

ВЛИЯНИЕ pH СРЕДЫ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ И РАЗВИТИЕ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ САХАЛИНА

Н. Л. Флякс

Днепропетровский государственный университет
Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

У большинства амфибий оплодотворение, набухание яйцевых оболочек и эмбриональное и личиночное развитие происходит в воде, поэтому важно выяснить влияния pH и температуры воды на устойчивость эмбрионов и личинок к критическим условиям среды.

В весенне-летний период 1978 года на юге острова Сахалин мною были проведены исследования по влиянию этих факторов на развитие трех видов бесхвостых амфибий: дальневосточной лягушки (*Rana chensinensis*), сибирской лягушки (*Rana amurensis*) и дальневосточной жабы (*Bufo gargarizans*).^{*} Эти виды размножаются в апреле—мае в лужах, во временных отштуровавшихся водоемах ольшаниковых и каменисто-березовых лесов долин рек, в постоянных заболоченных водоемах лиственничных, елово-пихтовых, елово-широколиственных и елово-каменноберезовых кустарниковых лесов, в серых источниках, а также в мелководных канавах и рыболовных прудах. Временные водоемы на Сахалине появляются весной при наполнении впадин и ям дождем и остатками талой воды, а также при паводках; при повышении температуры воды летом они пересыхают. Обильное снеготаяние, весенние дожди (приводят к понижению pH в водоеме) и повышение температуры воды и воздуха провоцируют массовые миграции амфибий от мест зимовок к местам размножения и начало спаривания. Таким образом, лягушки и жабы непосредственно подвергаются воздействию pH и температуры среды.

На юге острова в антропогенных участках многие водоемы подвержены бытовому и сельскохозяйственному загрязнению или представляют собой скопления сточных вод. В некоторых из них достигается высокая плотность эмбрионов и личинок амфибий, особенно *Rana chensinensis*, хотя у потомства этого вида в таких водоемах были обнаружены аномалии. Обилие пищи для личинок (водоросли и беспозвоночные) и большое количество убежищ (высокая степень естественного зарастания) — причины поддержания высокой плотности амфибий в загрязненных водоемах. Личинки лягушек более чувствительны к загрязнению среды, чем потомство жаб (*Bufo gargarizans*). Дальневосточная лягушка — самый массовый вид среди бесхвостых амфибий на юге острова, однако численность ее в таких биоценозах понижается.

В водоемах, где развивались икра и личинки обоих видов лягушек, pH колебался в пределах 4.5—7.2, а там, где развивалось потомство жаб, от 5.0 до 7.2. Некоторые амфибии размножаются, когда водоемы еще частично покрыты льдом и температура воды близка к +1°С. К моменту вылупления личинок температура воды в этих водоемах достигает до 8—19°. В течение всего периода развития температура воды колебалась от 2.7 до 26.5°.

Материал и методы

В водоемах, где размножались амфибии, собирались свежее отложенные кладки икры и объемно-весовым методом подсчитывалась плодовитость. Примерно половина или третья часть любых трех кладок (в каждом исследуемом водоеме) переносилась

в небольшие садки, изготовленные из капронового сита. Садки устанавливались в тех же водоемах недалеко от берега. Ежедневно подсчитывалось количество погибших эмбрионов и личинок в каждом садке, что позволило определить на конкретных стадиях развития (по Терентьеву, 1950) процент смертности от отложенных яиц для каждого вида в исследуемых водоемах. Для выяснения скорости развития периодически брались пробы на 2, 3, 10, 13, 20, 21, 27, 29 и 31 стадиях. Анализы воды были сделаны благодаря любезности сотрудников лаборатории аналитической химии Сахалинского геологического управления. pH воды измерялся pH-метром с точностью до 0.1. Вода для анализов отбиралась в трех водоемах, где размножались *Rana chensinensis*, в четырех местах размножения *Rana amurensis*, в двух, где размножались *Bufo gargarizans*, и в одном водоеме, в котором совместно обитали жабы и *Rana chensinensis*. Температура воды измерялась с точностью до 0.1°С в садках через каждые 2—3 часа в течение суток, что позволяло определить среднесуточные температуры воды в каждом исследуемом водоеме.

Результаты

Выживаемость в эмбриональный и личиночный периоды развития

На рис. 1 показана эмбриональная и личиночная смертность при разных значениях pH и температуры воды. Наиболее высокая смертность эмбрионов *Rana chensinensis* наблюдалась в период от стадии первого дробления до стадии гаструлы: 1.4—3.5% (накопленный процент смертности от отложенных яиц на стадии гаструлы 2.7—6.5%). В период между стадиями гаструлы и нейрулы погибло от 0.3 до 1.1% эмбрионов (3.0—7.6% от стадии нейрулы). Наиболее низкая смертность за весь период эмбрионального развития дальневосточной лягушки наблюдалась от стадии нейрулы до вылупления личинок (от 0.6 до 1.0%). В течение эмбрионального развития смертность достигла 3.6—8.5%. Наиболее благоприятные условия среды способствовали вылуплению более 96% потомства этого вида (рис. 1).

Для обоих видов лягушек уже на первых этапах личиночного развития (стадии разветвления наружных жабр и перехода к активному питанию) характерно резкое повышение смертности. Для дальневосточной лягушки смертность возросла от 3.6—8.5% (на стадии вылупления) до 16.6—23.6% (на данной стадии). На последующих этапах смертность личинок постепенно возрастала и к моменту окончания метаморфоза в разных водоемах достигла 18.6—26.7%. Перед окончанием метаморфоза (между 29 и 31 стадиями) она наиболее низка (0.2—0.3%). В течение всего личиночного развития погибло от 14.8 до 18.2% личинок дальневосточной лягушки.

