

УДК: 597.6

Г. П. Сапожников

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И РОСТА
ЛИЧИНОК СИБИРСКОГО
УГЛОЗУБА SALAMANDRELLA KEYSERLINGII**

С помощью садков в водоемах Уссурийского заповедника прослежены развитие и рост личинок сибирского углозуба. Приводятся данные по фенологии личиночного развития. Показано, что темпы роста на определенных стадиях развития замедляются. С повышением температуры период личиночного развития укорачивается, а размеры метаморфизирующих животных увеличиваются. Плотность личинок отрицательно скоррелирована как с развитием, так и с ростом, но ее влияние на развитие довольно слабое, тогда как на рост — значительное. На младших стадиях развития изменчивость личинок по темпам роста в основном обусловлена температурной дифференциацией мест их обитания; на более поздних стадиях основным фактором, вызывающим эту изменчивость, становится плотность. Рассмотрены причины различий в показателях развития и роста группировок личинок в садках и вне их.

Сибирский углозуб давно привлекает к себе пристальное внимание специалистов тем, что имеет ряд уникальных особенностей (большая примитивность организации, феноменальная холодоустойчивость и др.). К настоящему времени получены многочисленные сведения, касающиеся различных сторон его биологии, однако процесс личиночного развития углозуба изучен недостаточно. И если морфологические аспекты постэмбрионального развития исследованы достаточно подробно — существуют даже два варианта таблиц стадий нормального развития углозуба (Лебедкина, 1964; Сытина и др., 1987), то экология личинок до сих пор почти не изучалась (за исключением подробно исследованного питания в работах С. Л. Кузьмина, 1983, 1984, 1985 и др.). Единственная работа, рассматривающая влияние различных факторов на рост личинки (Ищенко, 1984), основана только на анализе размеров вышедших из разных водоемов сеголеток. В других публикациях приводятся лишь сведения о продолжительности общего постэмбрионального развития до выхода животных на сушу (Ларионов, 1976; Вершинин, 1985; Басарукин, Боркин, 1984).

Следует отметить, что недостаток данных по экологии личинок наблюдается и для других видов хвостатых амфибий фауны

СССР: здесь можно привести лишь работы по исследованию в сравнительном плане роста совместно обитающих личинок 3 видов *Triturus* на Кавказе (Тархнишвили, Пястолова, 1986; Тархнишвили, 1987).

Изучение закономерностей личиночного развития сибирского углозуба представляется достаточно актуальным, учитывая важность онтогенетических процессов в системе адаптаций этого вида. С этой точки зрения особенности роста и развития личинок на крайнем юге ареала интересны тем, что позволяют узнать онтогенетические адаптации углозуба в условиях максимально продолжительного благоприятного периода (вдвое большего, чем на крайнем севере ареала). Приводимые Ю. М. Коротковым (1977) краткие сведения о личинках углозуба в Южном Приморье (южная часть его ареала) резко отличаются от данных, имеющихся для других районов ареала. Учитывая большую продолжительность благоприятного сезона в данном районе, отмеченные им ускоренное развитие личинок и выход на сушу при очень мелких размерах тела можно оценить как парадоксальные результаты.

Основной целью настоящего исследования было проследить за ходом развития и роста личинок популяции углозуба в Уссурийском заповеднике как в природе (в различных водоемах), так и в условиях полевого эксперимента в садках, выявив по возможности влияние внешних и внутривидовых факторов.

Я искренне признателен И. С. Даревскому, Л. Я. Боркину и С. Л. Кузьмину за советы и замечания, высказанные в процессе подготовки этой статьи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводились в Уссурийском заповеднике в 1987—1988 гг. Район исследований представлял собой участок долины р. Комаровка протяженностью примерно 2 км. Кладки углозуба присутствовали в 25 из 30 водоемов этой территории. Среди этих водоемов были как естественные (старичьи), так и антропогенные. Среди последних четко различались мелкие придорожные и 2 крупных водоема (17А и 17Б), образованные дорожной насыпью (назовем их «ложбинные»). Окружающая растительность повсеместно представляла собой полидоминантный, практически ненарушенный кедрово-широколиственный лес.

