ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКОРОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ – 1985

### Н.Л. ИВАНОВА

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕГОЛЕТОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕМНОВОДНЫХ, ВЫРАЩЕННЫХ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ГРУППОВОЙ ПЛОТНОСТИ

Проблема роста и развития личинок амфибии привлекала внимание многих исследователей. К настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал по влиянию различных факторов (температуры, кислородного режима, освещенности, плотности популяции) на рост и развитие многих видов амфибии [5, 6, 14, 22, 29, 30]. Большое количество исследований посвящено изучению процессов роста и развития земноводных на первых этапах роста после метаморфоза [2, 10, 13, 16, 23, 27, 28, 31]. Однако до настоящего времени в литературе нет сведений об особенностях процессов морфогенеза у закончивших метаморфоз личинок амфибий в зависимости от конкретных условий, в которых происходило их развитие. Познание закономерностей органогенеза у сеголеток амфибии в зависимости от такого важного плотность фактора внешней среды как популяции на ранних этапах онтогенетического развития может иметь большое значение при изучении внутрипопуляционных явлений. Цель настоящего исследования состоит в том, чтобы содействовать решению этого вопроса.

# Материал и методика

В качестве объекта исследования использованы сеголетки следующих видов бесхвостых амфибий: остромордая лягушка Rana arvalis (Nilss), травяная лягушка Rana temporaria (L.), малоазиатская Rana macrocnemis (Boul.), обыкновенная жаба Вибо bufо (L.), дальневосточная жерлянка Bombina orientalis (Boul.), сирийская чесночница Pelobates syriacus (Boett.). В лабораторию была доставлена икра из водоемов Свердловской области, Кабардино-Балкарской АССР, Армянской ССР. Икра В. orientalis была получена в лаборатории от животных, доставленных из Уссурийского заповедника. В опытах использованы сеголетки остромордой лягушки из двух популяций: южной — Свердловской и северной — с п-ова Ямал.

Личинки развивались в аквариумах различного объема: три .личинки в 3 литрах воды — «тройки», одна личинка в 1 литре воды — «одиночки», десять в 3 литрах воды — «загущенные». Личинки сирийской чесночницы содержались в 10-литровых аквариумах по 3 и в 40-литровом аквариуме — 200. Температура, освещенность, режим кормления во всех вариантах опыта были одинаковыми. Наблюдения за ростом проводились в течение всего периода развития. По окончании личиночного развития, когда животные достигли 31-й стадии, они были разделены на несколько групп. Стадии развития определялись по П. В. Терентьеву [17]. Одна группа сеголеток подвергалась морфофпзиологпческому анализу сразу после метаморфоза, другие— через один, два и три месяца жизни на суше.

Методика содержания сеголеток подробно описана ранее Пястоловой и Ивановой [10].

В большой серии исследовании [3. 4, 18, 19], проведенных на птицах и млекопитающих, и основанных на применении метода морфофизиологических индикаторов, было показано, что любые изменения условий среды приводят к изменению размеров ряда органов и их функции. В своих исследованиях мы воспользовались методикой, описанной в работе С. С. Шварца. В. С. Смирнова. Л. Н. Добринского [21]. В качестве показателей использовали вес тела, вес печени, длину тела, длину кишечника. В случаях, когда было возможно, брались веса сердца и почки.

# Результаты и их обсуждение

Анализ морфофизиологических особенностей сеголеток, личиночное которых проходило в условиях «троек» (табл. 1), показал, что изменчивость относительного веса печени и длины кишечника у изучаемых видов лягушек невелика, несмотря на существенные различия размеров сеголеток. Так, например, вес тела сеголеток остромордой лягушки 226,3±12,41 .мг, малоазиатской —  $321,4\pm15,2$  мг, относительный вес печени соответственно  $51,3\pm2,4\%$ ,) и  $50,4\pm2,0$  ‰. Через месяц жизни на суше относительный вес печени падает и заметнее у сеголеток малоазиатской лягушки — 26,6 %, остромордой — 38,5, травяной — 37,0 %. В дальнейшем наблюдается постепенное возрастание относительного веса печени и перед зимовкой он достигает максимальной величины. Такие изменения относительных размеров печени наблюдаются у всех исследованных видов, особенно заметны они у сеголеток R. arvalis. Так, относительный вес печени у осенних сеголеток в 2,5 раза выше, чем у весенних. Относительная длина кишечника возрастает начиная с первого месяца жизни на суше и продолжает увеличиваться весь период роста сеголеток до зимней спячки. Это хорошо видно на примере дальневосточной жерлянки — у нее после метаморфоза относительная длина кишечника составляет  $142,4\pm2,4\%$ , через месяц жизни на суше  $-167,4\pm4,5\%$ , через два месяца -  $213,6\pm6,2\%$ , еще через месяц -  $221,3\pm3,6\%$ .

