

УДК 597.828

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ГОЛОВАСТИКОВ ДВУХ ВИДОВ ANURA: СЕРОЙ ЖАБЫ (*BUFO BUFO*) И ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*)

© 2007 г. Г. С. Сурова

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия

e-mail: avs@avs.bio.msu.su

Поступила в редакцию 16.03.2006 г.

В лабораторных условиях изучали двигательную активность личинок серой жабы (*Bufo bufo* L.) и травяной лягушки (*Rana temporaria* L.). Оценивали длину пути, освоенную площадь, время активности личинок, число и длительность остановок и некоторые другие параметры. Сравнивали активность одиночной особи и особи в группе при воздействии различных абиотических факторов (высокая и низкая температура, высокая кислотность, состав воды), а также активность особей, выращенных в водоеме и в лаборатории. Показано, что присутствие группы конспецификов снижает все параметры активности у головастика жабы и не изменяет или слегка повышает их у головастика лягушки. Воздействие абиотических факторов на одиночных особей и особей в группе изменяет параметры их двигательной активности у обоих видов. Различия в двигательной активности между одиночными особями и особями в группе у головастика жабы проявляются независимо от условий их выращивания, у головастика лягушки эти различия менее выражены. Головастики жаб ведут себя активнее личинок лягушек: останавливаются реже и на меньшее время, между остановками проплывают большее расстояние, чаще собираются в группы. Головастики жаб активно используют поверхностный слой воды, тогда как головастики лягушек предпочитают плавать в ее толще. По-видимому, обнаруженные нами различия в двигательной активности являются видоспецифическими особенностями поведения головастика двух изученных видов.

Одним из наиболее эффективных факторов, регулирующих численность и структуру населения личинок бесхвостых амфибий, являются плотностно-зависимые взаимодействия между особями (Молов, Ищенко, 1973; Северцов, Сурова, 1979; Licht, 1974 и др.). При этом допускается, что влияние плотности населения опосредуется, главным образом, через выделяемые в воду продукты обмена – метаболиты (Роус, Роус, 1964; Шварц и др., 1976) и, возможно, также через зрительные и тактильные контакты между особями (Сурова 1982; Rugh, 1934; Holder, 1958). Однако головастикам свойственны и быстрые поведенческие реакции избегания или приближения к объекту: например, отношение к веществу “тревоги”, воде из-под сибсов, “своих” или “чужих” особей, пище, некоторым химическим веществам и пр. (Киселева, 1984; 1995, 1995а; Мантейфель, Жущев, 1998; Waldman, 1980; Altig, Christensen, 1981; O’Nara, Blaustein 1981; Saidapur, Girish, 2000). Головастики могут быть привлечены зрительным образом соседа и подстраиваются к нему сбоку, что напоминает процесс образования агрегаций в естественных водоемах (Wassersug, Hessler, 1971; Foster, McDiarmid, 1982; Bisazza et al., 2002). Эти наблюдения показывают, что внутривидовые взаимодействия личинок опосредуются через поведенческие реакции особей, выражающиеся,

главным образом, в изменении их локомоторной активности. В связи с этим возникает вопрос, насколько существенно взаимодействия между особями в группе способны менять поведение каждого отдельного головастика и насколько отличается реакция особи на присутствие соседей от их реакции на изменение внешних факторов среды.

Для исследования были взяты головастики двух симпатричных видов – травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и серой жабы (*Bufo bufo* L.), которые в природе образуют разные формы агрегаций (Surova, 2006) и, соответственно, могут различаться по своей реакции на присутствие соседей-конспецификов. В нашей работе мы сравнивали двигательную активность головастика 1) при воздействии разных абиотических факторов; 2) у одиночных головастика и у головастика в группе; 3) у головастика, различающихся по условиям развития: выращенных в лаборатории и взятых из водоема.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили в лабораторных условиях в 2003 и 2004 гг. на территории Звенигородской биологической станции МГУ (Московская обл.). Для экспериментов брали случайную выборку головастика из их родного водоема либо

**Таблица 1.** Размеры тела и стадии развития головастиков, использованных в экспериментах

Вид	№ опыта	N	Размер тела, мм		Стадия развития	
			X	Lim	X	Lim
Серая жаба	1	30	12.1	10.7–13.5	46	45–47
	2	23	12.6	11.2–13.8	47	45–48
	3 Л	40	10.2	6.8–11.7	46	40–49
	3 В	40	13.6	12.0–15.3	46	44–47
Травяная лягушка	1	11	13.4	10.8–16.0	44	41–46
	2	30	13.1	11.2–15.3	46	44–48
	3 Л	40	10.8	8.8–12.0	46	43–49
	3 В	40	14.9	12.3–16.2	47	43–48

Примечание. Головастики, выросшие в: Л – лаборатории, В – водоеме; N – количество измеренных особей, X – среднее.

головастиков, выращенных в лаборатории. В первом случае головастики перед началом эксперимента в течение нескольких часов адаптировались в лабораторных аквариумах. Длину тела от конца морды до заднего края анального отверстия определяли с помощью окулярмикрометра, стадии развития – по таблицам нормального развития для травяной лягушки (Дабагян, Слепцова, 1975) (табл. 1). Двигательную активность изучали в аквариумах размером  $40 \times 20 \times 25$  см в слое воды глубиной 5 см. Под дно аквариума клали лист бумаги, расчерченной на квадраты со стороной 4 см (всего 36 квадратов). Эксперименты проводили при рассеянном дневном свете и температуре воды  $18.0 \pm 1.1^\circ\text{C}$ . Перед началом каждого опыта головастиков помещали в аквариум на 5 мин для привыкания. В следующие 5 мин последовательно записывали номера всех квадратов, посещаемых головастиком, за которым велось наблюдение, и по секундомеру фиксировали время активного движения особи и время остановок, т.е. полной неподвижности особи. В активное время включали и то время, когда головастик стоял на месте, но активно двигал хвостом – плавал “стоя”. После каждого тестирования в аквариуме меняли воду. В каждой повторности использовали новых животных. Для экспериментов брали воду из водоема и отстоянную воду из артезианской скважины с рН 7.0. Наблюдения проводили за одиночным головастиком и отдельным головастиком в группе. Размер опытной группы (до 30 особей) ограничивался возможностью экспериментатора проследить за всеми движениями головастика, не потеряв его из виду. Головастики различаются по интенсивности пигментации тела, плавниковой складки и по размерам, поэтому при некотором навыке выбранную особь можно удерживать в поле зрения все время эксперимента. При содержании в лаборатории головастиков кормили вареной крапивой и измельченным кормом для три-

тонов и черепах, однако эксперименты проводили при отсутствии пищи.