Для постоянного наблюдения за развитием личинок были выбраны 12 водоемов. Из них оба мелких придорожных водоема пересохли до того, как первые личинки в них достигли метаморфоза, поэтому для окончательного сравнительного анализа использовались данные по 10 водоемам. Все они различались по своим гидробиологическим характеристикам (те из них, которые использовались при анализе развития личинок, приведены в табл. 1).

Обычно для слежения за процессом развития и роста личинок амфибий в природе используется метод периодических случайных выборок в водоемах (например, Тархнишвили, 1987), однако такой метод позволяет лишь примерно оценить ход развития и роста, так как из анализа исключается возраст личинок. Чтобы устранить этот недостаток, в данной работе был применен садковый метод.

Всего в работе использовались 6 садков, 2 из которых с помощью поперечной перегородки разделялись на 2 отдела (обозначены как А и Б). Объем всех садков был одинаковый (площадь дна — 30 дм², высота — 70 см). Запуск личинок в садки производили сразу после их выхода из кладок, но в разные сроки (с 16 мая по 10 июня) из-за различий в датах выклева между водоемами. В 3 садках

Характеристика садков и водоемов

Номер водоема	Номер садка	Садки			Плотность личинок вне садка перед метаморфозом, экз/дм ²
		Число выпущенных личинок	Плотность посадки, экз/дм ²	Средняя температура развития, t °С	
17А	2А	15	1.0	15.0	0
17А	2Б	30	2.0	15.0	0
2	3	30	1.0	15.9	0.04
18	4	30	1.0	15.0	1.4
10А	5	30/4*	0.1	15.4	0
4	6А	15	1.0	15.6	0.8
	6Б	15	1.0	15.6	0.8
23	7	30	1.0	14.2	0.4
8	—	—	—	15.7	1.3
19	—	—	—	15.4	0.2
20	—	—	—	14.8	0.4
17Б	—	—	—	15.9	0.1

* Через 20 суток развития в садке были оставлены только 4 личинки.

(2, 4 и 5) состав выпускаемых личинок был гетерогенный: личинок, вышедших из 5 кладок, помещали в один сосуд, а затем случайно отбирали требуемое количество особей — метод предложен в работе Вильбура (Wilbur, 1972). В 2 садка (3 и 7) для изучения влияния температуры были выпущены личинки из одной кладки (причем более мелкие при выклеве, чем в других садках), а в двух отделах садка 6 развивались личинки из разных кладок. Количество выпущенных личинок показаны в табл. 1. Для получения сравнительных данных следили за тем, чтобы все выпускаемые особи находились на одинаковой стадии развития. Всех личинок перед запуском измеряли и взвешивали (по группам). Выборки особей производили с периодичностью 10 суток (с приближением метаморфоза периодичность сокращалась до 3—5 сут). Обычное число личинок в выборке — 10 (в садке 5 брались все 4 особи). Личинок измеряли, взвешивали, определяли стадию развития и выпускали в тот же садок. При слежении за личиночными группировками вне садков пробы по 15—20 особей брали с периодичностью 10—15 сут.

Для сравнения развития личиночных группировок разных водоемов нами введен показатель — медианная дата выклева. Этот параметр обозначает дату выхода личинок из 50% кладок определенного водоема (кроме погибших).

При определении стадий развития личинок мы в основном придерживались системы Лебединной (1964), которая выделила 18 стадий постэмбрионального развития (I—XIV — личиночные, XV—XVII — метаморфозные и XVIII — окончательная), однако из-за очень большой продолжительности предметаморфозной стадии XIV и происходящих внутри нее изменений в росте, мы разделили ее на 2 стадии: XIVA и XIVB. По системе Сытновой и др. (1987) стадия XIVA соответствует стадиям 41—42, а XIVB — 43—44.

Ввиду того, что номер стадии личинки является не количественным, а качественным показателем, использование среднеарифметической стадии как показателя средней развитости групп вряд ли правомерно, поэтому нами введен новый параметр — медианная стадия развития. Она определяется следующим образом.

Пусть выборка представляет собой набор основных стадий — $\{K_j\}_j^1 = 1$, где K_1 — младшая стадия, которая встречается в выборке, K_n — старшая стадия, a_j — число особей на определенной (j) стадии. Медианной стадией будем называть стадию K_0 , при которой действительно выражение:

$$\min_K \left| \sum_{i=1}^{K-1} a_i - \sum_{j=K+1}^n a_j \right|.$$

Чтобы детализировать показатели развития, кроме основной стадии K_0 в качестве медианной вводится переходная стадия $K_0 \div K_1$.