По выживаемости в эмбриональный и личиночный периоды развития *Rana amurensis* занимает промежуточное положение между *Rana chensinensis* и *Bufo gargarizans*. Смертность этого вида несколько выше, чем дальневосточной лягушки, за исключением стадии гаструлы: от стадии первого дробления до стадии гаструлы смертность эмбрионов составила 0.8—2.8% (накопленный процент смертности от отложенных яиц на стадии гаструлы 3.5—6.4%). Между стадиями гаструлы и нейрулы погибло 0.6—2.0% эмбрионов сибирской лягушки (4.3—8.4% от стадии нейрулы), от стадии нейрулы до вылупления смертность составила 0.9—1.6%. В ходе эмбрионального развития погибло 5.2—10.0%. В более благоприятных условиях водоемов успешно вылупились и продолжали дальнейшее развитие 94.8% личинок. После вылупления смертность *Rana amurensis* возросла от 5.2—10.0% (на стадии вылупления) до 20.8—28.3% (на стадии разветвления наружных жабр и перехода к активному питанию). В период между

^{*} Номенклатура и таксономическое положение этих форм приводятся в соответствии с работами Боркина (1975, 1984) и Боркина и Рошина (1981).

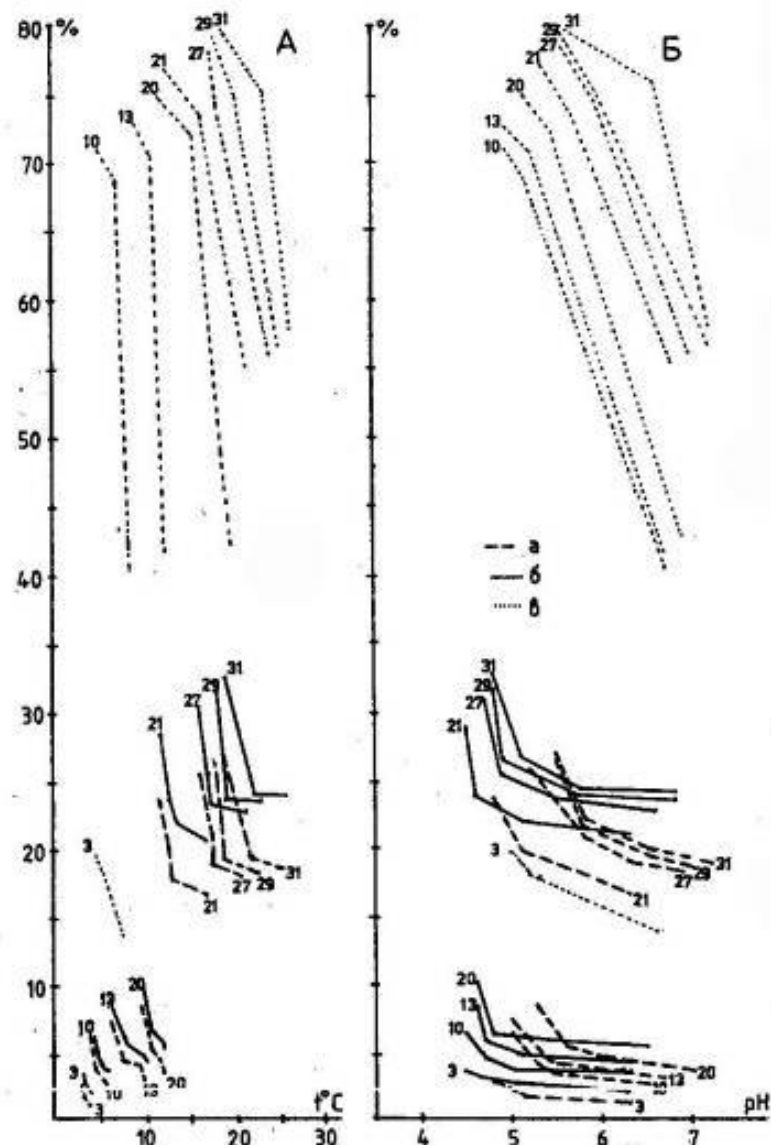


Рис. 1. Смертность (%) эмбрионов и личинок трех видов амфибий на юге Сахалина при разных значениях температуры воды (А) и pH (Б).
а — *Rana chensinensis*, б — *Rana amurensis*, в — *Bufo gargarizans*, 3—31 — стадии развития (по Терентьеву, 1950).

29 и 31 стадиями наблюдалась наиболее низкая смертность (0.3—1.1%). В течение личиночного развития погибло 18.2—22.7%. За весь период эмбрионального и личиночного развития сибирской лягушки гибель достигла 23.8—32.7% особей.

Для *Bufo gargarizans* характерна высокая смертность эмбрионов и личинок. Уже до стадии первого дробления прекратили развитие от 13.7 до

19.8% эмбрионов. Между стадиями первого дробления и гаструлы смертность достигла 26.6—51.0% (накопленный процент смертности от отложенных яиц на этой стадии — 40.3—70.8%). В дальнейшем наблюдалось сравнительно небольшое повышение смертности: 1.3—2.1% между стадиями гаструлы и нейрулы (41.6—72.9% от стадии нейрулы) и 0.7—1.9% между стадиями нейрулы и вылупления. Личиночного развития не достигли от 42.3 до 74.8% эмбрионов. При переходе к личиночным стадиям развития у жаб, в отличие от лягушек, наблюдается постепенное повышение смертности в двух из трех исследуемых водоемах (рис. 1). Так, смертность личинок возросла от 42.3—74.8% (на стадии вылупления) до 55.1—76.8% (на стадии разветвления наружных жабр и перехода к активному питанию). В личиночный период для жаб характерна более низкая смертность, чем для лягушек. Как и у лягушек, наиболее низкая смертность у жаб наблюдалась перед завершением личиночного развития (0.4—0.7%). За весь период личиночного развития погибло от 3.4 до 15.6% личинок дальневосточной жабы, что значительно меньше, чем в эмбриональный период. Успешно завершили развитие и благополучно вышли на сушу от 20.2 до 42.1% сеголеток *Bufo gargarizans*.

