

УДК 597.828:575.826

## ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ИКРЫ НА ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ И СМЕРТНОСТЬ СЕРОЙ ЖАБЫ (*BUFO BUFO*) В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2007 г. Е. В. Дмитриева

Биологический факультет, Московский государственный университет, Москва 119992, Россия  
e-mail: dmitrieva@aport.ru

Поступила в редакцию 21.04.2005 г.

В раннем онтогенезе серой жабы (до момента вылупления) экспериментально показано два вида зависимости выживаемости эмбрионов от плотности икры в аквариуме. В первом случае монотонная зависимость: с увеличением плотности увеличивается и эмбриональная смертность. Во втором случае эта зависимость имеет выраженный пороговый характер – возникает второй максимум выживаемости эмбрионов при повышенной плотности (120 икринок на 0.133 л воды). Два варианта реакции на количество икры в эмбриональном развитии *Bufo bufo* рассмотрены как две стратегии выживания при повышении плотности.

При изучении влияния плотности головастиков на темпы роста, развития и смертности разных видов бесхвостых амфибий было показано, что в большинстве случаев повышение плотности ведет к ингибированию роста и развития (Шварц и др., 1976; Ищенко, Щупак, 1979; Щупак, 1982; Brady, Griffiths, 2000; Loman, 2003; Katzman et al., 2003). Под действием высокой плотности головастики развиваются более медленно как в лабораторных условиях (Шварц и др., 1976; Wilbur, 1977; Loman, 1999), так и в естественных водоемах (Smith, 1983; Berven, 1990; Loman, 2001). Однако данные по влиянию плотности икры на темпы развития на эмбриональных стадиях практически отсутствуют, обычно эффект плотности исследуется на более поздних стадиях. Так, головастики *Rana temporaria* из яиц, взятых из водоемов с высокой плотностью кладок, развивались быстрее и имели меньшие размеры, чем головастики из водоемов с низкой плотностью (Loman, 2003). На серой жабе такие исследования отсутствуют.

Зависимость темпов онтогенеза и смертности от плотности населения у разных видов и даже у разных популяций одного вида различна. Например, особи травяной лягушки, взятые из разных частей ареала, по-разному реагируют на повышение плотности: в отличие от подмосковных головастиков особи из более северной популяции Соловецких островов Белого моря не замедляют рост и развитие в ответ на увеличение плотности (Северцов, Сурова, 1995).

При разной плодовитости реакция на увеличение плотности также может различаться. В природных водоемах к моменту выклева смертность в разных частях кладки *Rana temporaria* неравномерна, на краях скопления она составляет всего

9%, тогда как в центре и в нижних частях скопления она может достигать 80% (Сурова, Северцов, 1985). Серая жаба, по разным данным, откладывает от 1200 до 7200 икринок (Кузьмин, 1999), икрометание осуществляется как в постоянные, так и во временные водоемы. Икра откладывается в виде шнуров, которые оплетают подводные предметы или лежат на дне. В небольших прудах количество подходящих мест для откладки икры ограничено, поэтому шнуры икры переплетаются, наматываются поверх других, образуя плотные скопления. Таким образом, плотность, при которой происходит эмбриональное развитие, в разных частях кладки неравномерна: часть кладки представляет собой плотные клубки из намотанных друг на друга шнуров, а часть свободно лежит на дне или натянута между стеблями водной растительности. Смертность в период эмбриогенеза также различна и может достигать до 75% икры в кладке (Флякс, 1981). Очевидно, условия развития икринок при разных уровнях плотности могут влиять на их смертность и развитие отдельных эмбрионов.

Целью данной работы являлось моделирование влияния плотности икры на смертность и темпы развития серой жабы (*Bufo bufo*) на эмбриональных стадиях развития в экспериментальных условиях.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась на икре серой жабы в мае 2002, 2003 и 2004 гг. Икра для экспериментов была получена в лабораторных условиях от производителей, отловленных в период массового икрометания в Стерляжьем пруду на Звенигород-



Рис. 1. Расположение икряного шнура в экспериментальных аквариумах: 30, 60 и 120 икринок на аквариум (0.133 л воды).