Рассмотрим отношение

$$\frac{\min_K \left| \sum_{i=1}^{K-1} a_i - \sum_{j=K+1}^n a_j \right|}{\min_{K \neq K_0} \left| \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq K_0}}^{K-1} a_i - \sum_{\substack{j=K+1 \\ j \neq K_0}}^n a_j \right|} = R$$

Стадию, при которой достигается \min в знаменателе обозначим через K_1 . Если $R \leq 0,5$ то медианной стадией будет основная стадия K_0 , а если $R \geq 0,5$, то — переходная стадия $K_0 \div K_1$.

Из-за частого, начиная со стадии IX—X, повреждения хвостов личинок, общая длина (L) не могла служить объективным показателем их размеров, поэтому начиная с этих стадий в качестве показателя размеров берется длина тела без хвоста (l) — от кончика носа до дистальной точки прикрепления задней конечности. Измерения размеров производились штангенциркулем. В качестве показателя толщины личинок использовали индекс упитанности по Фультону

$$Q = \frac{m}{l^3} 100\% \text{ (Никольский, 1944).}$$

За ходом температуры во всех контрольных водоемах следили с помощью минимальных и максимальных термометров, недельных термографов, помещенных в воду по методу Григорьева (1983), и единичных замеров срочными термометрами. Комбинация этих способов давала возможность определить среднесуточные температуры верхнего и придонного слоев воды, что позволило узнать температурную стратификацию водоемов. Средние температуры развития (табл. 1) определялись путем вычисления средней из среднесуточных температур водоемов за период от первых вышедших из кладок личинок до начала выхода сеголеток из воды.

Примерную плотность личинок в водоемах определяли с помощью сачка размером 10×10 см, который использовали в качестве биоцеометра (по числу личинок на 10 взмахов сачка).

ФЕНОЛОГИЯ

Согласно Ю. М. Короткову (1977), выклев первых личинок на юге Приморья начинается в I декаде мая, а выход первых метаморфозированных животных на сушу происходит уже в начале июня (т. е. продолжительность постэмбрионального развития до метаморфоза «передовых» особей равна 30 суткам, что значительно меньше, чем в других районах ареала).

По нашим данным, наиболее ранний выклев личинок за два года исследований был отмечен в придорожном водоеме (№ 1) — 13/V. В естественных водоемах поймы (где температуры, в среднем, были на 2—3° ниже) он начинался несколько позже: 21/V—3/VI (табл. 2). Последние личинки в районе исследований покидали кладки в середине июня. Относительно небольшая растянутость периода выклева обуславливалась во многом гибелью поздних кладок, в частности, из-за хищничества со стороны головастиков дальневосточной лягушки, *Rana chensinensis* (Сапожников, 1989).

**Фенология постэмбрионального развития
и размеры метаморфизировавших сеголеток в разных водоемах**

Номер водоема	Даты выклева первых личинок	Даты начала метаморфоза	Минимальная продолжительность личиночного развития	Длина тела метаморфизировавших сеголеток, мм $\bar{X} \pm x$	Масса метаморфизировавших сеголеток, мг $\bar{X} \pm x$
2	21/V	1/VII	41	20.4±0.5	295±19
8	23/V	10—12/VII	48—50	16.4±0.2	134± 5
18	27/V	7—9/VII	41—43	17.2±0.3	147±10
4	2/VI	21—23/VII	49—51	16.7±0.3	138± 5
17Б	2/VI	12—14/VII	40—42	21.4±0.3	308± 5
23	3/VI	22—24/VII	49—51	17.5±0.4	156±11

В оба сезона развитие «ранних» группировок личинок природных водоемов не было завершено по причине пересыхания этих водоемов. Самая ранняя дата начала метаморфоза (стадия XV), отмечена нами в пойме — 1/VII (водоем 2). В других водоемах личинки начинали метаморфоз с 7 по 24 июля. Продолжительность периода развития «передовых» личинок до метаморфоза в разных водоемах составляла от 40—42 до 49—51 суток (см. табл. 2). Для основного же числа личинок этот период гораздо больше, поэтому, в середине августа (конец наблюдений) в оставшихся непересохшими водоемах находилось еще значительное количество личинок, не достигших метаморфоза.