Траектории перемещения головастиков, полученные на основе результатов наблюдений, использовали для расчета параметров, характеризующих двигательную активность особей: длины пройденного пути в сантиметрах ( $L$ ), площади обследованной территории ( $S$ ), продолжительности активности ( $t_{акт}$ ). Значения параметров вычисляли по следующим формулам:

$$L = \left( \sum_i k_i - 1 \right) \times 4 \text{ см}; \quad S = \left( \sum_j m_j / 36 \right) \times 100\%;$$

$$t_{акт} = (T_{акт} / T_{общ}) \times 100\%,$$

где  $\sum_i k_i$  – сумма квадратов дна, последовательно пройденных головастиком, 4 см – сторона квадрата;  $\sum_j m_j$  – сумма квадратов дна, посещенных головастиком один или более раз, 36 – сумма всех квадратов (площадь аквариума);  $T_{общ} = 300$  с (5 мин) – время наблюдения,  $T_{акт}$  – суммарное время активного движения особи в течение эксперимента. Опыты 1 и 2 проводили в 2003 г., опыты 3 и 4 – в 2004 г.

**Опыт 1.** Влияние абиотических факторов на двигательную активность головастиков. Эксперимент проводили на головастиках, выросших в водоеме. Исследовали влияние следующих факторов: незнакомой среды – водопроводной воды из артезианской скважины, высокой ( $28\text{--}30^\circ\text{C}$ ) и низкой ( $8\text{--}9^\circ\text{C}$ ) температуры и высокой кислотности (рН 4.5). Исследование влияния последних трех факторов проводили в воде, взятой из родного водоема. Температуру воды повышали, добавляя горячую воду, а понижали водой со льдом из холодильника (при добавлении также использовали прудовую воду). Подкисляли воду лимонной кислотой. Животных помещали в аквариум сразу

**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа параметров двигательной активности головастика

Параметр	Факторы	Серая жаба				Травяная лягушка			
		SS	df	MS	F	SS	df	MS	F
Длина пути	A	55879.4	4	13969.9	2.16	<b>220262</b>	<b>4</b>	<b>55066</b>	<b>6.84***</b>
	B	14450.0	1	14450.0	2.23	17974	1	17974	2.23
	A × B	<b>143321.4</b>	<b>4</b>	<b>35830.4</b>	<b>5.53</b>	53855	4	13464	1.67
	e	259299.2	40	6482.5		321997	40	8050	
Площадь	A	<b>3893.58</b>	<b>4</b>	<b>973.39</b>	<b>5.42</b>	<b>5370.1</b>	<b>4</b>	<b>1342.5</b>	<b>3.85**</b>
	B	592.37	1	592.37	3.30	<b>3798.4</b>	<b>1</b>	<b>3798.4</b>	<b>10.88***</b>
	A × B	<b>8445.33</b>	<b>4</b>	<b>2111.33</b>	<b>11.76</b>	1421.3	4	355.3	1.02
	e	7184.44	40	179.61		13960.2	40	349.0	
Время активности	A	4244.57	4	1061.14	2.28	<b>9624.64</b>	<b>4</b>	<b>2406.16</b>	<b>14.15***</b>
	B	<b>4588.82</b>	<b>1</b>	<b>4588.82</b>	<b>9.84</b>	<b>880.32</b>	<b>1</b>	<b>880.32</b>	<b>5.18*</b>
	A × B	1712.67	4	428.17	0.92	4676.44	4	1169.11	6.87
	e	18648.66	40	466.22		6802.93	40	170.07	

Примечание. Факторы: A – условия среды, B – влияние группы, A × B – взаимодействие факторов, e – ошибка, SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – значимость, \*  $p \leq 0.05$ , \*\*  $p \leq 0.01$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; значимое влияние факторов выделено жирным шрифтом.

же после установления нужной температуры или кислотности. Контролем служила двигательная активность головастика в воде из родного водоема, принятая за норму поведения. Наблюдали за одиночными головастиками и личинками в группах из 30 особей (5 повторностей в каждом варианте опыта).

**Опыт 2.** Сравнение активности головастика, выращенных в лаборатории и взятых из природной среды. Несколько фрагментов кладок икры травяной лягушки и серой жабы были взяты во время нереста в водоеме и помещены в емкости в лаборатории. На стадии закладки почки задних конечностей головастика из смеси кладок каждого вида были выбраны случайным образом и рассажены по аквариумам с высокой плотностью примерно до 300 головастика на 60 л воды (или до 5 шт./л) (каждый вид отдельно). Воду частично меняли, обновляя ее примерно на 1/4 каждые 5–7 дней. Примерно в середине периода личиночного развития (табл. 1) личинок использовали в эксперименте. Активность лабораторных животных сравнивали с активностью головастика, выловленных в это же время из водоемов их естественного обитания. Для удобства наблюдения мы формировали группу из 10 головастика. Опыт проводили в 10 повторностях. Помимо индивидуальных характеристик двигательной активности головастика, мы попытались количественно оценить их способность держаться рядом друг с другом – тенденцию к образованию агрегаций. Для этого в конце каждого испытания с группами особей мы отмечали положение головастика на дне аквариума и вычисляли “индекс ску-

ченности”, равный доле головастика, которые держатся по два и более в одном квадрате дна аквариума, от числа всех головастика в группе.

**Опыт 3.** Сравнение двигательной активности головастика двух видов в вертикальном столбе воды. Головастика, выращенных в лаборатории, помещали группами по 10 особей в аквариумы объемом 20 л, доверху наполненные водой. На стенку аквариума наносили мерную шкалу в сантиметрах. После 5 мин адаптации в течение следующих 5 мин наблюдали за перемещением одного головастика в группе в вертикальном столбе воды, отмечая время, которое он проводит у поверхности и у дна, глубину и частоту ныряния. Проведено по 5 наблюдений для каждого вида.

Во всех экспериментах достоверность различий оценивали по непараметрическому двухстороннему критерию Манна-Уитни, коэффициенты корреляции вычисляли по критерию Спирмана. В опыте 1 анализ результатов проводили также с помощью двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA (Statistica 6) с фиксированной градацией факторов и их взаимодействием.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Опыт 1.** Результаты дисперсионного анализа показаны в табл. 2. Из приведенных данных видно, что для головастика серой жабы значимыми являлись следующие факторы: влияние группы на время активности, влияние условий среды на обследованную площадь и влияние взаимодействия факторов (условия × группа) на площадь и

**Таблица 3.** Основные параметры двигательной активности головастиков серой жабы и травяной лягушки в разных условиях среды (одиночных особей и в группе) ( $X \pm m$ ), опыт 1 ( $N = 5$ )