ской биостанции МГУ (50 км к западу от Москвы). Пары производителей помещали в отдельные аквариумы для икрометания. Сразу после завершения откладки полученную икру помещали в одинаковые емкости с площадью дна 44.18 см<sup>2</sup> и высотой столба воды 3 см (объем воды 0.133 л). Икра свободно располагалась на дне аквариума в виде единого икряного шнура (рис. 1). В 2002 г. плотность посадки на аквариум составила 30, 60, 120, 240, 480 и 960 икринок соответственно. В аквариуме с максимальной плотностью икринок шнур располагался не только на дне, а образовывал и второй слой. Кроме того, в отдельные аквариумы объемом 0.02 л помещали по одной икринке (всего 30 повторностей). В 2003 г. плотность посадки была 4, 8, 15, 30, 60, 120 и 240 на аквариум, а в 2004 г. – 8, 15, 30, 60 и 120 икринок, соответственно. Температура воды в аквариумах на протяжении всех опытов поддерживалась на постоянном уровне (17–18°C). В течение опытов воду не заменяли, а лишь доливали отстойной воды до исходного уровня по мере испарения. Через определенные промежутки времени подсчитывали количество мертвых икринок, а также оценивали стадию развития каждой икринки с помощью таблиц нормального развития для серой жабы (Caubar, Girouloux, 1956).

Для сравнения аквариумов между собой по темпам развития было введено понятие “уровень развития”, которое оценивалось по формуле (Dmitrieva, 2005):

$$X(t) = \frac{\sum_{i=1}^J (K(i) \times n(i))}{M(t)}, \quad \text{где}$$

$X(t)$  – уровень развития эмбрионов в одном аквариуме в момент времени  $t$ ;

$M(t)$  – общее количество выживших икринок в момент времени  $t$ ;

$J$  – количество выделенных стадий развития (по: Caubar, Girouloux, 1956);

$n(i)$  – количество эмбрионов, находящихся на стадии развития  $i$  в момент времени  $t$ ;

$K(i)$  – условный коэффициент, присвоенный каждой стадии развития (дробление – 0, гастрюла – 1 и т.д. до вылупления). Условный коэффициент  $K(i)$  присваивался таким стадиям развития, которые можно отличить на глаз от предыдущих без использования микроскопа.

Результаты экспериментов были обработаны с помощью пакета программ Statistica 6.0 for Windows, StatSoft Company. Для сравнения смертности и уровня развития в разных аквариумах использовали непараметрический тест по методу Крускала и Уоллиса (Kruskal Wallis Test). Различия считали достоверными при  $p < 0.05$ . Для оценки зависимости доли выживших эмбрионов от начальной плотности посадки применяли методы линейной (Multiple Linear Regression) и нелинейной регрессии (Fixed Nonlinear Regression). В качестве модели нелинейной регрессии была применена квадратичная функция  $-V_{\text{выж}} = a \times V_0^2 + b \times V_0 + c$ , где количество выживших в каждой кладке эмбрионов ( $V_{\text{выж}}$ ) рассматривалось как зависимость от начальной плотности посадки икринок на аквариум ( $V_0$ ). Оценка выбранной модели производилась методом наименьших квадратов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты экспериментов 2002 г. показали, что с увеличением плотности посадки икринок выше 120 на аквариум смертность эмбрионов возрастает (рис. 2). При плотности посадки 480 икринок на аквариум выживаемость эмбрионов составляет всего 1.7%, при 960 – равна нулю. При большой начальной плотности посадки икринок наблюдается замедление темпов развития, и массовая гибель икринок наступает на более ранних

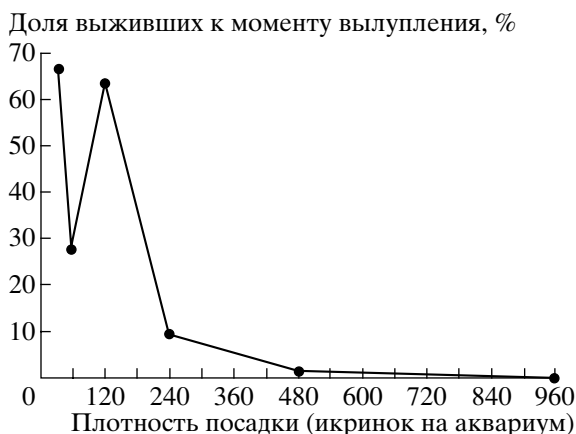


Рис. 2. Зависимость доли выживших особей от плотности посадки икры по результатам экспериментов 2002 г.