Даты начала выхода сеголеток из водоемов нам выяснить не удалось, однако по данным садков метаморфоз животных в воде длится 5—14 суток. Соответственно выход первых сеголеток на сушу на данной территории, вероятно, происходил в пределах 6—15 июля.

Таким образом, сроки выхода метаморфизировавших личинок на сушу по нашим данным как минимум на месяц более поздние, чем это указывалось Ю. М. Коротковым (1977). Тем не менее, эти сроки являются наиболее ранними для всего ареала сибирского углозуба (по табличным данным в статье Басарукина и Боркина, 1984, стр. 33). По данным садков минимальная продолжительность постэмбрионального развития до выхода на сушу составила 51 сутки; максимальная — более 85 суток (наблюдения были прекращены, когда часть личинок еще развивалась). Близкие цифры продолжительности рассматриваемого периода отмечались на Среднем Урале: 43—76 сут (Вершинин, 1983), в других районах ареала минимальная его продолжительность несколько больше.

Анализ 142 вышедших на сушу сеголеток показал, что их размеры варьировали в следующих пределах: L — 23.0—42.0 мм; l — 14.0—23.0 мм; масса — 90—435 мг. По нашим данным размеры сеголеток значительно превосходят показатели, приводимые Коротковым (1977). Для других районов ареала отмеченные

сеголетки обычно более крупные, чем для Уссурийского заповедника (Басарукин, Боркин, 1984, стр. 33), за исключением Среднего Урала (Ищенко, 1984).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ПЛОТНОСТИ НА РАЗВИТИЕ И РОСТ ЛИЧИНОЧНЫХ ГРУППИРОВОК

Известно, что основными факторами, влияющими на развитие и рост личинок амфибий, являются температура воды и плотность личиночной группировки (Berven and Gill, 1983). В нашей статье в основном рассмотрено влияние этих же факторов.

Динамика развития (по медианным стадиям) в различных садках и водоемах представлена в табл. 3, кривые роста личиночных группировок в садках (по средним размерам личинок в выборках через 10-суточные интервалы) показаны на рис. 1, а размеры личинок в садках и водоемах на одной из поздних стадий развития (XIII) и перед метаморфозом (XIVБ) демонстрирует рис. 2. Сравнение этих показателей позволяет вычленить влияние отдельных факторов на развитие и рост личинок углозуба.

1) Наследственная компонента. В двух отделах садка 6 (А и Б) в полностью идентичных условиях развивались личинки, взятые из разных кладок, но практически одинаковых начальных (на стадии II) размеров. Заметных различий в развитии и росте личинок из разных кладок не установлено (рис. 1,А). Как показывает сравнение садков 3 (*L* личинок при выклеве — 12.3 мм) и 2А (13.4 мм), при различных исходных размерах личинок разница в размерах в сходных условиях развития в дальнейшем сохраняется (рис. 1,Б).

Приведенные факты свидетельствуют о том, что «межкладочная» изменчивость роста личинок, вероятно, проявляется лишь тогда, когда имеются различия их размеров при выклеве.

2) Температура. Влияние этого фактора лучше всего демонстрирует сравнение садков 3 и 7, где развивались личинки из одной кладки, но средняя температура в первом садке на 2° выше. При более высокой температуре развитие и рост личинок весь период шло быстрее (рис. 1,Б). Но если старшие личинки (стадии XIII и XIVБ) более «теплого» садка были значительно крупнее личинок тех же стадий «холодного» садка (рис. 2), то размеры метаморфизировавших животных для обоих садков были примерно одинаковы (соответственно 17.25 ± 0.5 и 17.4 ± 0.8), что может свидетельствовать о более быстром метаморфозе в садке 3.