Условия среды в водоемах были различны для каждого вида. Для *Rana chensinensis* наиболее благоприятными для эмбрионального развития можно считать значения pH 6.3—7.0 при температуре воды 3.4—11.6° С. В этих условиях в период между стадиями первого дробления и вылупления смертность составляла 2.3% эмбрионов. В водоеме с pH ниже на 1.5—1.7 единиц и средней температурой воды ниже на 0.9—2.4° С смертность возрастает до 5.5%. (В этот же период (между первым дроблением и гаструляцией) при наиболее низких значениях pH и средних температурах воды наблюдается самая высокая смертность эмбрионов дальневосточной лягушки.) Повышение pH и температуры воды перед вылуплением соответствовало наиболее низкой смертности между стадиями нейрулы и вылупления (рис. 2). (При равных значениях pH (5.0) на стадиях гаструлы и нейрулы в одном из водоемов, но при повышении средней температуры воды с 3.6° (стадия гаструлы) до 5.7° С (стадия нейрулы) смертность эмбрионов дальневосточной лягушки повысилась на 1.1%. При значительном повышении pH и средней температуры воды на стадиях эмбрионального развития смертность эмбрионов этого же вида лишь незначительно понижалась.)

В личиночный период развития наиболее благоприятные условия среды для этого вида соответствовали значениям pH 6.3—7.2 при средней температуре воды 16.4—24.8° С. При этом в период от вылупления личинок до окончания метаморфоза погибло 16% потомства. В других условиях (pH ниже на 1.5—1.7, средняя температура воды ниже на 5.0—6.3° С) в этот период смертность оказалась выше (18.2%). Уже в период перехода от эмбриональных к личиночным стадиям развития при понижении pH в водоемах на 0.5—0.7 единиц, что почти соответствовало значениям pH, при которых начиналось эмбриональное развитие, смертность личинок резко возрастала; при этом средние температуры в водоемах повышались.

В дальнейшем при постепенном повышении pH и средней температуры воды вплоть до окончания метаморфоза смертность личинок на всех последующих стадиях развития возрастала на 1.2—1.9% в период от 21 до 27 стадий, на 0.4—0.9% между 27 и 29 стадиями и на 0.2—0.3% между

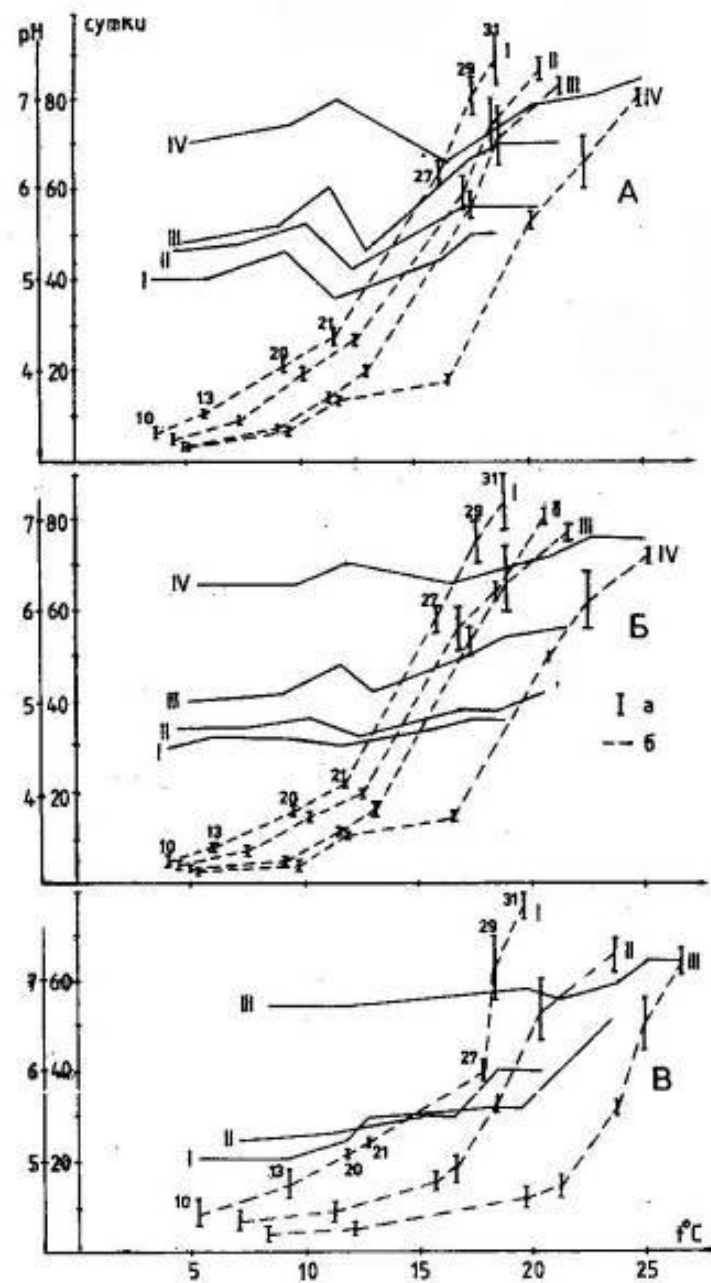


Рис. 2. Влияние среднесуточных температур и pH воды на скорость эмбрионального и личиночного развития амфибий в разных водоемах юга Сахалина. А — продолжительность развития (сутки). Б — средняя продолжительность развития. 10—31 — стадии развития (по Терентьеву, 1950). I, II, III и IV — водоемы (значения pH и температуры воды).

