

*Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н.*

## **ВЗАИМОСВЯЗЬ УСЛОВИЙ СРЕДЫ И ТЕМПОВ МЕТАМОРФОЗА ЛИЧИНОК ТРИТОНОВ**

Многочисленными исследованиями, проведенными на различных группах животных, в том числе и на личинках амфибии, установлено влияние их плотности на скорость прохождения онтогенеза отдельными особями. Некоторые авторы (Роус С. и Роус Ф., 1964; Шварц, Пястолова, 1970 а, б; Пястолова, Иванова, 1974; Semeitch, Caldwell, 1982; Smith-Gill, Gill, 1978; и др.) показали неоднозначность действия эффекта группы на скорость прохождения отдельных этапов развития у различных видов амфибий в условиях лабораторного эксперимента.

В настоящей работе анализируется влияние изменения плотности в результате снижения уровня воды на скорость прохождения предметаморфозных стадий развития двух видов тритонов в природных условиях. Исследования проведены в небольших замкнутых водоемах Восточной Грузии, где происходит совместное развитие личинок малоазиатского (*Triturus vittatus*) и обыкновенного (*T. vulgaris*) тритонов. Объект и методы исследования описаны ранее (Пястолова, Тархнишвили, 1985, 1986, 1989).

При проведении исследований в естественных условиях учитывали ряд факторов. Прежде всего, нельзя считать постоянной плотность личиночных группировок. Она может снижаться в результате естественной элиминации. Реальная плотность в скоплениях также постоянно меняется в результате перемещения животных в пределах водоема. Наконец, мелкие водоемы, в которых развиваются личинки амфибий, довольно часто мелеют и пересыхают, вследствие чего плотность может существенно увеличиваться.

Показано влияние плотности на выживаемость ранних стадии личинок тритонов. В частности, установлено, что в начале периода развития плотность не зависит от общих размеров водоема. Наиболее высокая плотность, наблюдаемая нами (более 5 личинок на 1 л воды), - в относительно крупном водоеме. Напротив, плотность личинок в небольшом водоеме (5 x 3 м) не превышала 1 особи на 1 л.

В начале развития отмечена существенная плотностнозависимая смертность, в результате которой к концу июня, а часто и раньше, концентрация личинок сильно снижается. Таким образом, в ходе дальнейшего развития личинок в непересыхающих водоемах их плотность ниже значения, которое могло бы вызвать плотностнозависимую смертность или заметно повлиять на скорость роста и развития особей. Однако в мелких пересыхающих водоемах она может значительно повышаться и, согласно данным В. Г. Ищенко (1984), метаморфоз личинок хвостатых амфибий наступает раньше обычного.

Средние размеры личинок из различных водоемов ( $M \pm m$ ), мм

Водоем	Вид	
	<i>T. vittatus</i>	<i>T. vulgaris</i>
Цодоретское озеро	31,6±1,2	-
1	23,9±1,2	19,4±0,8
2	28,3±1,1	22,7±1,1
3	24,0±1,0	20,3±1,0
4	13,6±1,2	9,1±0,8

Скорость роста и развития личинок тритонов определяется динамикой сложного комплекса условий, характерной для каждого отдельного водоема. В наиболее крупных водоемах рост личинок особенно интенсивен. Здесь более высокие значения отношения массы особей к их линейным размерам. В табл. 1 приведены средние размеры личинок из разных водоемов (данные от 18 июля 1985 г.). Из табл. 1 видно, что тенденция к снижению скорости роста в зависимости от размеров водоема может нарушаться. Так, размеры личинок в относительно крупном водоеме 1 меньше, чем в водоеме 2. Наиболее мелкие размеры личинок из водоема 4 определяются не столько условиями их развития сколько поздним выклевом. Если в остальных местообитаниях пик выклева приходится на начало июня, то в водоеме 4 только на конец месяца.

Условия водоема (кормность, наличие пространства для передвижения, температура воды) также существенно влияют на интенсивность прохождения очередных стадий личиночного развития до начала метаморфоза. Так, в наиболее крупном Цодоретском озере с благоприятными условиями развития наблюдается ускоренное прохождение ранних стадий (37—51) личинок малоазиатского тритона; 18 июля 1985г. 96% личинок из этого водоема достигли стадий 52—53, т. е. интенсивность прохождения очередных стадий развития до начала метаморфоза существенно зависит от конкретных условий развития.