стадиях эмбрионального развития, чем при низкой начальной плотности посадки (рис. 3). При плотности посадки 960 икринок на аквариум наблюдалась полная остановка развития на стадии гастролы, в этом состоянии кладка пребывала некоторое время, а затем началась массовая, практически одномоментная гибель эмбрионов. В этом эксперименте были созданы заведомо невыгодные условия развития, чтобы установить пределы реагирования икры серой жабы на плотность. В условиях критической плотности 480 икринок на аквариум также наблюдалась задержка развития (рис. 3), однако некоторый процент эмбрионов (1.7%) дожил до стадии вылупления (рис. 2). Плотность 960 икринок на аквариум оказалась закритической. Наибольшая доля выживших эмбрионов наблюдается при плотности посадки 30 и 120 икринок на аквариум – 66.7 и 63.3%, соответственно. Данные регрессионного анализа показывают нелинейную зависимость в диапазоне от 30 до 120 икринок на аквариум (рис. 4а, см. табл. 2, 3).

При одиночном выращивании наблюдалась 100%-ная выживаемость эмбрионов и высокая синхронность развития отдельных икринок. Вылупление во всех аквариумах с одиночно развива-

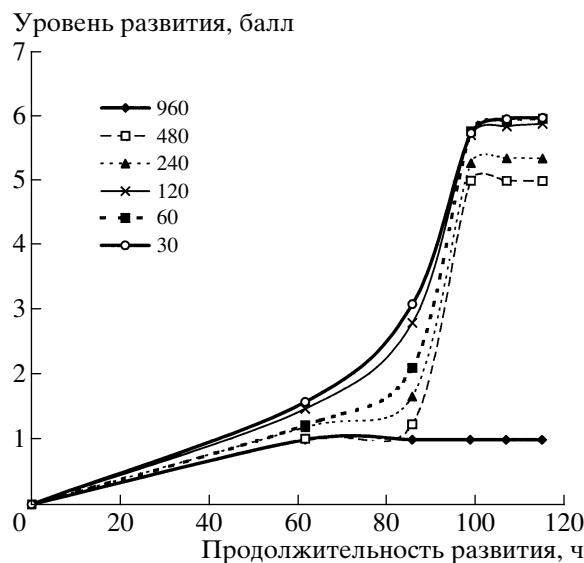