29 и 31 стадиями. Повышение pH до 5.5—7.2 и средней температуры воды до 18.5—24.8° С перед окончанием метаморфоза соответствовало самой низкой смертности. Однако в этот период при равных значениях pH в каждом из трех водоемов наблюдалось незначительное повышение смертности. При этом средние температуры воды повышались (с 29 по 31 стадии развития, соответственно): с 17.5 до 18.5° (в первом водоеме), с 18.3 до 20.4° (во втором водоеме) и с 18.6 до 21.3° С (в третьем водоеме). Аналогичная картина наблюдалась во втором водоеме в период между 27 и 29 стадиями развития *Rana chensinensis* (рис. 2).

Эмбрионы сибирской лягушки, несмотря на более низкую выживаемость по сравнению с дальневосточной, наиболее успешно развивались примерно при таких же значениях pH и средней температуры воды, как и *Rana chensinensis* (pH 6.3—6.8, средняя температура 3.5—11.8° С). При развитии эмбрионов в таких условиях от стадии первого дробления до вылупления смертность достигла более 3%. В других условиях при pH ниже на 1.8—1.9 единиц и средней температуре воды ниже на 0.8—2.3° С смертность эмбрионов сибирской лягушки возрастает до 6.4% в период между стадиями первого дробления и вылупления. Наиболее низкие величины pH и средней температуры воды между стадиями первого дробления и гаструляции привели к повышению смертности. Однако в этот период смертность эмбрионов *Rana amurensis* была ниже, чем *Rana chensinensis*; при этом значения pH для сибирской лягушки были ниже, чем для дальневосточной, а температуры воды несколько выше.

При равных pH 4.5 на стадиях первого дробления и гаструлы смертность эмбрионов повышалась с 3.0% (стадия дробления) до 6.4% (стадия гаструлы), при этом средние температуры воды повышались с 2.7 до 4.0° С. С возрастанием значений pH и средней температуры воды на стадии дробления смертность лишь незначительно понижается. На стадиях гаструлы, нейрулы и перед вылуплением при повышении pH и средних температур воды смертность эмбрионов в четырех исследуемых водоемах понижается (рис. 1). При равных значениях pH (4.6 единиц) на стадиях нейрулы и вылупления и повышении средней температуры воды до 6.0° на стадии нейрулы и до 9.5° С на стадии вылупления смертность эмбрионов сибирской лягушки повышалась до 8.4% (стадия нейрулы) и 10% прекратили развитие при вылуплении.)

Наиболее благоприятные условия среды в период личиночного развития (pH 6.3—6.8, средняя температура воды 16.5—25.2°), обеспечили более низкую смертность потомства *Rana amurensis*. В таких условиях в период личиночного развития смертность составляла 18.6%. При pH же ниже на 1.8—2.0 и при средней температуре в водоеме ниже на 4.8—6.4° смертность личинок повышается до 22.7%. На ранних этапах личиночного развития в период от вылупления до 21 стадии при понижении pH в водоемах до значений, при которых начиналось эмбриональное развитие, наблюдалось резкое возрастание смертности; при этом температура воды в водоемах повышалась. В дальнейшем при постепенном повышении pH и средней температуры воды смертность возрастала на 1.4—2.1% между 21 и 27 стадиями развития, на 0.5—1.2% в период от 27 до 29 стадий и на 0.3—1.1% между 29 и 31 стадиями.

Самая низкая смертность, наблюдаемая перед окончанием метаморфоза, соответствовала повышению pH до 4.8—6.8 и средней температуры воды

до 18.8—25.2° С. Такое незначительное повышение смертности личинок наблюдалось при равных значениях pH в каждом из двух исследуемых водоемов (4.8 и 6.8) на 29 и 31 стадиях. При этом средняя температура воды повышалась с 17.6 (на 29 стадии) до 18.8° (на 31 стадии) в первом водоеме и с 22.5 до 25.2° С в четвертом водоеме (рис. 2). Аналогичная картина наблюдалась во втором водоеме в период между 27 и 29 стадиями развития. В течение личиночного развития лягушек условия среды обитания обоих видов несколько отличались. В водоемах, где развивались личинки *Rana amurensis* значения pH были ниже, а средние температуры воды равны или несколько выше, чем для *Rana chensinensis*. Выживаемость личинок первого вида оказалась ниже, чем последнего.

(Несмотря на высокую смертность на ранних этапах развития, для жаб характерны более высокие показатели pH и средней температуры воды, чем для лягушек. Наиболее благоприятные условия для эмбрионального развития соответствовали pH 6.6—7.2 и средней температуре воды 8.3—19.6° С. При этих условиях от стадии первого дробления до вылупления погибло 28.6% эмбрионов жаб. В этот же период развития при pH ниже на 1.6—1.7 и средней температуре воды ниже на 2.8—7.8° смертность эмбрионов возрастает до 5.5%. При равных значениях pH (5.0) на стадиях дробления, гаструлы и нейрулы смертность эмбрионов жаб в одном из исследуемых водоемов возрастала с 19.8% (стадия первого дробления) до 70.8 (стадия гаструлы) и до 72.9% (стадия нейрулы). При этом средняя температура воды изменялась от 4.3° (стадия дробления) до 5.3° (стадия гаструлы) и до 9.2° С на стадии нейрулы (рис. 1). При незначительном повышении pH (на 0.2) и значительном повышении средней температуры воды перед вылуплением (на 2.6°), смертность возрастает на 1.9%: с 72.9% на стадии нейрулы до 74.8% при вылуплении. Примерно такая же картина наблюдалась в других исследуемых водоемах, где развивалось потомство жаб. При более высоких значениях pH и средних температурах воды на стадиях дробления, гаструлы, нейрулы и вылупления смертность эмбрионов на этих стадиях резко падает.)