В литературе имеется немало свидетельств положительной корреляции температуры и скорости развития личинок, сделанных по другим видам хвостатых амфибий (Ireland, 1976; Bruce, 1978; Swierad, 1983), но для большинства из них, как и у сибирского углозуба, температура не оказывает влияния на размеры метаморфизировавших личинок (Ireland, 1976; Bruce, 1978), что свиде-

Динамика средней развитости личиночных группировок
(по медианным стадиям)

Личиночные группировки	Сроки развития от даты выклева, сут					
	10	20	30	40	50	60
Садки:						
2А	5—6	9	11—12	13—14А	14Б	14Б—15
2Б	5—6	9	11—12	13—14А	14А—14Б	14Б
3	4—5	8—9	11	13	14Б—15	—
4	5—6	9	12	14А—14Б	14Б—15	—
5	5	10	12—13	14А—14Б	15	—
6А	6—7	10	12—13	14А	14Б—15	—
6Б	5—6	8—9	11—12	14А	14Б	—
7	4—5	7	10	12—13	14А	—
Водоёмы:						
17Б	—	6—7	10	13	14Б	15
2	—	—	—	13	14Б	—
18	—	6—7	11	13	14А	14А—14Б
4	—	8	10—11	12—13	13—14А	14Б
23	—	7—8	10	12	14А—14Б	14Б
8	—	9—10	10—11	12—13	14А	14Б—15
19	—	8	11	12—13	14А	14Б
20	—	7—8	10—11	12—13	14А	14Б

Примечание. Для водоемов отсчет развития ведется от медианной даты выклева.

тельствует о том, что этот фактор воздействует в основном на развитие, а не рост.

3) Плотность. Влияние плотности демонстрирует сравнение садков: 2Б (плотность=2 экз./дм²), 3А (1 экз./дм²) и 5 (0.12 экз./дм²). Рост личинок в садках с большей плотностью начинает отставать в последней трети развития (через 40 сут от выклева), причем с приближением метаморфоза различия быстро нарастают: если на стадии XIII личинки всех 3 садков примерно равны по размерам, то на стадии XIVБ они различаются уже значительно (рис. 1, В и 2).

Аналогичные выводы дает сравнение водоемов с различной плотностью личинок. Например, очень низкая плотность в водоемах 2 и 17Б обусловила более быстрое развитие личиночных группировок на заключительном этапе и очень интенсивный (по сравнению с другими водоемами) рост. Так, на стадии XIVБ личинки водоема 17Б превышали по массе личинок из всех водоемов (кроме водоема 2) в 1.8—2.8 раза. Различия сохранялись и при выходе сеголеток на сушу (см. табл. 2).

В противоположность воздействию на рост влияние плотности на развитие довольно слабое и сказывается в основном лишь в самом конце его (отмечается некоторое замедление развития при повышенной плотности).

Данные литературы по другим видам хвостатых амфибий также свидетельствуют, что плотность личинок сильно влияет

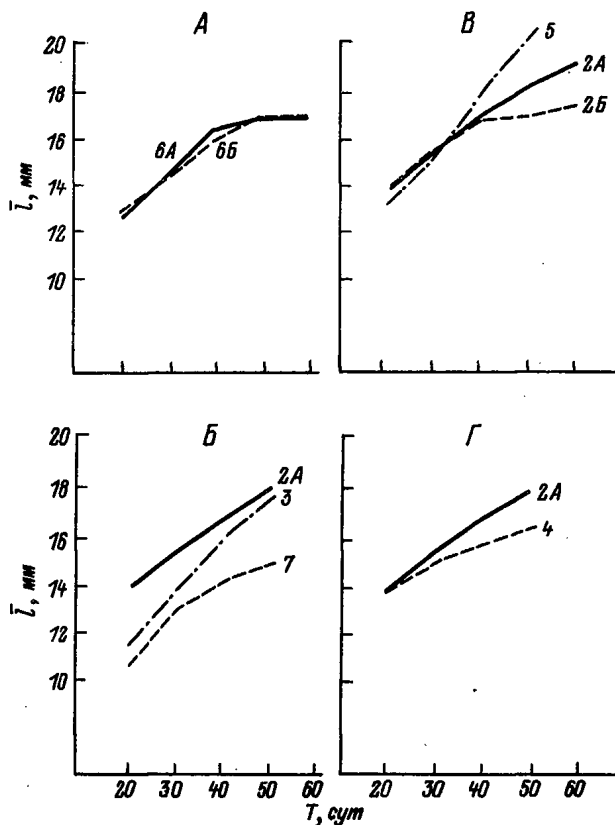


Рис. 1. Кривые среднего роста личинок в садках (по изменениям \bar{L})
Номера садков указаны рядом с кривыми

на их рост (Wilbur and Collins, 1973; Harris et al., 1988) и слабо — на развитие (Wilbur, 1976). Аналогичное сибирскому углозубу замедление развития на его заключительных этапах, выявленное для личинок амбистом, Вильбур и Коллинз объясняют тем (Wilbur and Collins, 1973), что для начала метаморфоза личинкам требуется достичь определенных минимальных размеров (что может задерживать его наступление при высокой плотности личиночных группировок).