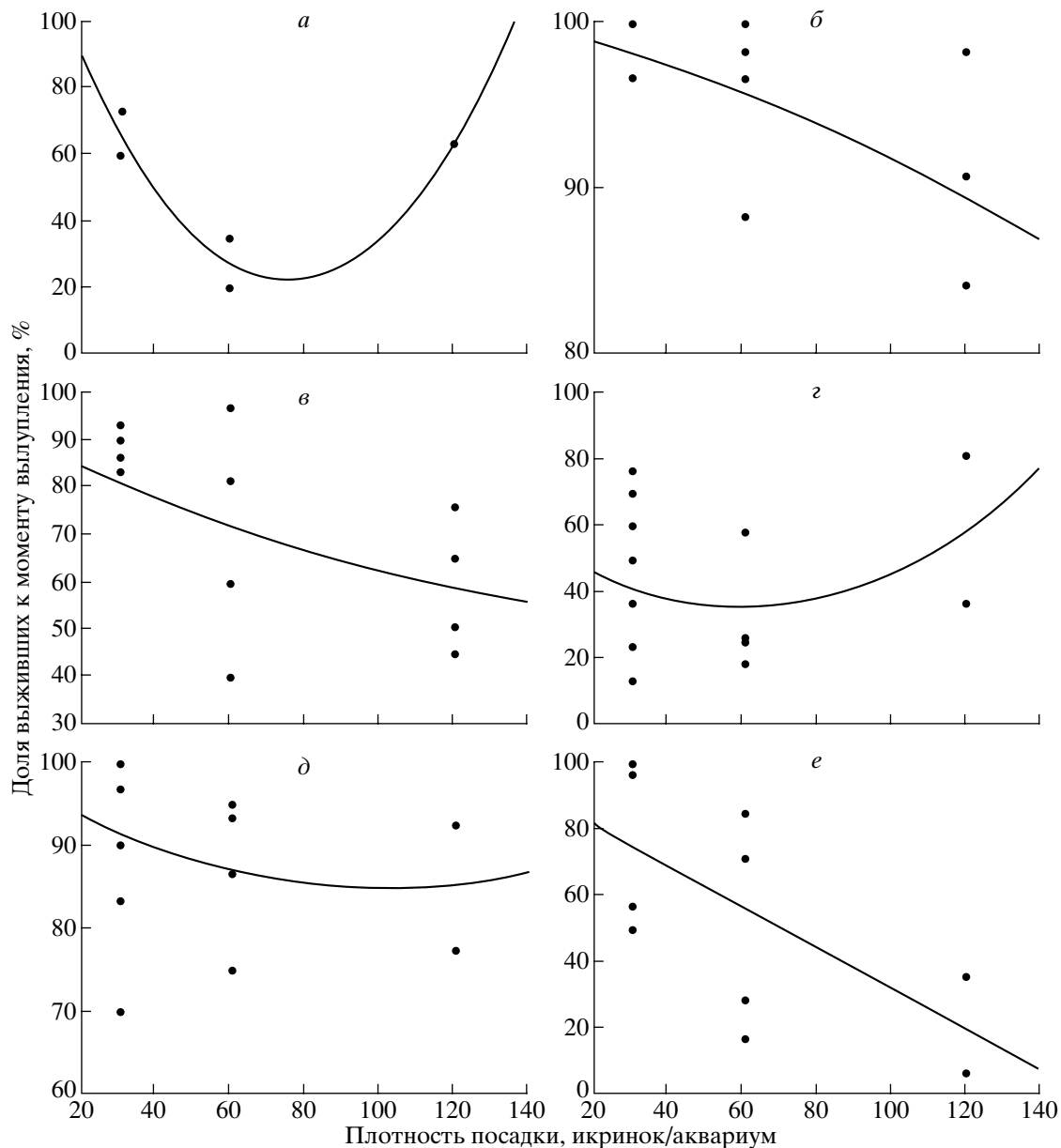
Рис. 3. Зависимость уровня развития эмбрионов от продолжительности развития (ч) по результатам экспериментов 2002 г.

ющимися икринками наступило одновременно (через 95 ч после посадки). Таким образом, эксперименты в 2002 г. выявили критические плотности, при которых развитие эмбрионов серой жабы становится невозможным, а опыты по одиночному выращиванию эмбрионов показали высокую синхронность развития эмбрионов и максимальную выживаемость (Dmitrieva, 2005), поэтому в 2003 и 2004 гг. эти условия развития эмбрионов не рассматривались.

Поскольку при плотности посадки от 30 до 120 икринок на аквариум (рис. 1) наблюдается немонотонная зависимость выживаемости эмбрионов серой жабы от плотности (рис. 4а), в последующие годы (2003 и 2004) исследования проводились в первую очередь в этом диапазоне. Как видно из этих данных (табл. 1), в большинстве кладок смертность тем выше, чем больше начальная плотность посадки икринок. В кладке № 2 2003 г. наблюдается некоторое искажение этой картины при малых плотностях, однако все

Таблица 1. Количество эмбрионов серой жабы, выживших к моменту выклева (доля от исходного количества, %) в 2003 и 2004 гг.