Как и в эмбриональный период развития, для личинок жаб характерны более высокие показатели pH и средней температуры воды, чем для лягушек. В некоторых водоемах при более благоприятных условиях среды (pH 6.8—7.2, средняя температура воды 21.2—26.4°), смертность личинок жаб достигла 15.6% в сравнении с менее благоприятными условиями (pH 5.4—5.6, средняя температура воды 12.7—19.4° С), при которых гибель составила до 5.0% личинок. Это связано с совместным обитанием в водоеме личинок *Bufo gargarizans* и *Rana chensinensis* и с ингибирующим влиянием личинок лягушек на личинок жаб, что отмечалось ранее при анализе совместного развития этих видов (Флякс, 1981). В таком водоеме резкое возрастание смертности наблюдалось уже на ранних этапах личиночного развития (21 стадия).

Однако в таких условиях в связи с более низкой эмбриональной смертностью в течение всего периода развития от откладки икры до конца метаморфоза погибло 57.9% потомства жаб, а при менее благоприятных условиях до 79.8%. На 27, 29, 31 стадиях развития (в одних и тех же водоемах) при равных pH и повышении средней температуры воды, как и у лягушек, наблюдалось незначительное повышение смертности личинок

(рис. 1). В одном водоеме при возрастании pH с 6.0 (29 стадия) до 6.7 (31 стадия) смертность увеличилась на 0.4%, при этом средняя температура воды повысилась на 3.2° С. Как и в эмбриональный период, на личиночных стадиях развития при более высоких значениях pH и средней температуры воды смертность *Bufo gargarizans* резко падает.

У Скорость развития

На рис. 2 показано воздействие температуры и pH на скорость эмбрионального и личиночного развития. (При любых температурных режимах водоемов *Rana chensinensis* развивалась медленнее *Rana amurensis* и *Bufo gargarizans*, причем жабы достигают большей скорости развития, чем оба вида лягушек. Продолжительность развития лягушек и жаб увеличивается в водоемах с более низкими средними температурами. На поздних личиночных стадиях продолжительность развития увеличивается. У эмбрионов дальневосточной лягушки стадия гаструлы в двух разных водоемах при pH 6.5 и 5.4 проходила с одинаковой скоростью (в среднем 3.5 суток). При более низком pH (5.3) продолжительность этой же стадии возросла в среднем до 5 суток, а при pH 5.0 — до 6.5 суток. Такое несоответствие между изменениями средней скорости развития и величин pH отчетливо наблюдалось перед вылуплением личинок и на всем протяжении эмбрионального и личиночного развития, хотя было очевидно, что в исследуемых водоемах с повышением pH увеличивается скорость развития. Сходная картина повышения скорости развития при изменении pH наблюдалась у *Rana amurensis* и *Bufo gargarizans*. На 29 стадии развития у личинок сибирской лягушки в одном из водоемов при равных pH (4.7) на 27 и 29 стадиях наблюдалось замедление развития в период между этими стадиями. Очевидно, что pH имеет незначительное влияние на скорость развития.

Аномалии развития

При резком понижении среднесуточных температур в водоемах и низких значениях pH весной оболочки некоторых яиц лягушек и жаб становились сморщенными. Эмбрионы в таких яйцах к моменту вылупления почти не шевелились, и дальнейшего развития не наблюдалось или происходило позднее вылупление. Большее количество эмбрионов развивалось нормально, выживало до вылупления; вылуплялись вполне нормальные и активные личинки. Однако часть из них была с искривлением позвоночника спины или хвоста. Такие личинки не могли плавать и опускались на дно садка или в лучшем случае были мало активны. В водоемах с менее благоприятными условиями, где наблюдалась более высокая смертность, на стадии разветвления наружных жабр и перехода к активному питанию у некоторых личинок наблюдалась асимметрия жабр или распухание брюшной части тела. После окончания метаморфоза у некоторых сеголеток лягушек и жаб отмечались аномалии конечностей: отсутствие голени, стопы или нехватка фаланг. Аномалии конечностей чаще встречались у сеголеток *Rana chensinensis* и несколько реже у сеголеток *Rana amurensis* и *Bufo gargarizans*. (В водоемах с более низкими значениями pH и температурным режимом количество аномальных эмбрионов и личинок возрастало. Подобные аномалии развития наблюдались у потомства лягушек и жаб в водоемах,

Таблица 1

Аномалии развития у дальневосточной лягушки (*Rana chensinensis*)
в водоемах с разными значениями pH и температуры воды

