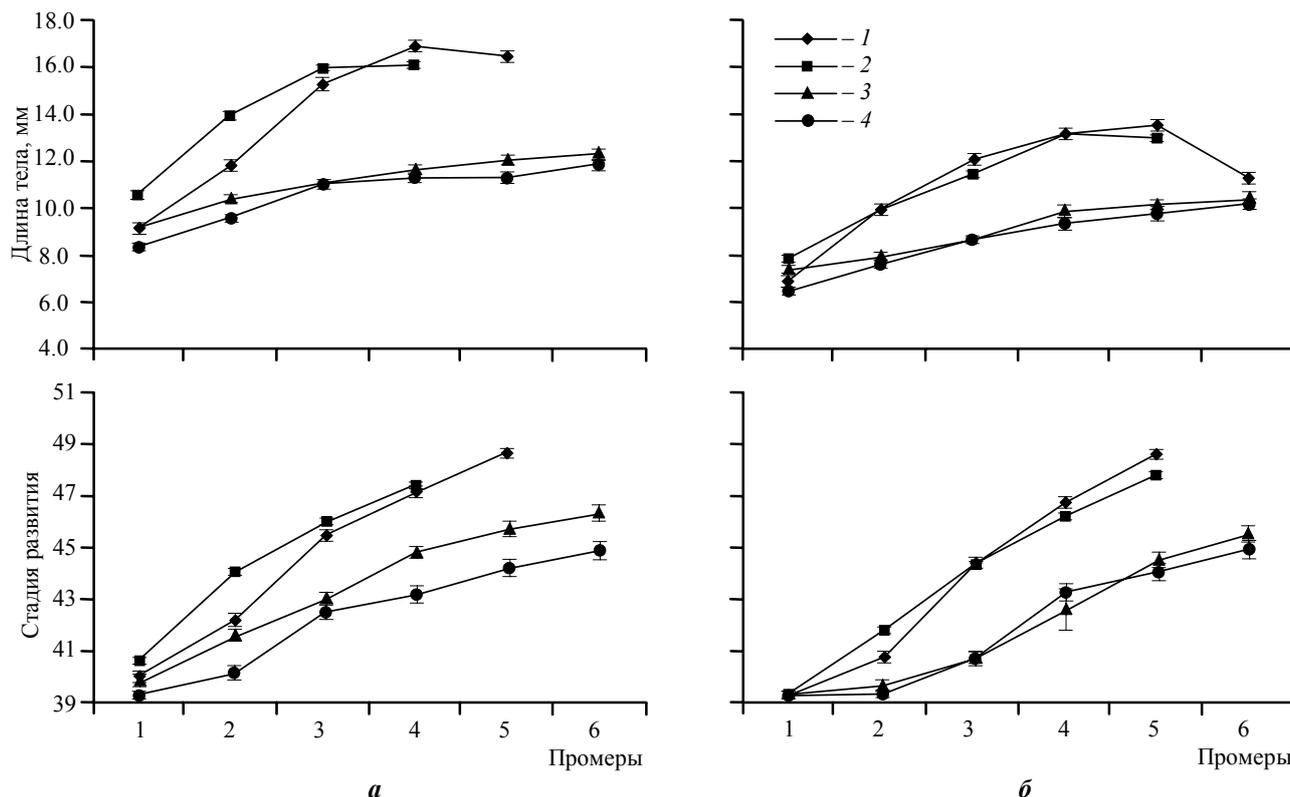
На рис. 4 показаны усредненные по трем повторностям траектории роста и развития голо- вастиков. Хорошо видно, что темпы роста и раз- вития у изолированных головастиков и голова- стиков в группе с нормальной плотностью прак- тически полностью совпадают у обоих видов. Также хорошо совмещается ход кривых в груп- пах с высокой плотностью и с продувкой. Осо- бенно четкое совпадение этих пар кривых на-

Таблица 4

Влияние условий содержания (А) и повторностей (Б) на рост и развитие личинок по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (e – условия внутри групп или ошибка)