Вид	Условия среды	Одиночные особи		
		<i>L</i>	<i>S</i>	<i>t<sub>акт</sub></i>
Серая жаба	Контроль	119.2 ± 5.57	51.1 ± 6.19*	23.1 ± 3.17
	Водопроводная вода	55.8 ± 5.94	28.3 ± 3.45	9.6 ± 1.31
	Температура воды			
	высокая (28–30°)	53.2 ± 21.44*	18.3 ± 8.27*	36.0 ± 12.05*
	низкая (8–9°)	168.0 ± 11.52**	52.8 ± 7.08**	32.6 ± 2.15
	pH 4.5	144.8 ± 30.05	56.1 ± 3.57	18.4 ± 3.06
Травяная лягушка	Контроль	165.6 ± 9.43	47.7 ± 7.46	33.4 ± 2.03
	Водопроводная вода	274.4 ± 20.96	68.3 ± 11.16	27.1 ± 2.57
	Температура воды			
	высокая (28–30°)	225.6 ± 38.81	68.3 ± 7.88	70.9 ± 3.69**
	низкая (8–9°)	75.2 ± 4.96	38.3 ± 3.45*	11.4 ± 1.72
	pH 4.5	220.0 ± 79.12	53.3 ± 5.23*	23.7 ± 13.07
Вид	Условия среды	Группа (30 особей)		
		<i>L</i>	<i>S</i>	<i>t<sub>акт</sub></i>
Серая жаба	Контроль	56.0 ± 27.79	17.2 ± 5.98	34.5 ± 13.43
	Водопроводная вода	223.2 ± 80.29	27.8 ± 4.55	43.8 ± 12.69
	Температура воды			
	высокая (28–30°)	159.2 ± 24.86	55.0 ± 7.92	66.4 ± 7.70
	низкая (8–9°)	50.4 ± 19.66	19.4 ± 6.62	35.4 ± 15.18
	pH 4.5	221.6 ± 56.52	52.8 ± 3.84	35.5 ± 11.43
Травяная лягушка	Контроль	228.8 ± 54.50	50.6 ± 11.26	46.6 ± 5.64
	Водопроводная вода	243.2 ± 30.37	39.4 ± 3.68	27.3 ± 2.52
	Температура воды			
	высокая (28–30°)	176.8 ± 56.06	47.8 ± 14.95	27.5 ± 7.72
	низкая (8–9°)	45.6 ± 16.90	18.3 ± 5.46	12.2 ± 5.99
	pH 4.5	76.8 ± 21.44	32.8 ± 4.47	11.1 ± 2.89

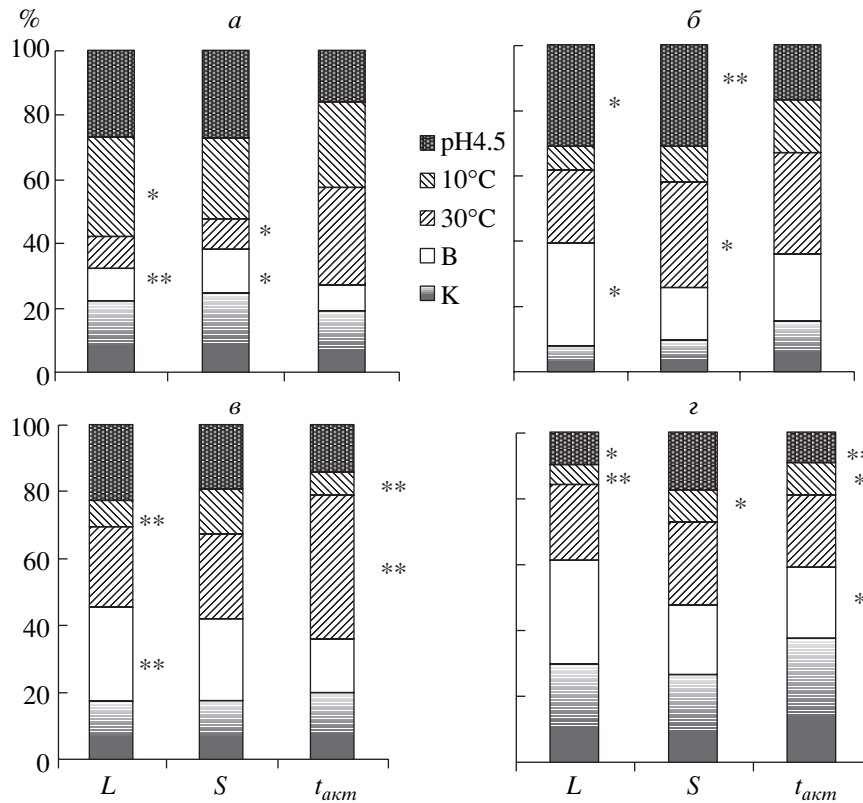
Примечание. *L* – длина пути (см), *S* – обследованная площадь (количество квадратов), *t<sub>акт</sub>* – время активности; \*  $p \leq 0.05$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ .

длину пути, пройденного головастиками. Для головастиков травяной лягушки значимым оказалось влияние условий среды на все параметры двигательной активности и влияние группы на время их активности и обследованную площадь, а влияние взаимодействия факторов не достоверно. Таким образом, у обоих видов как наличие соседей, так и изменение условий жизни влияют на двигательную активность особей. У жабы к тому же наличие группы существенно модифицирует влияние абиотических условий на проявление двигательной активности головастиков.

Однако показанная нами значимость влияния факторов ничего не говорит о направленности изменения параметров двигательной активности головастиков. Для этого необходимо сравнить их

конкретные значения. Данные приведены в табл. 3. Отметим, что не везде имеющиеся различия достоверны, но тенденция в их изменении всегда ясно прослеживается. Достоверность различий параметров двигательной активности между одиночными особями и особями в группах указана в табл. 3, а между вариантами содержания головастиков в разных условиях среды – на рис. 1.

*Влияние условий среды на одиночных головастиков серой жабы.* Изменение параметров двигательной активности одиночных головастиков показано на гистограмме (рис. 1а) и в табл. 3. По сравнению с контролем длина пути и обследованная головастиками площадь значительно уменьшалась при изменении химизма среды (в водопроводной воде) и с повышением температуры, но



**Рис. 1.** Двигательная активность головастика серой жабы (а, б) и травяной лягушки (в, г) в разных условиях среды: а, в – одиночки; б, г – группа; К – контроль (прудовая вода), В – водопроводная вода, L – длина пути, S – обследованная площадь, t<sub>акт</sub> – время активности. Достоверность различий с контролем: \* p ≤ 0.05; \*\* p ≤ 0.01.