Стадия развития	pH*	t° C*	Аномалии	% от от- ложенных яиц
Нейрула	4,8—5,0	2,5—5,7	Сморщенные оболочки яиц	0,6
	5,0—5,4	2,8—7,3	—	0,4
	5,1—5,6	3,0—8,9	—	0,3
	6,3—6,7	3,4—9,4	—	0,1
Вылупление	4,8—5,3	2,5—9,2	Искривление позвоночника спины или хвоста	7,8
			Задержка вылупления	15,9
	5,0—5,6	2,8—10,1	Искривление позвоночника спины или хвоста	6,9
			Задержка вылупления	14,7
	5,1—6,0	3,0—11,2	Искривление позвоночника спины или хвоста	5,6
			Задержка вылупления	12,9
	6,3—7,0	3,4—11,6	Искривление позвоночника спины или хвоста	2,2
			Задержка вылупления	3,0
	4,8—4,8	2,5—11,4	Асимметрия жабр	5,3
			Распухание брюшной части тела	1,9
Разветвление наруж- ных жабр и переход к активному питанию	5,0—5,1	2,8—12,3	Асимметрия жабр	4,6
			Распухание брюшной части тела	1,4
	5,1—5,3	3,0—12,8	Асимметрия жабр	3,7
			Распухание брюшной части тела	0,9
	6,3—6,3	3,4—16,4	Асимметрия жабр	1,9
			Распухание брюшной части тела	0,1
Сеголетки	4,8—5,5	2,5—18,5	Отсутствие голени	25,7
			Отсутствие стопы	22,6
			Отсутствие фаланг пальцев	13,5
	5,0—5,8	2,8—20,4	Отсутствие голени	17,6
			Отсутствие стопы	16,7
			Отсутствие фаланг пальцев	7,9
	5,1—6,5	3,0—21,3	Отсутствие голени	8,9
			Отсутствие стопы	7,7
			Отсутствие фаланг пальцев	4,1
	6,3—7,2	3,4—22,4	Отсутствие голени	3,7
			Отсутствие стопы	2,9
			Отсутствие фаланг пальцев	1,4

Примечание. *— значения pH и среднесуточной температуры воды, представленные от стадии дробления до данной стадии развития.

подверженных загрязнению в антропогенных ландшафтах острова (Мизигрев и др., 1984). Аномалии развития лягушек и жаб представлены в табл. 1—3.)

Обсуждение

В водоемах с более низкими значениями pH и температуры наблюдалась более высокая смертность амфибий на всех этапах развития. При понижении

Таблица 2

Аномалии развития у сибирской лягушки (*Rana amurensis*)
в водоемах с разными значениями pH и температуры воды

Стадия развития	pH*	t° C*	Аномалии	% от от- ложенных яиц
Нейрула	4,5—4,6	2,7—6,0	Сморщенные оболочки яиц	1,3
	4,6—4,7	3,0—7,5	—	1,0
	5,0—5,1	3,2—9,1	—	0,6
	6,3	3,5—9,7	—	0,2
Вылупление	4,5—4,6	2,7—9,5	Искривление позвоночника спины или хвоста	6,7
			Задержка вылупления	13,8
	4,6—4,8	3,0—10,2	Искривление позвоночника спины или хвоста	6,2
			Задержка вылупления	12,8
	5,0—5,4	3,2—11,5	Искривление позвоночника спины или хвоста	4,4
			Задержка вылупления	10,2
	6,3—6,5	3,5—11,8	Искривление позвоночника спины или хвоста	1,9
			Задержка вылупления	2,7
	4,5	2,7—11,7	Асимметрия жабр	4,7
			Распухание брюшной части тела	1,1
Разветвление наруж- ных жабр и переход к активному питанию	4,6	3,0—12,5	Асимметрия жабр	4,0
			Распухание брюшной части тела	0,8
	5,0—5,1	3,2—13,1	Асимметрия жабр	2,4
			Распухание брюшной части тела	0,3
	6,3	3,5—16,5	Асимметрия жабр	1,0
			Распухание брюшной части тела	0,2
Сеголетки	4,5—4,8	2,7—18,8	Отсутствие голени	10,7
			Отсутствие стопы	4,2
			Отсутствие фаланг пальцев	1,6
	4,6—5,1	3,0—20,6	Отсутствие голени	9,8
			Отсутствие стопы	3,7
			Отсутствие фаланг пальцев	0,8
	5,0—5,8	3,2—21,6	Отсутствие голени	5,6
			Отсутствие стопы	2,6
			Отсутствие фаланг пальцев	0,5
	6,3—6,8	3,5—25,2	Отсутствие голени	3,0
			Отсутствие стопы	1,4
			Отсутствие фаланг пальцев	0,3

Примечание. *— значения pH и среднесуточной температуры воды, представленные от стадии дробления до данной стадии развития.

pH и температуры воды весной эмбрионы развивались, но вылупление не наступало, наблюдались аномалии развития. Смертность повышалась, когда pH не изменялось (5,0 или ниже) на последующих стадиях эмбрионального и личиночного развития, несмотря на повышение температуры воды. При даже незначительном повышении pH смертность возрастала. Все это говорит о большем влиянии pH среды на выживаемость, чем температуры. Следует отметить, что сибирская лягушка более восприимчива к воздействию pH и температуры воды, чем дальневосточная. В целом сибирские лягушки размножаются в водоемах с более низкими значениями pH и примерно

Таблица 3

Аномалии развития у дальневосточной жабы (*Bufo gargarizans*)
в водоемах с разными значениями pH и температуры воды

Стадии развития	pH*	t° C*	Аномалии	% от от- ложенных яиц
Нейрула	5,0	4,3—9,2	Сморщенные оболочки яиц	1,5
	5,2—5,3	5,0—11,2	—>—	1,0
	6,6—6,7	7,1—12,1	—>—	0,3
Вылупление	5,0—5,2	4,3—11,8	Искривление позвоночника спины или хвоста	3,4
			Задержка вылупления	10,1
	5,2—5,5	5,0—15,7	Искривление позвоночника спины или хвоста	2,3
			Задержка вылупления	8,4
	6,6—6,9	7,1—19,6	Искривление позвоночника спины или хвоста	1,6
			Задержка вылупления	19,3
Разветвление наруж- ных жабр и переход к активному питанию	5,0—5,4	4,3—12,7	Асимметрия жабр	1,9
			Распухание брюшной части тела	0,6
	5,2—5,5	5,0—16,5	Асимметрия жабр	1,4
			Распухание брюшной части тела	0,5
	6,6—6,8	7,1—21,2	Асимметрия жабр	0,6
			Распухание брюшной части тела	0,2
Сеголетки	5,0—5,6	4,3—19,4	Отсутствие голени	4,0
			Отсутствие стопы	1,4
			Отсутствие фаланг пальцев	0,9
	5,2—6,6	5,0—23,5	Отсутствие голени	3,4
			Отсутствие стопы	1,0
			Отсутствие фаланг пальцев	0,6
	6,6—7,2	7,1—26,4	Отсутствие голени	2,1
			Отсутствие стопы	0,4
			Отсутствие фаланг пальцев	0,3

Примечание. *— значения pH и среднесуточной температуры воды, представленные от стадии дробления до данной стадии развития.