Виды	Промеры	Признак Факторы	Размер тела						Стадия развития					
			df	MS	df <sub>e</sub>	MS <sub>e</sub>	F	p	df	MS	df <sub>e</sub>	MS <sub>e</sub>	F	p
Травяная лягушка	1	А	2	24.147	130	65.535	0.368	0.6925	2	23.172	130	0.402	<b>57.610</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	73.742	130	65.535	1.125	0.3277	2	0.650	130	0.402	1.616	0.2027
	2	А	2	240.947	130	0.857	<b>281.022</b>	<b>0.0000</b>	2	165.717	130	1.022	<b>162.073</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	1.105	130	0.857	1.289	0.2790	2	0.039	130	1.022	0.038	0.9627
	3	А	2	364.788	130	1.012	<b>360.500</b>	<b>0.0000</b>	2	150.350	130	1.429	<b>105.241</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	0.069	130	1.012	0.068	0.9342	2	1.006	130	1.429	0.704	0.4965
	4	А	2	322.005	130	0.832	<b>387.221</b>	<b>0.0000</b>	2	197.486	130	1.465	<b>134.830</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	0.059	130	0.832	0.071	0.9318	2	0.003	130	1.465	0.002	0.9980
	Сеголетки	А	2	177.196	193	0.375	<b>472.096</b>	<b>0.0000</b>	2	14236.167	229	142.438	<b>99.946</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	1.106	193	0.375	2.947	0.0549	2	286.936	229	142.438	2.014	0.1357
Серая жаба	1	А	2	21.686	130	0.305	<b>71.006</b>	<b>0.0000</b>	2	2.489	130	0.100	<b>24.974</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	1.461	130	0.305	<b>4.783</b>	<b>0.0099</b>	2	0.650	130	0.100	<b>6.522</b>	<b>0.0020</b>
	2	А	2	76.053	130	0.450	<b>169.053</b>	<b>0.0000</b>	2	83.859	130	0.369	<b>227.062</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	0.358	130	0.450	0.795	0.4539	2	2.471	130	0.369	<b>6.691</b>	<b>0.0017</b>
	3	А	2	118.734	130	0.734	<b>161.716</b>	<b>0.0000</b>	2	187.267	130	0.904	<b>207.091</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	0.012	130	0.734	0.016	0.9844	2	0.672	130	0.904	0.743	0.4775
	4	А	2	186.646	130	1.234	<b>151.207</b>	<b>0.0000</b>	2	173.411	130	10.796	<b>16.063</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	1.154	130	1.234	0.935	0.3952	2	17.793	130	10.796	1.648	0.1964
	5	А	2	142.435	130	0.887	<b>160.647</b>	<b>0.0000</b>	2	16.563	130	2.533	<b>6.540</b>	<b>0.0020</b>
		Б	2	1.324	130	0.887	1.493	0.2284	2	7.963	130	2.533	<b>3.144</b>	<b>0.0464</b>
	Сеголетки	А	2	59.435	139	0.303	<b>196.215</b>	<b>0.0000</b>	2	4312.563	139	61.405	<b>70.232</b>	<b>0.0000</b>
		Б	2	1.113	139	0.303	<b>3.673</b>	<b>0.0279</b>	2	18.521	139	61.405	0.302	0.7401

## ИЗМЕНЕНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРИ СОДЕРЖАНИИ ГОЛОВАСТИКОВ



**Рис. 4.** Размеры и стадии развития личинок: *а* – травяной лягушки, *б* – серой жабы. Условные обозначения см. на рис. 1

блюдается у личинок серой жабы. В первых двух вариантах содержания личинки растут и развиваются гораздо более быстрыми темпами, чем при дополнительных нагрузках, связанных с большим числом соседей и продувкой (3-й и 4-й варианты опыта). Как отмечалось ранее, в последних двух вариантах содержания наблюдается высокая гибель особей, уменьшающая со временем плотность личинок (особенно выраженная у жабы). Однако это не приводит к улучшению условий жизни и темпы роста и развития личинок не возрастают. Таким образом, совпадение темпов роста и развития в 1-м и 2-м вариантах связано с одинаковым количеством воды на 1 особь, независимо от числа непосредственных соседей на занимаемом жизненном пространстве (изолированные особи или группа с нормальной плотностью). Увеличение числа соседей на такой же объем аквариума приводит к снижению темпов онтогенеза и добавление продувки не изменяет ситуацию. Однако увеличение смертности личинок при высокой плотности и особенно при включении продувки может изменить внутригрупповые отношения между особями, что должно сказаться на конечном результате

развития – сроках метаморфоза и размерах сеголеток.