возрастала в холодной (значимо) и в подкисленной воде. Аналогично изменялось и время активного плавания, исключением является влияние высокой температуры воды – в этих условиях оно увеличивалось. Увеличение времени активности при уменьшении длины пути и площади, по которой перемещается головастик, говорит о том, что изменяется способ его передвижения. В табл. 4 приведены результаты наших визуальных наблюдений за передвижением личинок. Видно, что любое воздействие меняет характер перемещения особей в пространстве даже в тех случаях, когда количественные параметры двигательной активности изменяются мало (например, при сравнении результатов экспериментов в водопроводной воде и в воде с высокой температурой или же в холодной и в подкисленной воде). Особо надо отметить такой необычный результат, как повышение локомоторной активности одиночных головастика в холодной воде и ее снижение в теплой. Такое поведение не соответствует нашим представлениям о влиянии температуры на активность у пойкилотермных животных.

*Влияние условий среды на головастика серой жабы в группе.* В группе изменение параметров носило иной характер (рис. 1б, табл. 3). По сравнению с контролем при высокой температу-

ре все параметры двигательной активности головастика резко возрастали, как и положено пойкилотермным животным. При низкой температуре все характеристики движения оставались практически неизменными. Подкисление воды сильно увеличивало длину и площадь перемещения, хотя время активности при этом оставалось прежним – это объясняется увеличением продолжительности остановок на фоне рывковых перемещений особи. Сильно увеличивалась (в четыре раза) длина траектории перемещения головастика при содержании в водопроводной воде, но площадь и продолжительность активности при этом изменялась очень незначительно. Это также связано с изменением поведения головастика: они часто плавали “стоя” и делали броски с большой скоростью (табл. 4).

*Влияние группы на двигательную активность головастика серой жабы.* Как видно из предыдущего эксперимента, реакция индивидуума на один и тот же фактор среды в присутствии соседей может проявляться совершенно по-разному. Очень четко эти различия проявлялись в контрольном варианте опыта – родной воде. В знакомой среде одиночные головастики жабы перемещались гораздо интенсивнее и беспорядочнее, чем в присутствии соседей, то есть группа снижала двига-

**Таблица 4.** Особенности перемещения головастика в разных условиях эксперимента (опыт 1)

Условия среды	Серая жаба		Направление изменений	Травяная лягушка		Направление изменений
	одиночные особи	группа		одиночные особи	группа	
Контроль	Частые продолжительные остановки, броски	Более спокойное и равномерное движение	М, Сн	Остановки и броски	Движение с высокой скоростью	Ув
Водопроводная вода	Равномерное движение	Плавание “стоя”, броски	М, Ув	Равномерное движение	Очень хаотичное перемещение	М
Температура воды 28–30°	Быстрое равномерное движение	Метания с большой скоростью, броски	М, Ув	Продолжительные остановки, резкие броски	Плавают более или менее равномерно	М, Сн
8–9°	Медленное беспорядочное движение	Движение без остановок, плавание “стоя”	М, Сн	Короткие броски, частые остановки	Равномерное плавание с малой скоростью	М, Сн
pH 4.5	Броски в разных направлениях и остановки	Очень хаотичное перемещение	Ув	Быстрое хаотичное движение	Равномерное движение	М, Сн

Примечание. Изменение двигательной активности: Ув – активность увеличивается, Сн – активность снижается, М – модифицируется рисунок перемещения.

тельную активность особи и делала перемещение головастика более равномерным и спокойным. Аналогичное снижение параметров активности под действием группы особей наблюдалось в холодной воде, но манера перемещения здесь была иная: головастики практически не делали остановок, но часто плавали “стоя” (табл. 4). В условиях теплой, водопроводной воды и при повышенной кислотности влияние группы проявлялось в увеличении активности особей. Такая реакция противоположна реакции на присутствие группы, которая проявлялась в контроле.

Таким образом, наши исследования показали, что изменение как внешних факторов (условий среды), так и внутренних (влияния группы) приводит к изменению поведения головастика серой жабы, выраженных в количественных параметрах двигательной активности и в манере перемещения особей в пространстве.

*Травяная лягушка: одиночные особи, группа.* И у одиночных особей, и у особей в группе изменение условий эксперимента сильнее всего влияло на такие параметры двигательной активности как длина пути и время активного плавания, тогда как величина обследованной площади оставалась практически неизменной (рис. 1в, г; табл. 3). У одиночных особей при всех воздействиях, кроме низкой температуры, длина пути по сравнению с контролем увеличивалась почти на 30–40%, тогда как в холодной воде она достоверно снижалась вдвое. Продолжительность активности при всех воздействиях мало изменялась. Исключени-

ем является изменение температурного режима: при повышении температуры продолжительность активности возрастала, а при снижении – уменьшалась почти в три раза (отличия значимы). Таким образом, у одиночных головастика лягушки любые изменения водного режима были связаны с увеличением длины пути и скорости перемещения особей. В группе особей существенное снижение всех параметров двигательной активности наблюдалось при понижении температуры и увеличении кислотности среды (рис. 1з). Иные воздействия слабо сказывались на параметрах активности, но меняли рисунок перемещения особей в пространстве (табл. 4). Интересно, что влияние группы в контроле выражалось не в снижении двигательной активности (как у жабы), а, напротив, в некотором ее повышении. Таким образом, у травяной лягушки изменение условий среды отражалось на изменении параметров двигательной активности как у одиночных особей, так и у особей в группе. С другой стороны, влияние группы в любых условиях содержания за исключением контроля, выражалось в некотором снижении количественных параметров активности и везде – в изменении характера перемещения.

**Опыт 2.** Сравнительный анализ параметров двигательной активности головастика, выращенных из икры в лаборатории и выросших в природном водоеме, дал следующие результаты (табл. 5). В обоих случаях одиночные головастики жабы проплывали почти вдвое большее расстояние, чем их конспецифики в группе (различия

**Таблица 5.** Значения параметров двигательной активности головастика серой жабы и травяной лягушки, выращенных из икры и взятых из водоема ( $X \pm m$ ), опыт 2 ( $N = 10$ )

Вид	Условия выращивания	Одиночные особи			Группа (10 особей)		
		$L$	$S$	$t_{акт}$	$L$	$S$	$t_{акт}$
Серая жаба	Л	$517.6 \pm 46.98^a$	$79.1 \pm 3.97$	$59.7 \pm 4.85^b$	$330.8 \pm 14.80^a$	$63.4 \pm 6.47$	$65.8 \pm 1.80$
	В	$461.6 \pm 68.34$	$79.2 \pm 5.36$	$43.2 \pm 7.96^b$	$296.4 \pm 41.04$	$67.8 \pm 7.50$	$52.1 \pm 5.87$
Травяная лягушка	Л	$272.0 \pm 72.31^e$	$54.2 \pm 9.68$	$36.6 \pm 6.16^e$	$222.3 \pm 69.38$	$41.8 \pm 9.44$	$29.4 \pm 6.19^e$
	В	$283.2 \pm 32.24$	$62.0 \pm 5.04^e$	$34.4 \pm 3.54$	$280.8 \pm 35.32$	$44.1 \pm 3.97$	$40.1 \pm 2.99$

Примечание. Условия выращивания головастика: Л – лаборатория, В – водоем. Значимые различия для  $p \leq 0.05$  при сравнении:  $a$  – одиночных головастика с головастиками группы;  $b$  – лабораторных и природных головастика;  $e$  – головастика лягушек и жаб.