Год	№ кладки	Первоначальная плотность посадки (икринок на аквариум)						
		4	8	15	30	60	120	240
2003	1	100.00 ± 0	100.00 ± 0	98.33 ± 1.67	98.33 ± 0.96	95.83 ± 2.59	89.38 ± 3.37	71.46 ± 7.61
	2	87.50 ± 7.22	78.13 ± 10.67	80.00 ± 11.22	88.33 ± 2.15	69.58 ± 12.40	59.17 ± 6.96	53.65 ± 6.99
2004	1		46.67 ± 5.32	40.00 ± 5.96	42.92 ± 4.24	32.08 ± 5.93	59.58 ± 16.08	
	2		96.67 ± 1.03	93.33 ± 2.36	92.08 ± 3.77	87.50 ± 4.54	85.00 ± 7.50	
	3		90.42 ± 3.53	77.50 ± 5.27	75.42 ± 13.06	50.42 ± 16.51	21.25 ± 14.58	



**Рис. 4.** Зависимость доли выживших эмбрионов от начальной плотности посадки по результатам анализа методом линейной (Multiple Linear Regression) и нелинейной (Fixed Nonlinear Regression) регрессии (коэффициенты регрессии представлены в табл. 2 и 3): *a* – кладка № 1 2002 г., *б* – кладка № 1 2003 г., *в* – кладка № 2 2003 г., *г* – кладка № 1 2004 г., *д* – кладка № 2 2004 г., *е* – кладка № 3 2004 г.

различия смертности не достоверны и наблюдаются, очевидно, из-за небольшой выборки. Однако кладка № 1 2004 г. выбивается из этой картины. Как видно из табл. 1, смертность в этой кладке выше, чем во всех остальных, и зависимость смертности от плотности имеет немонокотный характер. Выживаемость при плотности 60 икринок на аквариум составляет  $32.08 \pm 5.93\%$  от начального количества и достоверно меньше ( $p < 0.05$ ), чем при плотности 30 и 120 икринок на аквариум ( $42.92 \pm 4.24\%$  и  $59.58 \pm 16.08\%$  соответственно). Таким образом, в диапазоне значений плотности

от 30 до 120 икринок на аквариум в кладке № 1 2004 г. наблюдается нелинейная зависимость выживаемости от начальной плотности (рис. 4г), т.е. в этой кладке тип зависимости от плотности такой же, как и в 2002 г.

Данные регрессионного анализа (Linear Regression) показывают, что зависимость выживаемости от начальной плотности посадки в четырех из шести кладок (обе кладки 2003 и кладки № 2, 3 2004 гг.) имеет линейный характер (табл. 2). В диапазоне значений от 30 до 120 икринок на аквариум зависимость выживаемости от плотности

**Таблица 2.** Параметры линейной регрессии для зависимости числа выживших в каждой кладке эмбрионов от начальной плотности посадки икринок на аквариум

Год	№ кладки	$r^2$	dF	$F$	Уровень значимости	Уравнение регрессии
2002	1	0.49	1.4	2.34	<b>0.20</b>	$V_{\text{ВЫЖ}} = -0.19V_0 + 61.08$
2003	1	0.71	1.26	64.77	$p < 0.05$	$V_{\text{ВЫЖ}} = -0.12V_0 + 101.45$
	2	0.36	1.26	14.81	$p < 0.05$	$V_{\text{ВЫЖ}} = -0.16V_0 + 86.34$
2004	1	0.01	1.52	0.21	<b>0.65</b>	$V_{\text{ВЫЖ}} = -0.06V_0 + 50.06$
	2	0.35	1.57	7.87	$p < 0.05$	$V_{\text{ВЫЖ}} = -0.12V_0 + 96.61$
	3	0.56	1.58	26.32	$p < 0.05$	$V_{\text{ВЫЖ}} = -0.62V_0 + 93.56$

Примечание. Модель  $V_{\text{ВЫЖ}} = aV_0 + b$ , где  $V_{\text{ВЫЖ}}$  – доля выживших в каждой кладке эмбрионов,  $V_0$  – начальная плотность посадки (количество икринок на аквариум). Жирным шрифтом выделены недостоверные уровни значимости.