В табл. 5 приведены сравнительные данные по продолжительности развития и размерам тела завершивших метаморфоз сеголеток. И у травяной лягушки, и у серой жабы размеры тела и длительность развития у выращенных в изоляции особей сходны с таковыми у особей в группах с нормальной плотностью. Также высоко сходство по этим признакам между особями из группы с высокой плотностью и с продувкой. У обоих видов в первом случае наблюдаются максимально быстрое развитие и наиболее крупные размеры тела, во втором – самое продолжительное развитие и маленькие размеры тела. Размеры тела у травяной лягушки всегда больше, чем у серой жабы (различия высоко достоверны, см. примечание к табл. 5). В таблице указаны коэффициенты вариации по исследуемым признакам у метаморфизирующих особей. При усилении нагрузки (увеличение плотности, продувка) по сравнению с изолированными особями варибельность сроков развития существенно возрастает – у травяной лягушки в 4 – 6 раз, у серой жабы почти в 4 раза. Варибельность размеров

Время развития и размеры тела личинок при завершении метаморфоза  
( $X \pm m, \text{lim}$ )

Таблица 5

Показатель	Виды	Плотность содержания			
		Одиночки	Нормальная	Высокая	Высокая с продувкой
Продолжительность развития, сутки ( $D$ )	Л	66.6±0.486 (65 – 71)	64.5±0.335*** (61 – 71)	85.7±0.571* (69 – 122)	90.3±1.428** (68 – 147)
	Ж	67.4±0.423 (65 – 70)	69.3±0.440 (65 – 80)	84.0±0.562 (75 – 128)	85.9±0.784 (74 – 128)
Коэффициент вариации, % ( $D$ )	Л	2.8	5.0	12.4	17.3
	Ж	2.4	4.8	8.2	9.9
Размеры тела, мм ( $L$ )	Л	13.6±0.103*** (12.9–14.1)	13.4±0.062*** (11.9–14.4)	10.4±0.032*** (8.5–11.6)	10.5±0.072*** (8.4–12.1)
	Ж	11.4±0.192 (10.2–13.3)	10.8±0.064 (9.6–11.8)	8.9±0.047 (7.2–10.3)	9.0±0.044 (7.9–10.0)
Коэффициент вариации, % ( $L$ )	Л	2.9	4.2	4.8	7.4
	Ж	6.5	4.5	6.1	5.3

*Примечание.* По группам приводятся данные, усредненные по трем аквариумам (см. методику). Достоверность межвидовых различий по критерию Стьюдента:  $-p > 0.05$ ,  $* p < 0.05$ ,  $** p < 0.001$ ,  $*** p < 0.0001$ .

тела при повышении плотности и продувке возрастает у травяной лягушки в 2.6 раза, а у жабы почти не изменяется по сравнению с одиночками, у которых наблюдается самая высокая изменчивость по данному признаку. Присутствие соседей при нормальной плотности снижает изменчивость по размерам тела у личинок жабы. Дальнейшее неблагоприятное изменение условий, очевидно, должно было бы повышать дисперсию (слабая тенденция к этому есть), но существенная гибель личинок снижает изменчивость по этому признаку.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Наши эксперименты показали, что кислотность среды и содержание в ней кислорода изменяются сразу при помещении личинок в аквариум. Головастики при этом находятся на ранних сроках развития свободно плавающей личинки – у травяной лягушки это закладка почки задних конечностей (ранняя 39-я стадия), у серой жабы – исчезновение наружных жабр и появление почки задних конечностей (38 – 39-я стадии развития). То есть при изменении способов дыхания (переходе с дыхания наружными жабрами на дыхание внутренними жабрами) личинки в группе достаточно интенсивно потребляют кислород из воды и выделяют продукты обмена. Как известно (Шмидт-Ниельсен, 1982), продуктом выделения у головастиков является аммиак, что приводит в эксперименте сначала к временному повышению щелочности при помещении личинок в аквариумы по сравнению с

чистой водой. В дальнейшем выделяемый в процессе дыхания углекислый газ приводит к закислению среды, усиливающемуся со временем. Подобный эффект увеличения кислотности среды и снижения уровня кислорода после выклева головастиков отмечен в естественных скоплениях *R. temporaria* (Сурова, 2001). Отметим, что даже наиболее низкие значения pH в нашем эксперименте не переходят порога толерантности по этому фактору (pH = 5.0), известному для личинок бесхвостых амфибий (Freda, 1986).

В нашем эксперименте вода имеет, скорее, слабощелочную реакцию. Однако это не может являться лимитирующим фактором, так как pH воды в нерестовом пруду, питаемом ключами, часто поднимается до 8.9 (в среднем от 7.1 до 8.3). Как указывалось выше, пруд постоянно используется для нереста и в нем наблюдается высокий выход сеголеток. Таким образом, уровень кислотности в экспериментальных аквариумах не может служить фактором, угнетающим развитие головастиков.