Таблица І

Морфофизиологические показатели сеголеток, выращенных в условиях малой плотности

условия опыта		a .		Вес тела, мг		ď	-	Длина тела, им	1	c,	=	Иидеке печени, %«		ď		Пидекс кипечинка, %6	ځ
								R. art	arvalis	s							
-=		30	-	226,3±12,4	_ 13	29.5	_	13.0±0.2 17.8±1.2		- 5. - 5. - 5.	_	2.1 .2.1		25.9	_	4	8
=≥		2=		164,0±85.4 826,1±58,3	Tr.	15,5	1.19-	23,6±0,5 19,0±0,5		6,3 5,5		129,7 ± 5,6 113,1 ± 6,0		13.2		191,3±5,8 141,9±5,5	9.2
								R. femporaria	0,00	iria.							
-=	-	55	_	238.2±10.7 507,6±20,9		15.9	_	13,5±0,2 18,5±0,3	_	6.2	_	49,3±2,5 37,0±1,8	_	18,5	-	127,6±4,2 152,2±2.6	6.13
								R. maci	LOCA	macrocnemis							
-=	_	20		321,4±15,2 396,5±33,8	_	35,1	_	15,1 ± 0,2 15,5±0,4		7,5	_	50.4±2.0 26.6±1.0	_	18.4	_	112.6±3.2 142,1±4.2	220
								B. 1	ofnq								
-=	_	20	_	151.8±8.4 180.1±11.7	_	20.7	_	11,9±0,3	_	9.6	-	57.7±2.4 30,3±0.8	_	16.0		137,7±7,3 192,0±4,1	18,5
								B. orientalis	ente	lis							
-=	_	20	-	290,8±8,5		12,7	-	14,2±0,15	_	6.4	-	61,6±1,6	-	9.13	_	142,4±3,4	7
=≥	-	27		597,8±38,4		32,8		18,4+0.9		21- × €		68,9 1 3,5	-	26,3		213,616.2	0.41

1 - сеголетки после метаморфоза, 11 - через месяц после метаморфоза, 111 - перед энмовкой, 1V - после зимовки.

Одновременно снижается и коэффициент вариации этих показателен. Снижение коэффициента вариации относительных размеров свидетельствует о том, что животные, уходящие на зимовку, представляют однородную в физиологическом отношении группу. Аналогичные результаты были получены Е. Л. Щупак [23] на сеголетках остромордой лягушки в природных популяциях. У представителей других исследованных нами семейств — Pelobatidae, Discoglossidae, Bufonidae наблюдается подобная картина изменения интерьерных показателей. Обращают на себя внимание относительные размеры внутренних органов у дальневосточной жерлянки. При практически разных размерах тела с лягушками у них значительно выше индекс печени и относительная длина кишечника, а вариабельность этих показателей ниже по сравнению с сеголетками лягушек (см. табл. 1).