Таблица 2

Размеры личинок *T. vittatus*, *T. vulgaris* предметаморфозных стадий, мм

Водоем	Год	Стадия развития					
		52		53		54	
		15 – 20 июля	8 августа	15 – 20 июля	8 августа	15 – 20 июля	8 августа
Цодоретское оз.	1985	29,4/-	-/-	34,0/-	-/-	-/-	-/-
1	1983	-/-	24,0/-	-/-	30,7/24,7	-/-	35,1/28,5
	1984	24,2/20,9	-/-	30,4/-	-/-	-/-	-/-
	1985	26,8/21,1	-/-	31,7/26,7	-/-	29/29,8	-/-
2	1983	21,9/16,5	22,4/20,3	27,9/20,8	26,5/26,2	-/-	-/28,7
	1984	26,3/20,1	-/-	31,5/26,7	-/-	-/-	-/-
	1985	26,4/21,9	-/-	32,3/30,0	-/-	-/-	-/-
3	1983	18,1/17,5	18,9/-	25,7/19,9	22,1/14,5	28,3/-	23,8/18,4
	1985	23,5/-	-/-	23,5/22,5	-/-	26,9/23,8	-/-
4	1984	31,8/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-

Примечание. В числителе - *T. vittatus*, в знаменателе - *T. vulgaris*

Отдельные метаморфизирующие личинки (стадии 54) в водоемах 1, 2 и 4 появляются в первой половине августа. Количество находящихся на этой стадии особей, однако, не превышает 20 % от их общей численности. По данным Д. Н. Тархнишвили, О.А. Пястоловой (1989), массовый метаморфоз начинается только во второй половине августа (особенно синхронно у обыкновенного тритона) и в основном завершается к началу сентября. При этом сроки метаморфоза в различных непересыхающих водоемах практически не различаются и не зависят от конкретных условий в каждом из них. Надо отметить, что ни в одном непересыхающем водоеме плотность в августе не превышает 1 личинки на 2 л воды. Таким образом, сроки метаморфоза исследованных популяций в условиях невысокой плотности стабильны для личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов. Они практически не зависят от конкретных условий развития, хотя последние оказывают заметное влияние на скорость линейного роста особи и темпы прохождения очередных личиночных стадий.

Водоем 3 регулярно пересыхает в течение лета. При этом в 1983 и 1985 гг. пересыхание, начинавшееся уже в первой половине июля, завершалось к середине августа. Особенно интенсивное повышение плотности наблюдалось в 1984 г. Снижение уровня воды, начавшееся в первых числах июля, завершилось уже к середине месяца. В начале пересыхания плотность составляет 1—2 личинки на 1 л, т. е. весьма незначительна. Однако в дальнейшем она резко увеличивается.

Пересыхание водоема 3 во все годы наблюдений проявлялось после перехода большей части личинок на предметаморфозные стадии (52—53). В 1983 и 1985 гг. оно стало весьма заметным во второй половине июля. Например, в 1983 г. плотность личинок превысила 1 особь на 1 л уже 20 июля, т. е. была выше, чем во всех остальных водоемах (Тархнишвили, Пястолова, 1986). Однако интенсивность перехода личинок на стадии 52—53 была несколько выше по сравнению со скоростью перехода животных на эти же стадии в Цодоретском озере, где население личинок наиболее разрежено, или в водоеме 2 в 1985 г., в котором, несмотря на интенсивную эвтрофикацию, плотность оставалась низкой. Следует отметить, что 8 августа 1983 г., в канун полного пересыхания водоема 3, доля личинок, перешедших на стадии 52—53, была заметно выше, чем в других водоемах.

Размеры личинок 52-53 стадий из водоема 3 несколько меньше размеров особей тех же стадий, взятых одновременно с ними из водоемов 1 и 2, особенно у обыкновенного тритона (табл. 2). Распределение размеров личинок в июле неоднозначно, 15—20 июля наиболее мелкие личинки встречались в непересыхающем водоеме 2 в 1983 г.