**Таблица 3.** Параметры нелинейной регрессии для зависимости числа выживших в каждой кладке эмбрионов от начальной плотности посадки икринок на аквариум

Год	№ кладки	Вид зависимости	$r^2$	dF	$F$	Уровень значимости
2002	Кладка 1	$V_{\text{ВЫЖ}} = aV_0 + c$	0.49	1.4	2.34	0.20
		$V_{\text{ВЫЖ}} = aV_0^2 + bV_0 + c$	0.89	2.2	8.67	0.02
2004	Кладка 1	$V_{\text{ВЫЖ}} = aV_0 + c$	0.01	1.52	0.21	0.65
		$V_{\text{ВЫЖ}} = aV_0^2 + bV_0 + c$	0.06	2.51	1.54	0.06

Примечание.  $V_{\text{ВЫЖ}}$  – доля выживших в каждой кладке эмбрионов,  $V_0$  – начальная плотность посадки (икринок на аквариум).

**Таблица 4.** Уровень развития кладки серой жабы к моменту выклева в 2003 и 2004 гг.

Год	№ кладки	Первоначальная плотность посадки (икринок на аквариум)						
		4	8	15	30	60	120	240
2003	1	8.00 ± 0.00	8.09 ± 0.03	7.83 ± 0.06	7.57 ± 0.21	7.29 ± 0.10	6.86 ± 0.33	6.04 ± 0.41
	2	7.58 ± 0.05	7.58 ± 0.06	7.64 ± 0.23	7.36 ± 0.85	6.68 ± 0.28	6.48 ± 0.19	5.41 ± 0.19
2004	1		6.46 ± 0.43	5.28 ± 0.70	5.91 ± 0.43	5.14 ± 0.69	5.90 ± 0.90	
	2		6.01 ± 0.37	5.29 ± 0.66	5.88 ± 0.19	5.68 ± 0.40	5.67 ± 0.05	
	3		5.41 ± 0.41	4.78 ± 0.57	5.18 ± 0.78	5.63 ± 0.54	3.56 ± 2.32	

линейна (рис. 4б, 4в, 4д, 4е). Напротив, тип зависимости в кладке № 1 2004 г. и кладке 2002 г. отличается от линейной (табл. 2). Он лучше описывается нелинейными функциями, например квадратичной (табл. 3), и в диапазоне значений от 30 до 120 икринок на аквариум имеет точку перегиба (рис. 4а, 4з).

Уровень развития во всех кладках имеет монотонную зависимость от плотности посадки (табл. 4) – чем выше плотность, тем больше отстающих по развитию эмбрионов, тем ниже уровень развития или различия по этому показателю недостоверны. Таким образом, с увеличением плотности увеличивается количество отстающих в развитии эмбрионов, что сказывается на показателе “уро-

вень развития”. Разброс по стадиям с возрастанием плотности икринок также увеличивается.

Проведенные эксперименты продемонстрировали два вида зависимости выживаемости эмбрионов серой жабы от плотности икры на аквариум (рис. 5). В первом случае такая зависимость является монотонной, т.е. с увеличением плотности увеличивается и эмбриональная смертность. Этот вид зависимости имеют две кладки 2003 г. (рис. 4б, 4в) и две кладки 2004 (рис. 4д, 4е). Во втором случае зависимость выживаемости от плотности имеет выраженный немонотонный характер, возникает второй максимум выживаемости эмбрионов при повышенной (120 икринок на аквариум) плотности. Такой вид зависимости на-

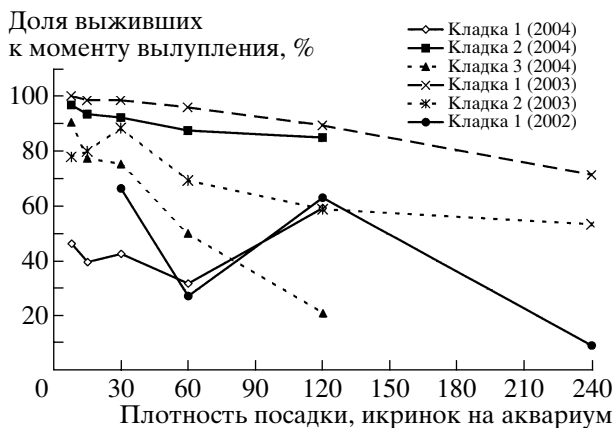


Рис. 5. Два вида зависимости выживаемости эмбрионов серой жабы от начальной плотности посадки икринок на аквариум по результатам экспериментов за 3 года.