Известно, что выживаемость лягушек в период зимней спячки связана с Мы запасанием ИМИ питательных веществ. попытались проследить, затрагиваются энергетические ресурсы во время зимовки и, что особенно важно, в каком состоянии они оказываются в первые дни после зимней спячки. В этом опыте было использовано 14 сеголеток R. arvalis. Животные с 20 октября по 1 апреля содержались при температуре 3 — 5  $^{0}$ C, первоначальный вес их был равен 1159.3±74,9 мг. За период опыта погибло 3 сеголетки. Вес перезимовавших животных 826,1±58,3 мг. Анализ проведенных морфофизиологических исследований показал, что у перезимовавших сеголеток снижался не только вес тела, но и относительный вес печени с 129,7±5,6 до 113,1±6,0 ‰, а также длина кишечника осенью  $191,3\pm5,8$ . весной —  $140,9\pm5,5$ %. Эти данные свидетельствуют о том, что за период зимней спячки происходит трата питательных веществ, но животные вполне жизнеспособны. Результаты исследований, проведенных ранее на сеголетках R. arvalis [10] показали, что в первый после пробуждения месяц, в росте животных наблюдается период покоя, когда они не растут. Затем наступает период интенсивного роста и за следующий за ним месяц животные увеличиваются с 1460±360 до 2558±540 мг. Результаты, полученные в лабораторных условиях, хорошо согласуются с данными Е. Л. Щупак [23]. В природных популяциях остромордой лягушки за зимний период наблюдается снижение веса тела особи с 906,36±35,12 до  $820,54\pm25,32$  мг, относительный вес печени у весенних лягушат меньше —  $67.62\pm$ 1,58 ‰. чем у осенних — 104,0±2,65. О снижении процессов жизнедеятельности у лягушек во время зимнего сна говорят и результаты исследований других авторов [1, 7].

Многочисленные эксперименты на личинках различных видов амфибий показали, что процессы роста и развития определяется тем химическим фоном, который создается в результате жизнедеятельности самих организмов [15, 22, 24, 25, 26].

Таблица 2 Морфофизиологические показатели сеголеток R. arvalis

omuta	Вес теля, мг	c <sub>v</sub>	Длина тела, мм	C <sub>t</sub> .	Индекс печени. "ов	Cv	Индекс кишеннка, *,	Cv
	Норм	альная	плотность	(Сверд	ловская по	пуляц	ня)	
1   30	$226.3 \pm 12.4$ $483.8 \pm 49.1$	$ ^{29.5}_{32,1} $	$13.0 \pm 0.2$ $17.8 \pm 1.2$	$\begin{vmatrix} 8,1 \\ 22,6 \end{vmatrix}$	$51.4 \pm 2.5$ $38.5 \pm 3.0$	$\begin{vmatrix} 25.9 \\ 24.6 \end{vmatrix}$	$122.4 \pm 1.8 \\ 167.4 \pm 8.4$	8,2 16,0
	Выр	ащены	в условиях	один	эдоэ олонис	ржани	я	
$\begin{bmatrix} 1 &   & 11 &   \\ 11 &   & 21 &   \end{bmatrix}$	254.1±15.3 655.0±77.0	19.0  $ 52.6 $	$13.5 \pm 0.2$ $18.3 \pm 0.06$	$ _{15,2}^{6,9} $	$66.5 \pm 2.7$ $49.5 \pm 3.5$	13.0  31.4	$105.5 \pm 1.8 \\ 149.2 \pm 8.5$	$\frac{5.4}{25.5}$
			Повышени	ая пло	огность			
I   14 11   20	$172.1 \pm 12.3 477.3 \pm 56.2$	$\begin{vmatrix} 25.9 \\ 51.3 \end{vmatrix}$	$12,14\pm0,3$ $17,2\pm0,6$	10,7 16,5	$57.9 \pm 2.1$ $47.4 \pm 3.0$	$ ^{13,3}_{27,9}$	$^{126,6\pm3.9}_{149,8\pm5.4}$	11,2
	Hop	мальная	плотность	(Ямал	ьская попу.	ляция		
$\frac{1}{11} \begin{vmatrix} 20 \\ 6 \end{vmatrix}$	178.5±8.8 423.8±36.	21.6	$11.9 \pm 0.1$ $16.5 \pm 0.5$	6.7	58.4±1.1 65.1±5.3	6.7	$113.3 \pm 2.0 \\ 201.6 \pm 3$	7,7 3,3

сеголетки после метаморфоза, 11 — через месяц после метаморфоза.

На личинках *R. arvalis* [8] установлено, что продукты их жизнедеятельности оказывают влияние не только на рост и развитие личинок, но и на морфофизиологические показатели сеголеток. С.Л. Пятых [11] показал, что плотность популяции головастиков оказывает влияние на относительные и абсолютные размеры мозга. Однако в литературе нет сведений о влиянии условий развития головастиков на особенности роста и процессы морфогенеза закончивших метаморфоз животных. Это и определило задачу на следующем этапе исследований.