Температура воды – единственный фактор, изменение которого не связано ни с особенностями среды при разном содержании личинок, ни с видовыми особенностями их жизни. В природе нами было отмечено (Сурова, 1988), что внутри некоторых типов скоплений личинок температура отличается от температуры окружающей их воды на 1 – 4°C – скопления демпфируют колебания температуры. Из результатов наших экспериментов видно, что плотность группы сама по себе не влияет на изменение температурного режима. Это согласуется с высказанным нами утверждением о том, что в природных условиях регулирование температурного режима головастиками зависит не столько от числа особей в группе, сколько от определенного типа поведения личинок (Sugova, 2006). Так как жабы откладывают икру позднее, то их онтогенез проходит в среднем при более высокой температуре, чем у личинок лягушек. У пойкилотермных животных продолжительность развития зависит от температуры среды, и у голова-

стиком жаб можно было бы ожидать более быстрых темпов развития по сравнению с лягушками. Однако при наиболее комфортных условиях жизни, когда гибель особей минимальна (одиночки и группа с нормальной плотностью), они развиваются либо такими же темпами, либо дольше, чем головастики лягушек (см. табл. 5). Р. Ноланд и Г. Ультч (Noland, Ultsch, 1981), сравнивая развитие головастика *R. pipiens* и *B. terrestris*, показали, что личинки жаб в природе чаще предпочитали хорошо прогреваемые участки водоемов, а в эксперименте показывали более высокий термальный максимум и уровень потребления кислорода, чем головастики лягушек. Очевидно, для завершения развития личинкам жаб требуется большая сумма температур, чем личинкам лягушек.

Количество растворенного в воде кислорода может сказываться на уровне обмена веществ и, соответственно, на темпах роста, развития и выживаемости особей. Кислород также расходуется на окисление продуктов обмена и остатков пищи. Поэтому чем больше численность группы, тем меньше остается в воде доступного для дыхания кислорода. При изолированном содержании и при продувке концентрация кислорода остается высокой на протяжении всего времени развития и не может служить фактором, лимитирующим жизнеспособность личинок. В группах с нормальной и высокой плотностью в первой половине развития уровень кислорода снижается очень быстро (у лягушки быстрее, чем у жабы) и достигает пределов толерантности (в среднем около 50% или в пересчете до 5.3 мг/л), которые определены для головастика в не очень загущенных популяциях как 4.2 – 4.9 мг/л (Ковальчук, 1978). Во второй половине развития уровень кислорода становится очень низок у обоих видов (снижается у лягушки в 3 – 5, у жабы в 5 – 7 раз). Он достигает значений 9 – 12% или в пересчете до 1.7 мг/л, что ниже границы нормы, равной 2.0 – 3.0 мг/л (Costa, 1967). Исследованиями Л.А. Ковальчук на 4 видах бесхвостых амфибий (Ковальчук, 1976, 1985), У. Эткина на *R. catesbeiana* (Etkin, 1934), А. Локера и П. Вейша на *R. temporaria* (Locker, Weish, 1969) показано, что потребление кислорода в процессе развития личинок постоянно возрастает. Соответственно серьезное снижение уровня содержания кислорода со временем может свидетельствовать о его дефиците в экспериментальных аквариумах. Личинки амфибий используют три дыхательных поверхности:

кожу, жабры и легкие, причем доля кожного дыхания может составлять до 70% (Burggren et al., 1983). Концентрация кислорода в воде имеет некоторый пороговый уровень, ниже которого меняется поведение личинок – резко возрастает число их всплываний к поверхности воды (Wassersug, Seibert, 1975). По данным этих авторов, личинки лягушек к середине периода свободно плавающей личинки уже имеют небольшие, но вполне развитые легкие, которые могут быть использованы как резервуары кислорода при его существенной нехватке в воде. Их наполнение происходит при захватывании пузырьков воздуха с поверхности воды. Р.М. Сэвидж (Savage, 1961, цит. по: Wassersug, Seibert, 1975) показал, что головастики *B. bufo* не имеют развитых функционирующих легких вплоть до начала метаморфоза. При недостатке кислорода они мобилизуют кожное дыхание, длительно плавая в более богатом кислородом поверхностном слое воды, причем из пяти исследованных видов только у головастика жабы при недостатке кислорода наблюдается вялое поведение и торможение двигательной активности (Wassersug, Seibert, 1975). Подобные различия в поведении головастика лягушек и жаб в эксперименте также были отмечены ранее и нами (Сулова, 2007). Очевидно, небольшая площадь поверхности воды в аквариуме не позволяет головастикам жабы полностью компенсировать недостаток кислорода, что приводит к гибели особей даже при нормальной плотности. Исследованиями Л.А. Ковальчук (1985) показано, что при высокой плотности интенсивность дыхания личинок выше, чем при нормальной. В ограниченном объеме воды это должно приводить к снижению жизнеспособности личинок в группах с повышенной плотностью. Как указывалось выше, головастики жабы более требовательны к кислородному режиму, чем личинки лягушек. Этим можно объяснить различие в выживаемости головастика лягушек и жаб при нормальной и при высокой плотности групп. Надо отметить, что у одиночек и в группах с нормальной плотностью количество воды на одну особь было одинаковым. Следовательно, недостаток кислорода в группе в большей степени зависит от числа присутствующих соседей, столкновение с которыми может менять активность особей. Таким образом, в группах, особенно при большой плотности, постепенно развивается гипоксия, которая не компенсируется поведенческими или физиологическими механизмами. В связи с этим мы считаем,

что надо более осторожно относиться к объяснению «эффекта группы» как результату только метаболического или поведенческого воздействия особей друг на друга. В лабораторных экспериментах необходимо учитывать также и угнетающее действие измененных абиотических условий среды.

На ухудшение условий среды личинки бесхвостых амфибий в первую очередь реагируют снижением темпов роста и развития и увеличением их изменчивости (Сурова, 1982; Travis, Trexler, 1986 и др.). Увеличение дисперсии признака, связанное с усилением физиологической нагрузки, происходит в результате лабильности процессов онтогенеза, позволяющей личинкам сохранить жизнеспособность в неблагоприятно складывающейся обстановке за счет торможения или ускорения процессов роста и развития и их временной рассинхронизации (Северцов, Сурова, 1981; Сурова, 1982; Сурова, 1998). Увеличение числа соседей и механические колебания воды, вызванные проходящими через нее пузырьками воздуха, можно расценивать как факторы, существенно ухудшающие условия жизни личинок. Для стайных рыб было отмечено, что пузырьки воздуха могут быть причиной испуга и являться стрессорным фактором (Радаков, 1961; цит. по: Герасимов, 1983). При ухудшении условий изменчивость по срокам метаморфоза у личинок жаб ниже, чем у лягушек. Также у жаб не происходит увеличения изменчивости размеров тела в группах по сравнению с изолированными личинками. Возможно, такое поведение изменчивости признаков на фоне высокой смертности особей является показателем меньшей пластичности онтогенеза у этого вида, что в итоге приводит к более высокой гибели личинок. Темпы роста личинок и конечные размеры тела у сеголеток жаб в нашем эксперименте достоверно меньше, чем у лягушек (см. табл. 3). Это известная видовая особенность, которая, как мы видим, сохраняется при любых условиях содержания личинок, то есть независимо от температуры воды и плотности содержания личинки лягушки развиваются быстрее и достигают больших размеров тела по сравнению с личинками жабы. Таким образом, мы видим, что физиологические и поведенческие механизмы регулирования жизнеспособности у двух исследованных видов имеют свои особенности.

Попытаемся проанализировать причины межвидовых различий в реакции особей на абиотические факторы среды. Уровень содержа-

ния кислорода у изолированных личинок жаб практически всегда ниже, чем у лягушек (то есть жабы потребляют его больше). В группах в первую половину развития он, напротив, выше (особенно в группе с низкой плотностью), то есть потребление его меньше, чем у лягушек. Для рыб известно явление «группового эффекта», при котором потребление кислорода у помещенных в одиночку особей стайных рыб возрастает на 50% и более по сравнению с особями в группе, так как они испытывают сильнейшее беспокойство в изоляции от стаи (Малюкина и др., 1962; Григорьева, 1967). Известно, что головастики жаб периодически образуют настоящие стаи, тогда как головастики лягушек образуют только непостоянные скопления (Wassersug, 1973; Beiswenger, 1975; Wassersug et al., 1981; Сурова, 2006 и др.). Двигательная активность у головастиков жаб, так же как и у рыб, в группах существенно снижается по сравнению с одиночками, а у головастиков лягушек, напротив, может возрастать (Сурова и др. 2005; Сурова, 2007). Если предположить, что потребление кислорода связано с активностью особей, то понятным становится большее потребление его изолированными личинками жаб по сравнению с одиночными лягушками, и обратная этому ситуация в группах. Межвидовые различия по количеству содержащегося в воде кислорода в нашем эксперименте отражают видовые особенности жизни личинок двух исследуемых видов амфибий. Но ограниченный объем аквариума несколько стирает четкость их проявления, особенно во второй половине развития при накоплении продуктов распада.