блюдается в 2-х кладках: 2002 г. (рис. 4а) и 2004 г. (рис. 4з).

## ОБСУЖДЕНИЕ

У большинства видов бесхвостых амфибий с повышением плотности населения головастиков средние темпы развития и роста снижаются, а дисперсия по этим признакам увеличивается. Основное значение для изменчивости темпов роста и развития имеет эффект группы (Шварц и др., 1976). Существует также некоторая оптимальная плотность развития, при которой темпы онтогенеза максимальны, а дисперсия по скорости роста и развития минимальна. С повышением плотности населения средние темпы развития и роста снижаются, а дисперсия по этим признакам увеличивается.

Анализируя полученные результаты, можно сделать вывод, что в эмбриональном развитии *Bufo bufo* существуют две стратегии реакции на повышение плотности (рис. 5). В первом случае реакция на увеличение плотности икринок в ограниченном объеме воды ведет к увеличению смертности эмбрионов, и эта зависимость имеет монотонный характер. Во втором – при увеличении плотности икринок до определенного уровня наблюдается резкое уменьшение смертности среди развивающихся эмбрионов. Зависимость выживаемости от начальной плотности имеет не монотонный, а скорее пороговый характер, появляется второй пик повышенной выживаемости при повышенной плотности. Во втором случае общая смертность икринок в кладке достаточно высока – значительно выше, чем в первом случае. Таким образом, эти две группы кладок различаются по жизнеспособности, которая не обусловлена влиянием условий внешней среды. Так как условия в

экспериментах были идентичны для всех развивающихся кладок, можно предположить генетическую природу этих различий. В данном случае мы имеем дело с двумя стратегиями реакции на повышенную плотность популяции на ранних стадиях эмбрионального развития серой жабы. Для группы, использующей первую стратегию выживания, характерна более высокая выживаемость эмбрионов, однако с увеличением плотности увеличивается и эмбриональная смертность. Для группы, использующей вторую стратегию, при общем достаточно высоком уровне эмбриональной смертности, реакция на увеличение плотности не монотонна: выживаемость эмбрионов имеет второй пик уже при повышенной плотности. Таким образом, кладки с высоким уровнем эмбриональной смертности получают преимущество при повышенной плотности икринок.

Сбалансированный генетический полиморфизм – широко распространенное явление. Наличие двух или большего числа дискретных или плавно переходящих друг в друга генетически детерминированных морф обеспечивает популяциям возможность существования в колеблющихся условиях среды и (или) в условиях пространственной дисперсии микроусловий (Северцов, 2004). Возможно, что в данном случае мы имеем дело как раз с таким полиморфизмом, обусловленным изначально разными условиями развития кладок. Причиной его возникновения может служить эффект группы, которого на пассивных эмбриональных стадиях развития избежать невозможно. Например, смертность *Rana temporaria* в природных водоемах в разных частях скопления икры различается на порядок (Сулова, Северцов, 1985). Таким образом, условия развития икринок в разных условиях плотности влияют на их смертность и могут сказываться на развитии отдельных эмбрионов. С увеличением плотности икринок замедляются общие темпы развития всех эмбрионов, увеличивается количество тех, которые отстают в развитии, а также повышается изменчивость по темпам развития.