Личинки остромордой лягушки развивались в условиях различной плотности: одна личинка в литре воды, три и десять личинок в 3-х литровых аквариумах. Эти эксперименты еще раз подтвердили зависимость размеров закончивших метаморфоз животных от плотности экспериментальных популяций, В условиях «троек» вес метаморфизировавших животных равен  $226,3\pm12,4$  мг, в аквариумах повышенной плотности —  $172,1\pm12.3$  мг и в условиях одиночного содержания — 254 мг.

Приведенные в табл. 2 данные по относительному весу печени, индексу кишечника также свидетельствуют о зависимости этих показателей от плотности экспериментальных колоний. Так, относительный вес печени у сеголеток, проходивших личиночное развитие в условиях одиночного содержания, оказался намного выше и составил 66,5±2,7‰.

У животных, развитие которых проходило при незначительно повышенной плотности, индекс печени равен — 57,9 ‰. В условиях «троек» — 51,3%. Наблюдаются отличия и по длине кишечника (см. табл. 2). Различия по этим показателям у животных из популяций разной плотности гораздо больше, чем между представителями разных видов. Часть животных из всех вариантов опыта содержалась в одинаковых условиях в кристаллизаторах. Через месяц вес сеголеток из «троек» увеличился до 483,8±49,1 мг, у «одиночек» до 655.0 — 77,0 мг. Наибольшую скорость роста имели животные, личинки которых развивались в условиях незначительной плотности, относительный прирост составил 93,9 %,.

Анализ проведенных морфофизиологических исследований показал, что у всех подопытных животных относительный вес печени падает, относительная длина кишечника возрастает. Результаты этих исследований согласуются с данными С.Л. Пятых [12], полученными на сеголетках *R. arvalis*, личинки которых развивались в природных водоемах. Показано, что в условиях повышенной плотности у вышедших из воды лягушат индекс печени в 1,5 раза выше, чем в условиях малой плотности.

Аналогичные опыты были поставлены и на представителях далеких в таксономическом отношении животных — сем. Pelobatidae сирийской чесночницы. Проведенные морфофизиологические исследования показали, что хотя животные из загущенных популяций имеют значительно меньшие размеры, индекс печени у них достаточно высок — 42.0-1.5%. индекс почки —  $6.9\pm0.3\%$ . У животных из аквариумов малой плотности соответственно: 41,52±1,8 и 5,9±0.1 Через 2.5 месяца жизни на суше размеры и вес животных обеих групп сравнялись. При этом животные популяций обладали несколько большими энергетическими загущенных (индекс печени 37.4±1,4% против  $33,2\pm2,4\%$ индекс кишечника соответствено: 263.4±7,7 и 193.2±5.0 %.). Часть животных этих популяций оставалась в личиночном состоянии в течение 429 дней и закончила метаморфоз только весной следующего года. Вес метаморфизировавших животных 2116.0 — 323,5 мг, длина тела  $27,0\pm0,4$  мм. индекс кишечника  $156,5\pm10.5$  %,. сердца 5.4—1.2. почки  $9.8\pm1.5$ % (табл. 3). Обращает внимание очень высокий индекс печени 67,7±9,9‰ против  $42.0\pm1,5\%$  у весенних.

Известно, что арктические виды амфибий способны тонко регулировать физиологические процессы. При снижении температуры окружающей среды у них повышается скорость синтеза жиров, а активность амилаз поджелудочной железы сохраняется на прежнем уровне [20]. Коэффициент утилизации потребленного корма у головастиков северных амфибий достоверно выше, чем более южных [9]. В связи с этим интересно было проследить за процессами морфогенеза северных амфибий.