при равных температурных режимах на всем протяжении развития от икры до сеголеток. При этом смертность эмбрионов и личинок сибирской лягушки была выше, чем дальневосточной. Из трех видов амфибий жабы наиболее восприимчивы к воздействию pH и температуры воды, особенно на эмбриональных этапах развития. Этот вид размножается в водоемах с более высокими значениями pH и температуры воды, чем лягушки, но в то же время характеризуется высокой смертностью на ранних этапах развития.

Низкие pH (4,8—5,5), связанные с пойменными водоемами белоберезовых лесов, ограничивают места размножения дальневосточной лягушки, и этот вид размножается в большем количестве в менее кислых водоемах низинных лугов (pH 5,0—5,8), елово-каменноберезовых кустарниковых лесов (pH 5,1—6,5) и каменноберезовых лесов (pH 6,3—7,2). Водоемы торфяных болот (pH 4,5—4,8) и хвойных лесов (pH 4,6—5,1) способствуют наимень-

шему успеху размножения и развития *Rana amurensis*. Этот вид в большем количестве и с большим успехом размножается в луговых временных (pH 5,0—5,8) и постоянных водоемах (pH 6,3—6,8). Жабы размножаются позже, чем лягушки, когда pH несколько выше. Наиболее успешно и в большем количестве жабы размножаются в водоемах каменноберезовых лесов (pH 6,6—7,2), причем часто совместно с дальневосточной лягушкой. Хотя этот вид ингибирует рост и развитие жаб (Флякс, 1981), последние в таких водоемах добиваются большего успеха размножения и развития, чем в водоемах белоберезового леса (pH 5,0—5,6) и луговых водоемах (pH 5,2—6,6).

Наиболее низкая смертность лягушек и жаб наблюдалась перед вылуплением эмбрионов и в конце личиночного развития перед окончанием метаморфоза. Во всех водоемах смертность обоих видов лягушек резко увеличивалась на стадии нейрулы (10 стадия) и стадии разветвления наружных жабр и перехода к активному питанию (21 стадия). На 21 стадии для жаб это было характерно лишь в том водоеме, где они обитали совместно с *Rana chensinensis*, хотя условия среды здесь были более благоприятные, чем в других водоемах. Проведенные наблюдения отчетливо показывают изменения процента смертности при разных pH на определенных стадиях развития и в течение всего периода развития.

В водоемах с более низкими pH смертность повышалась и была связана с характерными эмбриональными и личиночными уродствами. Очевидно, что кислотность водоемов является одной из причин эмбриональной и личиночной смертности и наблюдаемого аномального развития. Описанные выше аномалии развития были более характерны для водоемов с низкими pH. В таких водоемах эмбрионы наиболее успешно развивались в центре кладки и, как правило, погибали на наружной поверхности кладки. Вероятно, это можно объяснить тем, что в центре кладки эмбрионы лучше защищены от воздействия pH среды. Результаты свидетельствуют, что кислотность среды размножения влияет на репродуктивность амфибий Сахалина и способствует понижению их численности на ранних этапах развития.

Подобные результаты были получены рядом авторов в полевых и лабораторных исследованиях. Так, было показано, что низкие pH вызывают значительную смертность амфиб на эмбриональных стадиях развития. Смертность в природных прудах была близка к смертности в лабораторных экспериментах (Pough & Wilson, 1977). При изучении развития бесхвостых амфибий, обитающих в сфагновых болотах сосновых пустошей (Gosner & Black, 1957) выяснилось, что низкие pH ограничивают места размножения амфибий и способствуют их миграции в менее кислые участки (травяные пруды и гравийные ямы).

Камышовая и обыкновенная жабы и травяная лягушка в Англии (Beebee & Griffin, 1977) предпочитают водоемы с pH 6,0—8,0 и избегают кислой воды (pH менее 5,0). При pH 4,75 головастики этих видов не выживали до метаморфоза. При pH менее 6,0 у камышовой жабы было обнаружено «распухание тела» и задержка развития. Это отличает европейские *Bufo calamita* и *Bufo bufo* от дальневосточной *Bufo gargarizans*, способной, как показали наши исследования, развиваться при pH менее 6,0. В отличие от европейской *Rana temporaria*, сахалинские лягушки выживают и развиваются до метаморфоза (хотя с наименьшим успехом) при pH 4,8—5,5 (*Rana chensinensis*) и pH 4,5—4,7 (*Rana amurensis*).

В лабораторных экспериментах при воздействии низких pH на эмбрионы и личинки *Ambystoma maculatum* наблюдались уродства, подобные обнаруженным нами у жаб и лягушек. Было показано, что в результате реакции эмбрионов этого вида на низкую кислотность (pH 4.0) мембраны яйцеклеток сжимались. Некоторые мутации, наблюдаемые у эмбрионов, подверженных низким pH , вызывали задержку роста и гипертрофию жабр. Это было вызвано перестройками РНК в период дробления (Gosner & Black, 1957; Pough & Wilson, 1977).

В исследуемых нами водоемах с повышением pH наблюдалось увеличение скорости развития лягушек и жаб. Однако результаты показывают, что кислотность имеет второстепенное влияние на скорость развития по сравнению с температурой среды. В водоемах с более низкими среднесуточными температурами наблюдалась задержка развития эмбрионов и личинок.