Существенное повышение плотности (в пять раз) приводит к серьезному ухудшению условий жизни и усиленной гибели головастиков. Дополнительное снабжение воды кислородом при этом не восстанавливает жизнеспособности особей, а, напротив, еще сильнее угнетает их рост, развитие и выживаемость. То есть раздражение особей при колебании воды, происходящее от постоянно идущей струи пузырьков воздуха с соответствующим звуковым эффектом, для головастиков обоих видов оказывается гораздо более сильным угнетающим фактором, чем недостаток кислорода в многочисленной группе. Подобная высокая гибель особей при включении постоянного течения воды в аквариуме ранее была отмечена для головастиков бурых лягушек (Северцов, 1990). Отметим также, что в группах с продувкой форма тела личи-

нок обоих видов несколько видоизменялась: тело становилось удлинённым, незаметно переходя в мускульную часть хвоста, а плавниковая складка уменьшалась в размере. Такие головастики внешне слегка напоминали личинок хвостатых амфибий. Возможно, подобные изменения формы тела являлись ответной реакцией на движения воды, вызываемые продувкой. Похожие изменения отмечаются и другими исследователями. Так, у головастиков *Rana sylvatica*, выращенных в проточной воде, замедлялась скорость роста и развития (до 50%), снижалась интенсивность дыхания и изменялась морфология легких, а также форма хвоста (Fejtek et al., 1997). При высыхании воды или внедрении хищников у головастиков бурых лягушек уплощается тело и плавниковая складка (Laurila et al., 2002; Vences et al., 2002). Таким образом, учитывая существенное снижение темпов онтогенеза и усиление смертности при высокой плотности, особенно при продувке, можно утверждать, что личинки (особенно личинки жаб) испытывают серьезное стрессовое состояние, при котором они уже не могут известными им способами поддерживать нормальную жизнеспособность.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших экспериментов показывают, что с течением времени условия жизни личинок при любой их численности и плотности существенно ухудшаются: повышается кислотность и снижается уровень содержания кислорода в воде. Недостаток кислорода является основным лимитирующим жизнеспособность абиотическим фактором. Изолированные особи оказываются в наиболее комфортных абиотических условиях. Но чем выше плотность, тем быстрее происходит ухудшение, вызывающее в итоге замедление процессов онтогенеза и гибель особей. Дополнительное снабжение воды кислородом в качестве продувки не улучшает условий жизни, так как связано с сильными механическими раздражениями и стрессом особей. Нашими исследованиями выявлены различия между видами: у личинок серой жабы при любых условиях выше смертность, меньше размеры тела и более медленное развитие, чем у травяной лягушки, связанное, очевидно, с меньшей лабильностью онтогенетических реакций этого вида. Головастики жаб более требовательны к присутствию кислорода и температуре. В связи с этим механизм реагирования личинок жаб на присутствие груп-

пы может иметь иную морфофизиологическую основу, чем у личинок лягушек. Судя по нашим данным, снижение жизнеспособности особей связано с общим неблагоприятным состоянием среды, вызванным комплексным воздействием как абиотических факторов, так и изменением среды в результате выделения особями продуктов обмена или иными угнетающими воздействиями, такими как стрессирующие зрительные или тактильные контакты, загрязнение среды фекалиями, угнетающее жизнедеятельность влияние одноклеточных водорослей (см. введение). В связи с этим хочется еще раз подчеркнуть, что связывать наличие «эффекта группы» только с биотическими взаимодействиями будет сильным упрощением ситуации, особенно в экспериментальных условиях при ограниченных объемах воды.