Таблица 3 Морфофизиологические показатели сеголеток *P. syriacus*, личинки которых развивались в условиях различной плотнести

Усло- вия опыта	n		Вес тела, мг	C <sub>v</sub> .	Длина тела. мм	c,	Индекс печени. °/оо	C <sub>v</sub>
			Hop	мальная	плотность			
11 111	15 10 10		$3108.4 \pm 166.9$ $3362.0 \pm 390.9$ $3623.0 \pm 245.5$	$\begin{bmatrix} 20.0 \\ 34.8 \\ 20.3 \end{bmatrix}$	$27.2\pm0.5$ $27.6\pm0.9$ $30.9\pm0.7$	7,5 9,9 6,7	$41.5\pm1.8$ $32.8\pm3.4$ $33.3\pm2.3$	
			Пов	ышенная	н плотность			
11	11 10	1	$1974.5 \pm 48.9$ $3243.0 \pm 203.9$	7,8	$25.6 \pm 0.3   28.4 \pm 0.6  $		$42.0 \pm 1.6$ $37.4 \pm 1.4$	
			Сеголетки из	перезимо	окол хишява	вастико	В	
Ţ	5		2116,0±323,5	5,8	27,0±0,4	3,5	67,8±10.0	32,0
Усло- вия втыпо	n		Индекс кишеч- ника, %	c, ,	Индекс сердца, °/00	C'.	Индекс почки, <sup>0</sup> /00	C <sub>v</sub>
	-10-5		Нор	мальная	плотность			
11 111	15 10 10		$198.4 \pm 11.6$		$\begin{array}{c c} 4.1 \pm 0.1 \\ 3.7 \pm 0.2 \\ 4.0 \pm 0.1 \end{array}$	10.4 17.4 7.9	$5.9 \pm 0.5$	10 23 15
			Пов	ышенная	плотность			
11	11 10				$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	28.4   9.4	$\begin{array}{c c} 6.9 \pm 0.3 \\ 5.4 \pm 0.2 \end{array}$	14.5 11.8
			Сеголетки из г	перезимо	вавших голо	вастико	В	
I	5	1	156,5 ± 10,6   1	5,1	5,4±1,2	49,8	9,85±1,6	31,7

I — сеголетки после метаморфоза, II — через месяц после метаморфоза, III — перед вимовкой.

Результаты морфофизиологических исследований показали (см. табл. 2), что вес закончивших метаморфоз животных северной популяции значительно ниже — 178.5±8,8 мг по сравнению с сеголетками Свердловской популяции — 226,3±12,4 мг, но интерьерные показатели выше: индекс печени 58,4±1,1 против 51,3±2,4‰ у «южной». Через месяц сеголетки северной популяции достигли веса 423,8±36,1 мг, относительный прирост составил 81,4%. и в отличие от «южных» сеголеток относительные размеры печени и кишечника также возросли.

#### Выводы

Таким образом, проведенные исследования показывают, что в абсолютно идентичных условиях лабораторного эксперимента у всех сеголеток амфибий, относящихся к разным семействам (за исключением северной популяции *R. arvalis*) в

первый месяц после метаморфоза наблюдается снижение относительного веса печени, относительная длина кишечника возрастает. По-видимому, в этот период увеличение веса тела значительно превышает скорость роста внутренних органов. В дальнейшем скорость роста падает, относительные размеры внутренних органов увеличиваются. К периоду зимней спячки относительный вес печени достигает максимальной величины. В зимний период происходит незначительная трата питательных веществ.

У сеголеток *R. arvalis* из северной популяции в первый месяц жизни на суше сохраняется высокая скорость роста тела и внутренних органов. Более высокая скорость роста и способность к накоплению питательных веществ у сеголеток северных амфибий по сравнению с «южными» популяциями свидетельствуют об особой приспосабливаемое северных популяций амфибий к условиям короткого лета.

Метаболический фон, создаваемый в результате жизнедеятельности личинок, обладает своеобразным эффектом последействия, определяющим морфофизиологические особенности вышедших из воды сеголеток. Этот эффект сохраняется довольно долго после завершения метаморфоза. Сеголетки из популяций высокой плотности после метаморфоза оказываются значительно меньших размеров, но обладают большими по сравнению с «нормой» энергетическими резервами. Условия развития личинок приводят к существенным различиям между формами одного вида.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1. Банников А.Г. Экологические условия зимовок травяной лягушки в Московской области. В сб.: Научные студенческие работы МГУ. М., 1940, с. 16 17.
- 2. Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 1956. с. 89 102.
- 3. Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, с. 57 65.
- 4. Добринский Л.Н. Органометрия птиц Субарктики и Западной Сибири: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1966.
- 5. Ирихимович А.И. Влияние света на скорость развития головастиков *R. temporaria*. Докл. АН СССР, 1947, т. 55, с. 177 180.
- 6. Полушина Н.А. Размножение пятнистой саламандры (*S. salamandra* L.) и его зависимость от внешней среды.— Зоол. ж., 1966, т. 14, **c** 144 146.
- 7. Пегель В.А., Попов Ф.Г. Влияние температуры на пищеварение холоднокровных позвоночных животных.— Труды Биол. ин-та при Томском ун-те, 1937, с. 4.
- 8. Пястолова О.А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* Nilss. на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток. Экология, 1971, № 3, с. 59 63.
- 9. Пястолова О.А., Иванова Н.Л. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях. В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с, 13 31.
- 10. Пястолова О.Д.. Иванова Н.Л. Постметаморфический рост животных В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1979, с. 88 101.
- 11. Пятых С.Л. Влияние плотности личиночного развития на морфологию мозга сеголеток остромордой лягушки в природе. Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977, с. 46 47.