**Таблица 6.** Параметры ритмики перемещения головастика, выросших в лаборатории и в водоеме ( $X \pm m$ )

Вид	Условия выращивания	Количество особей	Средняя скорость перемещений, см/с	Общая продолжительность остановок, с	Общее число всех остановок	Продолжительность остановок в углах, с	Расстояние между останками (пробег)
Серая жаба	Л	1	$2.0 \pm 0.27$	$5.6 \pm 0.65$	$20.4 \pm 1.72$	$5.8 \pm 0.78$	$6.6 \pm 0.90$
		10	$1.5 \pm 0.09$	$5.7 \pm 0.28$	$17.8 \pm 1.34$	$5.6 \pm 0.43$	$5.0 \pm 0.47$
	В	1	$3.3 \pm 0.36$	$10.3 \pm 1.88$	$18.9 \pm 2.88$	$13.8 \pm 4.70$	$8.2 \pm 2.80$
		10	$1.9 \pm 0.21$	$6.7 \pm 0.80$	$22.7 \pm 1.96$	$3.6 \pm 0.57$	$3.5 \pm 0.66$
Травяная лягушка	Л	1	$2.6 \pm 0.33$	$10.2 \pm 2.91$	$22.7 \pm 3.36$	$8.9 \pm 1.83$	$3.6 \pm 0.42$
		10	$1.4 \pm 0.72$	$18.2 \pm 4.41$	$13.1 \pm 1.95$	$14.8 \pm 4.76$	$4.0 \pm 1.05$
	В	1	$2.4 \pm 0.20$	$9.4 \pm 2.33$	$27.2 \pm 3.10$	$9.5 \pm 1.85$	$2.7 \pm 0.20$
		10	$1.4 \pm 0.24$	$8.2 \pm 0.89$	$23.3 \pm 1.67$	$7.2 \pm 0.74$	$3.3 \pm 0.34$

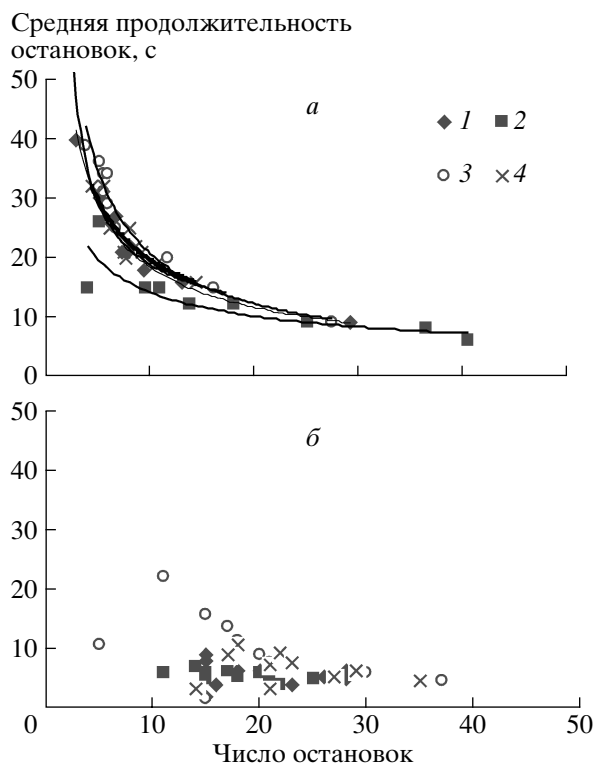
Примечание. Условия выращивания головастика: Л – лаборатория, В – водоем; расстояние между останками вычисляли по количеству пройденных квадратов.

высоко значимы для лабораторных выборок,  $p = 0.0046$ ). Значения параметров двигательной активности ( $L$ ,  $S$  и  $t_{акт}$ ) достаточно сходны у особей, выращенных в лаборатории и в природе как при одиночном содержании, так и при содержании в группе. Таким образом, искусственное выращивание не угнетало двигательную активность головастика серой жабы и сохраняло способность группы к ограничению двигательной активности особей.

Головастики травяной лягушки из природного водоема и одиночные, и в группе практически не различались по параметрам двигательной активности. Головастики, выращенные в лаборатории, напротив, имели тенденцию к более активному перемещению при отсутствии соседей. Значения параметров двигательной активности у личинок травяной лягушки очень сходны между собой практически во всех вариантах содержания особей. Таким образом, у головастика лягушек, как и у жаб, лабораторные условия мало меняли количественные характеристики перемещения особей. Сравнение параметров активности двух ви-

дов друг с другом во всех ситуациях показывали большую активность перемещения головастика жаб по сравнению с личинками лягушек.

Как было показано в опыте 1, двигательное поведение может различаться не только по своим количественным характеристикам, но и по рисунку перемещения особей. Мы предприняли попытку охарактеризовать своеобразие в перемещении особей, используя более частные параметры, учитывающие ритмичность их движения: число и длительность остановок, величину пути между останками (пробег) и его скорость (табл. 6). Анализ этих данных показал, что средняя скорость перемещения у одиночных особей обоих видов была в полтора раза выше, чем у их собратьев в присутствии соседей. Длительность остановок у личинок лягушки была в среднем больше, чем у личинок жаб, хотя из-за имеющегося разброса данных здесь мы можем говорить только о тенденции. По числу остановок не наблюдалось выраженных различий между одиночными особями и группой как внутри видов при разных условиях содержания, так и между видами. Ритм дви-



**Рис. 2.** Зависимость средней продолжительности остановок от их числа у головастиков травяной лягушки (*a*) и серой жабы (*б*), выращенных в лабораторных условиях и в водоеме (1, 3 – одиночки; 2, 4 – группа).

жения личинок состоит из чередования пробегов по дну аквариума и остановок. У обоих видов длина пробега между остановками не зависела ни от условий их содержания, ни от наличия соседей. Однако головастики жабы в среднем проплывали между остановками большее расстояние, чем головастики лягушки (5.8 и 3.4 квадрата, соответственно).