#### Благодарности

Автор благодарит А.В. Сурова и С.А. Лысенкова за помощь в организации эксперимента.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Программы поддержки ведущих научных школ (№ 8045.2006.4).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов В.В. 1983. Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб. М.: Наука. 124 с.
- Гилберт С.Ф. 2004. Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. Т. 35, № 6. С. 425 – 438.
- Григорьева М.Б. 1967. Влияние стайности на газообмен рыб // Поведение и рецепция рыб. М.: Наука. С. 37 – 41.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442 – 462.
- Ковальчук Л.А. 1976. Интенсивность дыхания и окислительного фосфорилирования в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura, Amphibia*) // Докл. АН СССР. Т. 227, № 1. С. 216 – 219.
- Ковальчук Л.А. 1978. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura, Amphibia*) // Экспериментальная экология низших позвоночных: Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. науч. центра АН СССР. Свердловск. Вып. 3. С. 72 – 84.
- Ковальчук Л.А. 1985. Регуляция энергетического обмена в процессе роста и развития амфибий // Энергетика роста и развития животных / Урал. науч. центр АН СССР. Свердловск. С. 56 – 75.
- Малюкина Г.А., Александрюк С.П., Штефанеску М.О. 1962. О роли зрения в стайном поведении

- гольянов (*Phoxinus phoxinus* L.) и карасей (*Carassius carassius* L.) // Вопросы ихтиологии. Т. 2, вып. 3. С. 511 – 516.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Радаков Д.В. 1961. Об особенностях обонятельного поведения стай некоторых пелагических рыб // Вопросы экологии рыб: Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. М. Вып. 39. С. 47 – 70.
- Роус С., Роус Ф. 1964. Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир. С. 263 – 276.
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 273 с.
- Северцов А.С., Сурова Г.С. 1981. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции // Журн. общей биологии. Т. 42, № 2. С. 181 – 192.
- Сурова Г.С. 1982. Влияние группы на темпы роста и развития головастиков *Rana temporaria* и пластичность онтогенеза // Зоол. журн. Т. 61, вып. 5. С. 726 – 733.
- Сурова Г.С. 1988. Взаимодействие личинок бурых лягушек в естественных условиях // Экология. № 4. С. 49 – 54.
- Сурова Г.С. 2001. Динамика температурного и кислородного режимов в скоплениях кладок травяной лягушки и в окружающей среде // Тр. Звенигородской биол. станции. М.: Изд-во «Логос». Т. 3. С. 210 – 215.
- Сурова Г.С. 2007. Сравнительный анализ двигательной активности головастиков двух видов Anura: серой жабы (*Bufo bufo*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 86, № 9. С. 1119 – 1130.
- Сурова Г.С., Дунаева Т.Ю., Евсеев А.И., Феофанова А.П., Громова Н.В., Русанова А.В. 2005. Изучение двигательной активности головастиков травяной лягушки (*Rana temporaria*) и серой жабы (*Bufo bufo*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110, вып. 3. С. 3 – 9.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. 1976. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука. 151 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1982. Физиология животных: В 2 т. М.: Мир. Т. 2. С. 421 – 800.
- Beebe T.J. 1991. Purification of an agent, causing growth inhibition as a unicellular unpigmented alga // Canadian J. of Zoology, Toronto. Vol. 69, № 8. P. 2146 – 2153.
- Beiswenger R.E. 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus* // Herpetologica. Vol. 31. P. 222 – 233.
- Burggren W.W., Feder M.E., Pinder A.W. 1983. Temperature and the balance between aerial and aquatic respiration in larvae of *Rana berlandieri* and *Rana catesbeiana* // Physiological Zoology, Chicago. Vol. 56, № 2. P. 263 – 273.
- Costa H.H. 1967. Avoidance of anoxic water by tadpoles of *Rana temporaria* // Hydrobiologia. Vol. 30, № 34. P. 374 – 384.
- Etkin W. 1934. The phenomena of anuran metamorphosis. II // Physiological Zoology, Chicago. Vol. 7, № 2. P. 129 – 147.
- Fejtek M., Waldick R., Wassersug R. 1997. Effect of water current on the development of Anuran larvae (*Rana sylvatica*) // Herpetol.'97: Abstracts of the 3rd World Congress of Herpetology. Prague. P. 1.
- Foster M.S., McDiarmid R.W. 1982. Study of aggregative behavior of *Rhinophrynus dorsalis* tadpoles: design and analysis // Herpetologica. Vol. 38, № 3. P. 395 – 404.
- Freda J. 1986. The influence of acidic pond water on amphibians: a review // Water, Air and Soil Pollution, Pennsylvania. Vol. 30, № 1 – 2. P. 439 – 450.
- Laurila A., Pakkasmaa S., Crochet P.-A., Merila J. 2002. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians // Oecologia, Berlin. Vol. 132. P. 524 – 530.
- Licht L.E. 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects // Ecology, Ithaca. Vol. 48, № 5. P. 736 – 745.
- Locker A., Weish P. 1969. Beziehungen zwischen Sauerstoffverbrauch, Wachstum und Körpergröße während der Larvenentwicklung und Metamorphose von *Rana temporaria* // Biol. Lbl. Vol. 88, № 4. P. 497 – 507.
- Noland R., Ultsch G. 1981. The Roles of Temperature and Dissolved Oxygen in Microhabitat Selection by the Tadpoles of a Frog (*Rana temporaria*) and a Toad (*Bufo terrestris*) // Copeia. № 3. P. 645 – 652.
- Savage R.M. 1961. The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London: Pitman and Sons Ltd. 217 p.
- Surova G.S. 1998. Peculiarities of Individual Growth of *Rana temporaria* Tadpoles (Anura) in Groups of Different Densities // Current Studies in Herpetology / Eds. C. Miaud, R. Guyetant. Le Burget de Lac. P. 419 – 423.
- Surova G.S. 2006. The motor activity of the amphibian larvae: from school to shoal // Herpetologia Bonensis II: Proc. of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica / Eds. M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme. Bonn. P. 183 – 186.
- Travis J., Trexler J.C. 1986. Interaction among factors affecting growth, development and survival in experimental populations of *Bufo terrestris* (Anura: Bufonidae) // Oecologia, Berlin. Vol. 69, № 1. P. 110 – 116.
- Vences M., Puente M., Nieto S., Vieites D. 2002. Phenotypic plasticity of anuran larvae: environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles // J. of Zoology. Vol. 257. P. 155 – 162.
- Wassersug R.J. 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae // Evolutionary biology of the Anurans / Ed. J.L. Vial. Columbia: University of Missouri Press. P. 273 – 298.
- Wassersug R.S., Hessler C.M. 1971. Tadpoles behaviour: aggregation in larval *Xenopus laevis* // Animal Behaviour, Amsterdam. Vol. 19, № 2. P. 386 – 389.
- Wassersug R.J., Lum A.M., Potel M.J. 1981. An analysis of school structure for tadpoles (Anura: Amphibia) // Behaviour Ecology and Sociobiology, Heidelberg. Vol. 9. P. 15 – 22.
- Wassersug R.J., Seibert E.A. 1975. Behavioral Responses of Amphibian Larvae to Variation in Dissolved Oxygen // Copeia. № 1. P. 88 – 103.