Кислотность воды сама по себе, как правило, вероятно, не обуславливает выбора амфибиями водоема для размножения, так как в одних водоемах они размножаются при низких значениях pH , а в других менее кислых водоемах, близких к нейтральным, могут отсутствовать. Так, дальневосточная лягушка размножается в бытовых канавах и других загрязненных водоемах и отсутствует в находящихся рядом отшнуровавшихся водоемах рыбоводных прудов и рек, где значения pH значительно выше.

Падение численности ряда видов амфибий связано с изменениями pH среды в результате осадков в виде дождя и талого снега (Beebe & Griffin, 1977). Осадки, наполняя временные водоемы, не растворяются водой в отличие от постоянных прудов (Pough & Wilson, 1977). Кроме того, большая часть временных водоемов имеют малую площадь, собирают сточные воды с большой территории. Весной перед наполнением временных водоемов осадки имеют относительно небольшой контакт с почвенными буферными системами и не подвержены буферному влиянию кроны леса.

В период размножения и развития амфибий в исследуемых водоемах наблюдалось возрастание pH на 0.7—1.4 (*Rana chensinensis*), на 0.3—0.8 (*Rana amurensis*) и на 0.6—1.4 (*Bufo gargarizans*). При резком понижении среднесуточной температуры воды (до 1°C) и выпадении снега весной после откладки икры амфибиями некоторые водоемы частично покрываются корочкой льда. Анализы воды, взятые с поверхности двух временных водоемов сразу после окончания снегопада и таяния льда при повышении температуры воды и воздуха, показали, что значения pH воды понизились на 1.0 и на 1.5; соответственно в каждом из водоемов. В течение следующих двух суток значения pH в этих водоемах возросли, соответственно, на 0.8 и 1.2. В постоянных водоемах сразу после таяния льда значения pH понижались на 0.2—0.3 и восстанавливались в течение 1.5—2 суток.

Таким образом, если температура в исследуемых водоемах оказывает более значительное влияние на скорость развития, то кислотность является ингибирующим фактором для выживаемости и нормального развития амфибий. Смертность эмбрионов и личинок амфибий, вызванная окислением доступных для размножения водоемов, лимитирует численность популяций, что, в свою очередь, может вызвать нарушения в биоценозах, так как амфибии являются хищниками беспозвоночных и важными источниками энергии для высших трофических уровней.

Многие водоемы подвергаются загрязнению из атмосферы, так как находятся вблизи промышленных зон с источниками загрязнения. На острове

Сахалин сточные воды целлюлозно-бумажных комбинатов, обогатительных фабрик и источников бытового и сельскохозяйственного загрязнения представляют определенную опасность для биоценозов. Очевидно, что многие водоемы и их обитатели становятся жертвами атмосферных осадков и сточных вод промышленных предприятий. Отрицательные последствия закисления водоемов для жизни амфибий были подтверждены нашим исследованием. Закисление водоемов может вызывать перестройку сообществ амфибий. Несмотря на то, что жабы в загрязненных водоемах развиваются быстрее лягушек и менее подвержены аномалиям развития, чем лягушки, личинки жаб погибают в большем количестве и могут быть вытеснены личинками лягушек, слабее реагирующими на ухудшение качества воды. Исследование понижения кислотности водоемов под влиянием атмосферных осадков и промышленного загрязнения необходимо не только для изучения аутоэкологии, но и является важной природоохранной проблемой.

В заключение мне хочется искренне поблагодарить Л. Я. Боркина за консультации и критические замечания, высказанные в ходе редактирования данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Боркин Л. Я. Систематика бурых лягушек Сибири и Дальнего Востока. — В кн.: Отчетная научная сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1974 г. Тез. докл. Л., Наука, 1975, с. 6—7.
- Боркин Л. Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984, т. 124, с. 55—88.
- Боркин Л. Я. и Роштин В. В. Электрофоретическое сравнение белков европейских и дальневосточных жаб комплекса *Bufo bufo*. — Зоол. ж., 1981, т. 60, вып. 12, с. 1802—1812.
- (Мизгирев И. В., Флякс Н. Л., Боркин Л. Я. и Худолей В. В.) Mizgirev I. V., Flax N. L., Borkin L. J. & Khudoley V. V. Dyplastic lesions and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions. — Neoplasma, 1984, vol. 31, n. 2, p. 175—181.
- Герпентьев П. В. Лягушка. М., Советская наука, 1960, 345 с.
- Флякс Н. Л. Особенности размножения и развития *Bufo bufo asiaticus* на юге острова Сахалин. — В кн.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1981, с. 106—112.
- Beebe T. J. C. & Griffin J. R. A preliminary investigation into natterjack toad (*Bufo calamita*) breeding site characteristics in Britain. — J. Zool., 1977, vol. 181, pt. 3, p. 341—350.
- Gosner K. L. & Black J. H. The effects of acidity on the development and hatching of New Jersey frogs. — Ecology, 1957, vol. 38, n. 2, p. 256—262.
- Pough F. H. & Wilson R. E. Acid precipitation and reproductive success of *Ambystoma salamanders*. — J. Water Air Soil Pollution, 1977, vol. 7, n. 3, p. 307—316.

INFLUENCE OF ACIDITY AND WATER TEMPERATURE ON THE SURVIVAL OF SAKHALIN ANURANS

N. L. Flax

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

The embryonal and larval development, dynamics of acidity and temperature in waterbodies in various biotopes are analysed. The mortality of anurans increases when pH and water temperature values diminish, various anomalies are recorded. The mortality also increases when temperature increases and pH values (at pH 5.0 and lower) are constant. Water temperature is important factor which determines