Анализ коэффициентов корреляции показал, что для головастиков серой жабы значимая обратная связь существует только между продолжительностью остановок и длиной пробега между ними в группе из водоема ( $R = -0.73$ ,  $p = 0.017$ ): чем дольше остановка, тем короче пробег после нее. Как незначимая тенденция эта зависимость видна и у одиночек ( $R = -0.54$ ). У травяной лягушки более четко выражена обратная зависимость между числом остановок и их продолжительностью ( $R$  от  $-0.83$  до  $-0.99$  и высоко значимые в разных вариантах опыта:  $p$  везде не ниже 0.003). Таким образом, у головастиков травяной лягушки с увеличением частоты остановок сокращалась их продолжительность, а у головастиков жабы такой зависимости не наблюдалось (рис. 2). Сравнение разных вариантов эксперимента по периодичности (или ритму) движения показало,

что у обоих видов одиночные головастики и головастики из групп не отличались по этим показателям, то есть присутствие соседей изменяет общую активность особи и скорость движения, но не ритмику ее перемещения в пространстве. Проанализировав данные по общим параметрам двигательной активности и ритмике движения особей, можно сделать следующие обобщения. Передвижение головастиков жаб, по сравнению с личинками лягушек, можно охарактеризовать как более активное потому что они в целом (при сравнении разных вариантов опыта между собой) проплывают большее расстояние, активны большее количество времени, и эта активность складывается из характерной ритмики перемещений: головастики жабы делают меньшее число остановок, они короче, а пробеги между ними длиннее.

В этом эксперименте проведена количественная оценка способности головастиков находиться рядом друг с другом, рассчитанная по “индексу скученности” особей (см. “Методы”). Личинки жаб чаще, чем личинки лягушек, занимали вместе один и тот же квадрат. Для головастиков жаб из водоема индекс скученности равен 0.57, для выращенных в лаборатории – 0.41; у лягушки – соответственно 0.24 и 0.35. Иногда головастики жабы располагались рядом друг с другом по 3–5 особей (особенно это характерно для лабораторных головастиков). Личинки травяной лягушки в группе могли располагаться по 2, максимум по 3 особи на квадрат и чаще это делали головастики из природы. Однако достоверными различия по “индексу скученности” были только между головастиками лягушки и жабы, выращенными в лаборатории ( $p = 0.0007$ ). Наши наблюдения показали, что головастики жаб более склонны собираться вместе, чем головастики лягушек: они выдерживали меньшее индивидуальное расстояние между особями, тогда как головастики лягушки старались держаться более рассредоточенно по квадратам дна аквариума.

**Опыт 3.** Наблюдение за перемещением отдельных головастиков в небольших группах (по 10 особей) в столбе воды наполненного доверху аквариума также показало существенные различия между исследованными видами (табл. 7). Личинки жаб большую часть времени проводили у поверхности воды, активно перемещались по периметру аквариума и лишь изредка неглубоко ныряли. Время, проведенное в верхнем слое воды, было почти на порядок больше, чем у головастиков лягушек. Личинки лягушек плавали обычно в толще воды, периодически поднимаясь к поверхности и быстро ныряя вновь. Погружались они втрое чаще, чем личинки жаб, но продолжительность погружений была вдвое меньше, то есть они погружались и всплывали очень быстро. Различия между видами по всем параметрам были высоко достоверны, что свидетельствует о



**Таблица 7.** Двигательная активность головастика в вертикальном столбе воды ( $X \pm m, N = 5$ )

Вид	Время, проведенное у поверхности, с	Продолжительность ныряния, с	Число ныряний	Глубина плавания, см
Серая жаба	166.7 ± 5.16*	13.0 ± 2.27*	5.7 ± 0.93*	26.1 ± 1.12
Травяная лягушка	20.0 ± 5.91	6.2 ± 0.30	17.3 ± 0.26	21.6 ± 1.77

\*  $p \leq 0.01$ .

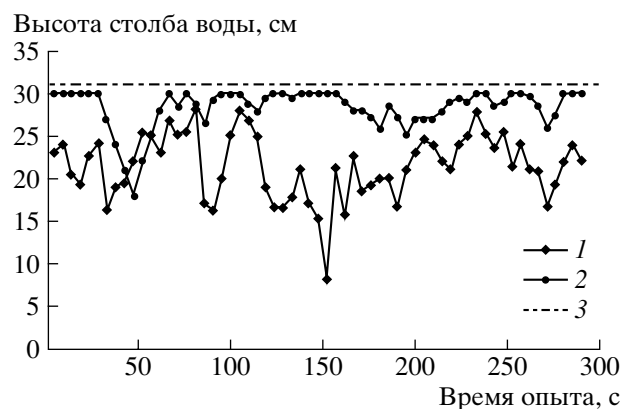
разном характере использования пространства головастиками лягушек и жаб (рис. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов дают возможность реконструировать картину поведения головастика серой жабы и травяной лягушки как под влиянием различных факторов, внешних по отношению к популяции (температура, кислотность, состав и объем воды), так и внутривидовых взаимодействий. Обобщая результаты по всем трем параметрам, можно ясно видеть различия между двумя исследованными видами. В знакомой обстановке (воде из родного водоема) присутствие других особей не меняло (или немного повышало) активность головастика травяной лягушки, и снижало ее у головастика серой жабы. Любые абиотические воздействия, задаваемые в опыте, изменяли параметры двигательной активности особей. Они стимулировали активность у одиночных особей у лягушки и снижали ее у одиночных головастика жабы по сравнению с группой. То есть полностью ревертировали режим активности головастика по сравнению с "нормой". Исключением для личинок жаб являлась низкая температура – активность перемещения в холодной воде сходна с нормой. Возможно, головастики жаб менее подвержены стрессу при охлаждении, чем головастики лягушки на данных стадиях развития. Это довольно неожиданный результат, так как травяные лягушки откладывают икру почти на месяц раньше, и значительная часть их развития проходит в довольно холодной весенней воде (Северцов и др., 1998). Возможно, наблюдаемая нами ситуация отражала особенности сезона или нерестовых водоемов. Однако к середине развития личинок вода хорошо прогрелась и ее температура мало различалась в обоих водоемах (18–20°C в исследованный период). Поэтому объяснить наблюдаемую нами в эксперименте реакцию головастика жабы приобретенной в процессе жизни устойчивостью к холоду не удастся. Можно предположить, что снижение температуры воды в эксперименте сопровождалось большим ее насыщением кислородом, и этот ресурс для активности головастика жабы оказался важнее снижения температуры. Это предположение могло бы объяснить и снижение коли-

чества движения у одиночных головастика жабы в условиях высокой температуры – возможно, их активность была ограничена недостатком кислорода в воде, а не просто резкой переменой температуры (скачок от +18 до +30°C). Но так как мы не измеряли содержание кислорода, это объяснение остается достаточно спекулятивным. Одно с несомненностью вытекает из наших экспериментов. С одной стороны, головастики обоих видов амфибий и поодиночке, и в группе очень чутко реагировали своим поведением на любое внешнее абиотическое воздействие, меняя локомоторную активность. С другой стороны, при любых условиях среды присутствие соседей-конспецификов накладывало свое модифицирующее влияние на уровень двигательной активности особей. Это также подтвердили и результаты дисперсионного анализа.