CHANGES OF ABIOTIC PARAMETERS DURING TADPOLE DEVELOPMENT  
WITH DIFFERENT DENSITIES IN LABORATORY CONDITIONS  
(WITH *RANA TEMPORARIA* L. AND *BUFO BUFO* L. AS EXAMPLES)

G.S. Surova

*Biological Faculty, Moscow State University  
1 Leninskiye Gory, Moscow 119992, Russia  
E-mail: surova@hotmail.ru*

Changes of several abiotic environmental parameters ( $t$ , °C, pH, O<sub>2</sub>%) during the development of *Rana temporaria* L. and *Bufo bufo* L. tadpoles were studied in laboratory conditions. The animals were kept as singletons, in groups with low and high densities, and with a high density with additional air pumping. Temperature changes have been shown not to depend on the water volume and larvae maintenance conditions. pH decreases (by 1 – 1.5) in the process of tadpole development with a high density faster than with a low one, but does not reach the tolerance limit 5.0 (Freda, 1986). The O<sub>2</sub> content altered a little for singletons and while air pumping. In the low- and high-density groups, O<sub>2</sub>% decreased sharply (by 3 – 5 and 5 – 7 times for frog and toad tadpoles, respectively), which overstepped the O<sub>2</sub>% limits for these species (2.0 – 3.0 mg/l (Costa, 1967)). Higher densities lead to an increase of mortality and decreases in the growth and development rates under oxygen deficit. Additional air pumping creates constant water current and leads to a tadpole growth and development delay, a high mortality, and transformations of the body shape. The toad larvae turn out to be more sensitive to an increased density, air pumping, and oxygen deficit than the frog ones. The oppressive influence of the «group effect» is hypothesized to be mainly caused by worsened abiotic conditions of larvae's life.

**Key words:** *Rana temporaria*, *Bufo bufo*, tadpoles, development, abiotic parameters of environment, density.