- 12. Пятых С.Л. К сравнительной характеристике морфологии мозга на примере микропопуляции остромордой лягушки. В кн.: Экспериментальные исследования внутрипопуляционной изменчивости. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 20 26.
- 13. Пикулик М.М. О некоторых морфофизиологических особенностях сеголеток бесхвостых амфибий в зависимости от плотности развития личинок.— В кн.: Вопросы естествознания. Минск: Наука и техника, 1978, c, 58.
- 14. Романцева С.Д. Некоторые данные о развитии бесхвостых амфп-б'н:" в условиях эксперимента. В сб.: Материалы III Зоологической конференции педагогических институтов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 58 61.
- 15. Роус С, Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— Сб.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964 с. 263 276.
- 16. Смирина 3.М. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек *Rana temporaria* в первые годы жизни.— Зоол. ж.. 1980. т. 59. вып. 12. с. 1831—1840.
  - 17. Терентьев П.В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950, с. 62.
- 18. Шварц С.С. К биологии амфибий за Полярным кругом.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР. 1959. вып. 1. с. 393 395.
- 19. Шварц С.С. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных.— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 6, с. 804 819.
- 20. Шварц С.С. Влияние температуры на активность амилаз северных амфибий. Докл. АН СССР, 1968, т. 179., № 5. с. 1227 1228.
- 21. Шварц С.С. Смирнов В.С, Добр и неким Л II. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968, с. 132 173.
- 22. Шварц С.С, Пястолова О.А., Добринская Л.Д., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976, с. 117 151.
- 23. Щупак Е.Л. Экология и биологическая продуктивность популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss.: Автореф. дис.... канд. биол. наук, Свердловск, 1970, с. 5 18.
- 24. Berger L. The effect of inhibitory agents in the development of green-frog tadpoles. Zool. Pol., 1968, vol. 18, p. 381 390.
- 25. Guyetant R. Consequences de l'effect do groupe chez le tetard d'Alytes obstetricians Laur. Variations ponderales et structurales au niveau du feie.— Z. Anat. und Entwickluggesch., 1973. Bd 140. N 2, S. 173 186.
- 26. Gromko M.H., Mason F.S., Swith Gill S. J. Analysis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpoles.—Y. Exp. Zool., 1973, v. 116, p. 63 71.
- 27. F1indt R., Hemmer H. Vergleichende Untersuchungen uber das Larval und Postmetamorphose Wachstum von *Bufo calamita* Laur., *Bujo viridis* Laur. unrd deren Bastarden.— Z. wiss. Zool. 1970, Bd 181, N 3 4, S. 317— 330.
- 28. Loman J. Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilss. and *R. temporaria* L. in South Sweden Ekol. pol., 1978, vol. 26, N 2, p. 287—296.
- 29. Licht L.E. Breeding habits and embryonic thermal requerements of the frogs, *Rana aurora* and *Rana pretiosa pretiosa*, in the Pacific Northwest. Ekology, 1971, vol. 52, N 1, p. 116-124.
- 30. Kuramoto M. Thermal tolerance of frog embrynos as a function of developmental stage.—Herpetologica, 1978. vol. 34. N 4, p. 417 422.
- 31. Turner F.B. Postmetamorphic growth in anurans. Afner. Midland Naturalist, 1960, vol. 64, N 2, p. 327—338.