Можно было бы предположить, что особенности двигательной реакции на присутствие соседей вырабатывались при взаимодействии головастика в процессе их жизни в водоеме. Однако головастики серой жабы, выращенные из икры в лаборатории (опыт 2), показали такие же различия в поведении особей, как и в "норме" в опыте 1 – в группе активность особей снижалась, при этом реакция у лабораторных животных была выражена даже сильнее, чем у их конспецификов из водоема, и это несмотря на то, что число особей в группе было меньше, чем в первом эксперименте



**Рис. 3.** Средняя глубина ныряния головастика в группе: 1 – травяная лягушка, 2 – серая жаба, 3 – уровень воды в аквариуме.

(10 против 30). Эти особенности поведения совпали с результатами, полученными нами в предыдущих исследованиях при оценке активности головастика тех же видов в условиях постепенного увеличения плотности групп (1, 5 и 30 особей; Сурова и др., 2005): по мере увеличения числа соседей в группе активность головастика жабы падала. Однако активность головастика лягушки при этом возрастала. Для головастика лягушки это существенно отличается от результатов данного исследования: в зависимости от эксперимента группа может слегка увеличивать (опыт 1), или немного уменьшать или не менять (опыт 2) активность головастика травяной лягушки. Из всего этого можно заключить, что поведенческая реакция на группу есть неотъемлемое видовое свойство у головастика серой жабы, а у головастика лягушки выраженность данной реакции зависит от условий развития и сезонных особенностей популяции.

Поведенческая активность личинок была связана не только со снижением или повышением уровня двигательной активности, а также и с изменением способа перемещения в пространстве, его ритмики во времени. Мы установили, что эти свойства существенно различаются у исследованных видов и не зависят от наличия или отсутствия соседей. Головастики жабы по сравнению с головастиками лягушки останавливались реже и на меньшее время, между остановками проплывали большее расстояние, в группах чаще располагались рядом по 2–5 особей, т.е. проявляли тенденцию к скученности. В большом объеме воды, где возможны перемещения не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости, головастики жабы активно использовали поверхностный слой воды, редко ныряя глубоко. В противоположность им головастики травяной лягушки перемещались между остановками на более короткое расстояние и дольше отдыхали. У них не выражена склонность к скученности – личинки предпочитают рассредоточиваться по дну аквариума на заметном расстоянии друг от друга. При возможности вертикального перемещения головастики использовали все пространство воды, активно ныряя в глубину. Характерный рисунок перемещения и способ использования пространства также можно отнести к видовым различиям головастика. Заметим, что в наших экспериментах такой элемент поведения, как плавание “стоя” (исследовательскую “тест-реакцию”), проявляли главным образом головастики серой жабы. Ранее подобное поведение было отмечено для головастика травяной лягушки (Киселева, Мантейфель, 1982; Spaeti, 1978 – цит. по Киселевой, Мантейфелю, 1982). Следовательно, головастикам обоих видов амфибий присуще исследовательское поведение, выраженное в “тест-реакции” на среду.

Хочется подчеркнуть, что воздействие условий среды на поведение особей всегда модифицировалось влиянием группы. Например, по сравнению с контролем высокая температура подавляла активность у одиночных головастика жабы. Подобного снижения активности можно было ожидать и в группе, однако здесь наблюдалось резкое ее увеличение по сравнению с контролем. То же можно сказать о действии других факторов среды. Аналогичные сравнения можно провести и для головастика травяной лягушки. Поэтому мы считаем, что подобные трансформации поведения не есть просто “эффект толпы”, т.е. механическое ограничение или стимуляция активности присутствием большого числа соседей. Гораздо более вероятно, что они явились результатом активной подстройки поведения особи под присутствие других членов группы. Возможно, в этом проявляется регулирующий поведение “эффект группы”. Обычно исследователи обращают внимание на изменение роста и развития головастика под влиянием группы. Однако проведенные Киселевой наблюдения за двигательной реакцией головастика травяной, остромордой лягушки и серой жабы на внесение “воды скоплений” привели автора к заключению, что “процессы метаболического влияния на рост и развитие личинок бесхвостых амфибий не находят своего отражения на поведенческом уровне” (Киселева, 1984; 1995; 1996). Эти наблюдения и результаты наших экспериментов говорят о том, что к присутствию соседей или изменению факторов среды головастики подстраиваются прежде всего своим поведением, выраженном в локомоторной активности, и лишь позднее наступают изменения морфологических признаков.

Показано, что в естественных водоемах головастики многих видов Анига могут активно выбирать тип местообитания или время своей активности, избегая таким образом влияния хищников или конкурентов (Муркина, 1990; Caldwell, 1989; Spieler, Linsenmair, 1999). Головастики способны образовывать скопления различной структуры, помогающие им добывать пищу или оптимизировать условия обитания (Сурова, 1988; Wassersug, 1973; Beiswenger, 1975; Katz et al., 1981). Способность головастика чутко реагировать на изменения условий среды и присутствие соседей позволяет им выбирать приемлемую для каждой особи в данный момент форму жизни в популяции. Поэтому можно считать, что показанная нами способность головастика к модификации форм своего поведения через изменение двигательной активности, является важной адаптивной особенностью личинок, сохраняющей их жизнеспособность в постоянно меняющихся условиях природных водоемов.

## ВЫВОДЫ

1. Присутствие соседей модифицирует двигательную активность особей: у головастика жабы по сравнению с одиночками она снижается, у головастика лягушки увеличивается, либо остается неизменной.

2. Любое изменение условий среды (температура, кислотность, состав воды) изменяет параметры двигательной активности головастика обоих видов, как одиночных, так и в группе.

3. Различия в двигательной активности одиночных головастика и головастика в группе у серой жабы остаются постоянными, независимо от условий их выращивания (лаборатория или естественный водоем). Поведенческая реакция на группу есть имманентное свойство личинок *Bufo bufo*, хотя конкретное значение параметров активности сильно зависит от условий жизни.

4. Различия в двигательной активности одиночных головастика и головастика в группе у травяной лягушки менее определены, они изменяются или исчезают в зависимости от условий выращивания личинок. При этом конкретные значения параметров активности менее изменчивы по сравнению с таковыми у жаб.

5. Каждый вид имеет характерную ритмику перемещения особей в пространстве и во времени, отличающуюся по числу и длительности остановок и величине пробегов между ними, глубине и времени ныряний, предпочтения поверхностного или глубинного слоя воды и по тенденции к скупности.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит К.А. Перфильеву и Н.В. Лаврову за помощь в проведении экспериментов и моральную поддержку при обработке и написании статьи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (05-04-48701-а) и программы поддержки ведущих научных школ (8045.2006.4.).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дабагян Н.В., Слепцова Л.А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М. Наука. С. 442–462.