Однако начало пересыхания и связанное с ним постепенное повышение плотности личинок оказывают решающее влияние на скорость прохождения последней предметаморфозной стадии 53 и начало метаморфоза. В водоеме 3 в 1983 и 1985 гг. первые метаморфизирующие личинки появились уже в середине июля, причем у малоазиатского тритона их доля 15—20 июля составляла 33—40%. Особенно интенсифицируется метаморфоз личинок в канун полного пересыхания. 8 августа 1983 г. доля личинок *T. vittatus* на стадии 54 из водоема 3 составила 41%, *T. vulgaris* на этой же стадии — 91, в водоемах 1 и 2 в это же время проходят метаморфоз менее 20% личинок. Таким образом, при постепенном пересыхании водоема 3 в 1983 и 1985 гг. наступление метаморфоза сильно растянуто по сравнению с другими водоемами. По

мере снижения уровня воды и повышения плотности наиболее продвинутое в развитии личинки в укороченные сроки проходят метаморфоз и выходят на сушу, метаморфоз в среднем наступает примерно в 1,5 раза раньше обычного. Постепенное повышение плотности проявляется как в ускорении прохождения личинками последней стадии развития, так и в нарушении синхронности метаморфоза. Сходный эффект (без ускорения метаморфоза) отмечен в опытах с личинками обыкновенной саламандры (Пястолова, Иванова, 1974).

Иная картина наблюдалась при очень резком пересыхании водоема 3 в 1984 г. Стадийный состав личинок 3 июля в этом водоеме практически не отличался от стадийного состава личинок из других водоемов. Приведем данные, характеризующие стадийный состав личинок в разных водоемах (в скобках номер водоема), %:

вид	Стадия 52 - 53			Стадия 54		
<i>T. vittatus</i>	39 (1)	0 (2)	14 (3)	11 (1)	0 (2)	14 (3)
<i>T. vulgaris</i>	40 (1)	19 (2)	36 (3)	20 (1)	0 (2)	18 (3)

Однако к 15 июля водоем полностью высох. При этом почти все личинки малоазиатского и обыкновенного тритонов в рекордно короткие сроки прошли стадии 52—53 и 54 и вышли на сушу. Отдельные погибшие личинки, найденные на дне водоема, находились на стадиях 51—52. Таким образом, резкое повышение плотности в результате пересыхания определяет синхронный метаморфоз личинок в рекордно короткие сроки (в 2 раза быстрее обычного). Следует отметить, что интенсифицируется развитие личинок, находящихся на относительно поздних стадиях. Личинки, не достигшие последней предметаморфозной стадии, задерживаются в развитии и погибают. Если учитывать не весь период личиночного развития, а скорость прохождения последних предметаморфозных стадий, то при резком пересыхании водоемов и повышении плотности она увеличивается примерно в 10 раз по сравнению с обычной.

Проведенный анализ позволяет сформулировать следующие выводы:

1. Скорость линейного роста личинок тритонов, а также интенсивность прохождения ими очередных стадий развития до предметаморфозного этапа определяются взаимодействием комплекса факторов среды, характерного для водоема, в котором происходит их развитие. Поэтому в естественных условиях выделить влияние плотности на эти характеристики сложно.

2. В непересыхающих водоемах, где плотность личинок низкая, вне зависимости от конкретных условий обитания и сроков прохождения очередных личиночных стадий метаморфоз большей части личинок тритонов происходит в конце августа.

3. При постепенном повышении плотности населения личинок в результате медленного пересыхания водоема синхронность начала метаморфоза нарушается. Метаморфоз растянут при общем ускорении сроков прохождения последней предметаморфозной стадии.

4. При резком снижении уровня воды и пересыхании водоема (в течении 10 дней) очень резко сокращается период прохождения личинками последних предметаморфозных стадий; метаморфоз животные проходят в рекордно короткие сроки.

5. Десинхронизация метаморфоза при повышении плотности видоспецифична, в наибольшей мере она проявляется у малоазиатского тритона.

Таким образом, проявление эффекта группы у личинок тритонов определяется не только абсолютной величиной плотности особей, но также временем ее повышения и интенсивностью последнего, величиной снижения численности в результате элиминации особей и другими динамическими эффектами.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ищенко В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984. С. 26—36.

Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры // Экология. 1974. № 2. С. 50—55.

Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 48—55.

Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. Особенности развития личинок симпатрических видов тритонов Кавказа // Тр. Ин-та зоологии АН СССР. М., 1986. № 158. С. 150—154.

Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск: УрО АН СССР, 1989.

Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 263—276.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия // Экология. 1970а. №1. С. 77—82.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия // Экология. 1970. № 2. С. 38 – 54

Semlitch R. D., Caldwell J. P. Effect of density on growth metamorphosis and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki* // Ecology 1982. V. 63, N 4. P. 905—911.

Smith-Gill S. J., Gill D. E. Curvilinearities in the competition equations: an experiment with Ranid tadpoles // Amer. Natur 1978 V 112 N 985 P. 557—569.