Размер кладок у серой жабы колеблется в достаточно больших пределах (Кузьмин, 1999), количество приемлемых мест для откладки икры ограничено, поэтому плотность икры как в разных водоемах, так и в пределах одного водоема сильно варьирует. Известно, что отбору на плодовитость препятствует увеличение эмбриональной смертности (Ляпков, Северцов, 1994), следовательно, для поддержания стабильного существования вида в условиях и пониженной, и повышенной плотности развития нужны дополнительные механизмы. Таким механизмом у серой жабы и может служить сбалансированный генетический полиморфизм по реакции на плотность.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Влияние плотности на темпы развития, а также смертность в онтогенезе амфибий обычно исследуют на личиночных стадиях развития, исключая из рассмотрения эмбриогенез. Данная работа является первым исследованием воздействия плотности на эмбриональные стадии развития серой жабы. Анализируя эмбриональную смертность и темпы развития серой жабы в зависимости от начальной плотности, удалось показать наличие сбалансированного генетического полиморфизма в раннем онтогенезе *Bufo bufo*. Реализуется два типа реакций на повышение плотности в эмбриогенезе: в первом случае реакция имеет монотонный характер, во втором – пороговый. В первом случае общая смертность в кладке ниже, чем во втором, однако при повышенной плотности развития икры преимущество получает второй тип. Ранее такой характер влияния плотности не был описан ни у одного вида *Anura*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (02-04-49230-а, 05-04-48701-а) и президента Российской Федерации (НШ-1825.2003.4).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ищенко В.Г., Щупак Е.Л., 1979. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* Niss. // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск. С. 49–74.
- Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Ляпков С.М., Северцов А.С., 1994. Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. Т. 73. № 1. С. 97–112.
- Северцов А.С., 2004. О причинах эволюционного стаза // Зоол. журн. Т. 83. № 8. С. 927–935.
- Северцов А.С., Сурова Г.С., 1995. Эффект группы как групповая адаптация // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 2. С. 80–91.
- Сурова Г.С., Северцов А.С., 1985. Гибель травяной лягушки (*Rana temporaria*) в раннем онтогенезе и вызывающие ее факторы // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 1. С. 61–71.
- Флякс Н.Л., 1981. Особенности размножения и развития *Bufo bufo asiaticus* на юге острова Сахалин // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР. С. 106–112.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г., 1976. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука. 152 с.
- Щупак Е.Л., 1982. Анализ изменчивости скорости роста и развития личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* Niss. // Вопр. внутривидовой изменчивости роста и развития амфибий. Свердловск. С. 3–19.
- Berven K.A., 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the Wood Frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. V. 71. P. 1599–1608.
- Brady L.D., Griffiths R.A., 2000. Developmental responses to pond desiccation in tadpoles of the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita* and *Rana temporaria*). Part 1 // J. Zool. V. 252. P. 61–69.
- Cawbar R., Gipouloux J., 1956. Table chronologique du développement embryonnaire et larvaire du crapaud commun *Bufo bufo* R. // Bul. biolog. France et de la Belgique. T. XC F2. Paris. P. 61–69.
- Dmitrieva E.V., 2005. The effects of density on mortality and development rate of the *Bufo bufo* eggs and tadpoles // Herpetologia Petropolitana. P. 130–133.
- Katzmann S., Waringer-Loschenkohl A., Waringer J.A., 2003. Effects of inter- and intraspecific competition on growth and development of *Bufo viridis* and *Bufo bufo* tadpoles // Limnologia. V. 33 (2). P. 122–130.
- Loman J., 1999. Early metamorphosis in experimental demonstration // Amphibia-Reptilia. V. 20. P. 421–430. – 2001. Intraspecific competition in tadpoles, does it matter in nature? A field experiment // Population Ecology. V. 43. P. 253–263. – 2003. Growth and development of larval *Rana temporaria*: local variation and countergradient selection // J. Herpetology. V. 37. № 3. P. 595–602.
- Smith D.C., 1983. Factors controlling tadpole populations of the Chorus Frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan // Ecology. V. 64. P. 501–510.
- Wilbur H.M., 1977. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica* // Ecology. V. 58. P. 206–209.

## THE INFLUENCE OF EGG DENSITY ON THE RATE OF DEVELOPMENT AND MORTALITY OF *BUFO BUFO* UNDER LABORATORY CONDITIONS

E. V. Dmitrieva

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia

e-mail: dmitrieva@aport.ru

Two kinds of interrelationships between the survival of embryos and the density of eggs in an aquarium was determined in experiments with *Bufo bufo* at its early stage of ontogenesis. In one case, the increased egg density caused the higher mortality of embryos. In the other case, such a dependence had a well-expressed pattern: the second maximum of the embryo survival was recorded at an elevated density – 120 eggs per 0.133 l of water. In the embryonal development of *Bufo bufo*, two variants of responses to the abundance of eggs were considered as two strategies of its survival at the elevated density are considered.