Киселева Е.И., 1984. Изменение поведенческих реакций головастика *Rana temporaria* на химические стимулы в результате предварительного опыта // Зоол. журн. Т. 63. № 7. С. 1046–1054. – 1995. Химическое взаимодействие головастика остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. с конспецифичными и гетероспецифичными головастиками бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 56. № 1. С. 108–117. – 1995а. Природные аминокислоты как эффективные стимулы, вызывающие хеморецепторно направляемое поведение головастика бесхвостых

амфибий // Журн. общ. биол. Т. 56. № 3. С. 329–345. – 1996. Химическое взаимодействие головастика травяной лягушки *Rana temporaria* L. с конспецифичными и гетероспецифичными головастиками бесхвостых амфибий // Зоол. журн. Т. 75. № 6. С. 900–907.

Киселева Е.И., Мантейфель Ю.Б., 1982. Поведенческие реакции головастика серой жабы (*Bufo bufo*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*) на химические стимулы // Зоол. журн. Т. 61. № 11. С. 1669–1681.

Мантейфель Ю.Б., Жушев А.В., 1998. Поведенческие реакции личинок четырех видов бесхвостых амфибий на химические стимулы от хищников // Журн. общ. биол. Т. 59. № 2. С. 192–207.

Молов Ж.Н., Ищенко В.Г., 1973. О биологической продуктивности популяции малоазиатской лягушки // Экология. Т. 3. С. 95–97.

Муркина Н.В., 1990. Суточные ритмы личинок бесхвостых амфибий, обитающих в одной среде // Экол. аспекты охраны и рац. использов. диких животных. М. С. 157–166.

Роус С., Роус Ф., 1964. Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир. С. 263–276.

Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биол. Т. 59. № 3. С. 279–301.

Северцов А.С., Сурова Г.С., 1979. Гибель личинок травяной лягушки и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. Т. 58. № 3. С. 393–403.

Сурова Г.С., 1982. Влияние группы на темпы роста и развития головастика *Rana temporaria* и пластичность онтогенеза // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 5. С. 726–733. – 1988. Взаимодействие личинок бурых лягушек в естественных условиях // Экология. № 4. С. 49–54.

Сурова Г.С., Дунаева Т.Ю., Евсеев А.И., Феофанова А.П., Громова Н.В., Русанова А.В., 2005. Изучение двигательной активности головастика травяной лягушки (*Rana temporaria*) и серой жабы (*Bufo bufo*) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 110. Вып. 3. С. 3–9.

Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская А.А., Рункова Г.Г., 1976. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука. 152 с.

Altig R., Christensen M., 1981. Behavioral characteristics on the tadpoles of *Rana heckscheri* // J. Herpetol. V. 5. № 2. P. 151–154.

Beiswenger R.E., 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus* // Herpetologica. V. 31. P. 222–233.

Bisazza A., De Santi A., Bonso S., Sovrano V.A., 2002. Frogs and toads in front of a mirror: lateralisation of response to social stimuli in tadpoles of five anuran species // Behavioral Brain Research. 134. P. 417–424.

Caldwell J.P., 1989. Structure and behavior of *Hyla geografica* tadpole schools, with comments on classification of group behavior in tadpoles // Copeia. № 4. P. 938–950.

- Foster M.S., McDiarmid R.W., 1982. Study of aggregative behavior of *Rhinophrynus dorsalis* tadpoles: design and analysis // *Herpetologica*. V. 38. № 3. P. 395–404.
- Holder F., 1958. Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L. // *Rev. Suisse zool.* V. 65. № 2. P. 350–359.
- Katz L.C., Potel M.J., Wassersug R.J., 1981. Structure and mechanisms of schooling in tadpoles of the clawed frog, *Xenopus laevis* // *Anim. Behav.* V. 29. P. 20–33.
- Licht L.E., 1974. Survival of embryos, tadpoles and adults of the frog *Rana aurora aurora* and *Rana pretiosa pretiosa* sympatric in southwestern British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 52. № 5. P. 613–627.
- O'Hara R.K., Blaustein R.R., 1981. An investigation of sibling recognition in *Rana cascadae* tadpoles // *Anim. Behav.* V. 29. № 4. P. 1121–1126.
- Rugh R., 1934. The spare factor in the growth rate of tadpoles // *Ecology*. V. 14. № 4. P. 407–411.
- Saidapur S.K., Girish S., 2000. The ontogeny of kin recognition in tadpoles of the toad *Bufo melanostictus* (Anura, Bufonidae) // *J. of Biosciences*. V. 25. № 3. P. 267–273.
- Spieler M.L., Linsenmair K.E., 1999. Aggregation behavior of *Bufo maculatus* tadpoles as an antipredator mechanism // *Ethology*. 105. № 8. P. 665–686.
- Surova G.S., 2006. Motor activity of amphibian larvae – from school to shoals // *Herpetologia Bon. II. Proceedings of the 13<sup>th</sup> Congress of the Societas Europaea Herpetologica*. P. 183–186.
- Waldman B., 1980. Sibling recognition in toad tadpoles: the role of experience // *Amer. Zool.* V. 20. P. 854.
- Wassersug R.J., 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae // *Evolutionary biology of the Anurans*. P. 273–298.
- Wassersug R.J., Hessler C.M., 1971. Tadpole behaviour: aggregation in larval *Xenopus laevis* // *Anim. Behav.* V. 19. P. 386–389.

## A COMPARATIVE ANALYSIS OF MOTOR ACTIVITY IN TADPOLES OF TWO ANURA SPECIES: *BUFO BUFO* AND *RANA TEMPORARIA*

G. S. Surova

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

e-mail: avs@avs.bio.msu.su

The motor activity of single and group tadpoles of *Bufo bufo* L. and *Rana temporaria* L. was studied in laboratory. A native pond water was used as a control and different abiotic effects (high and low temperature, acidity, water composition) as factors to change their activity. The total distance, time of active swimming, rhythmic of movements, number of stops, depth and number of diving were measured to characterize the motor activity. Two groups of tadpoles of both species were used in the experiments – raised in a native pond and in the laboratory. Under natural conditions, the presence of a group of conspecifics was shown to decrease all the parameters of the activity of toad tadpoles, but not to change or little increase that in frog tadpoles. Any abiotic impact changed the motor activity in single and individuals in groups. The differences in the activity between single and group toad tadpoles were displayed irrespective of whether they raised in the pond or in the laboratory. The toad tadpoles swam more actively than those of frogs: they had rare and short-term stops, covered longer distances, formed aggregations more often and preferred the surface water layers, whereas frog tadpoles swam in deeper water. These differences in the motor activity were considered to be specific features of the species studied that reflect their capability for the formation of aggregations under natural conditions.