Так как ячея садков пропускает метаболиты и пищевые объекты, на развитие и рост личинок в садках может оказывать влияние их плотность вне садков. Доказательством этому служит сравнение личинок в садках 2А (водоем 17А) и 4 (водоем 18). Оба водоема имели примерно одинаковый температурный режим, но в водоеме 17А все личинки были уничтожены головастиками еще на ранних стадиях развития, в водоеме 18 их плотность была наибольшей среди всех водоемов. Развитие в обоих садках шло примерно

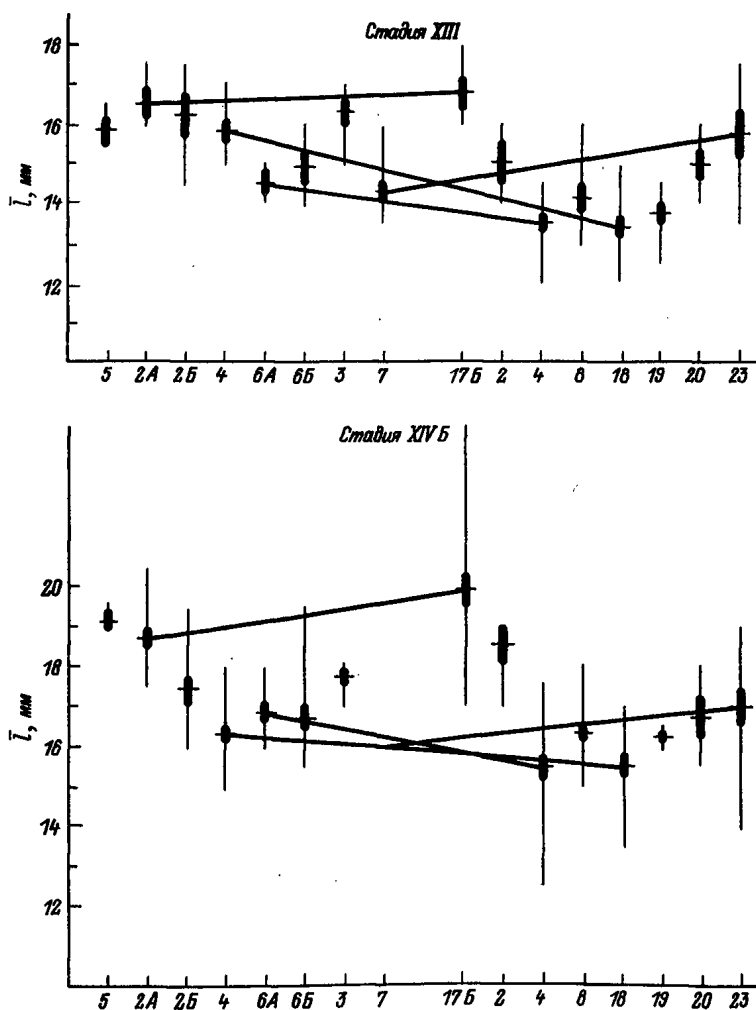


Рис. 2. Размеры личинок (l) на стадиях XIII и XIV Б в садках и водоёмах. Горизонтальные черточки обозначают среднюю длину тела, столбики — разброс значений длины тела, косые линии соединяют значения в садках и соответствующих водоёмах.

параллельно, рост же протекал значительно быстрее при отсутствии личинок вне садка, причем различия резко нарастали к концу развития.

Необходимо учитывать, что плотность личинок в водоёме — величина нестабильная и находится в тесной связи с уровнем воды в водоёме: при резком его падении происходит многократное увеличение плотности личинок. Такое явление имело место в водоёме 8, где средняя глубина с 30 см снизилась 27/VII до 10 см (6/VIII водоём полностью пересох) и в водоёме 23, где падение уровня воды до средней глубины 10 см произошло 31/VII (пересох

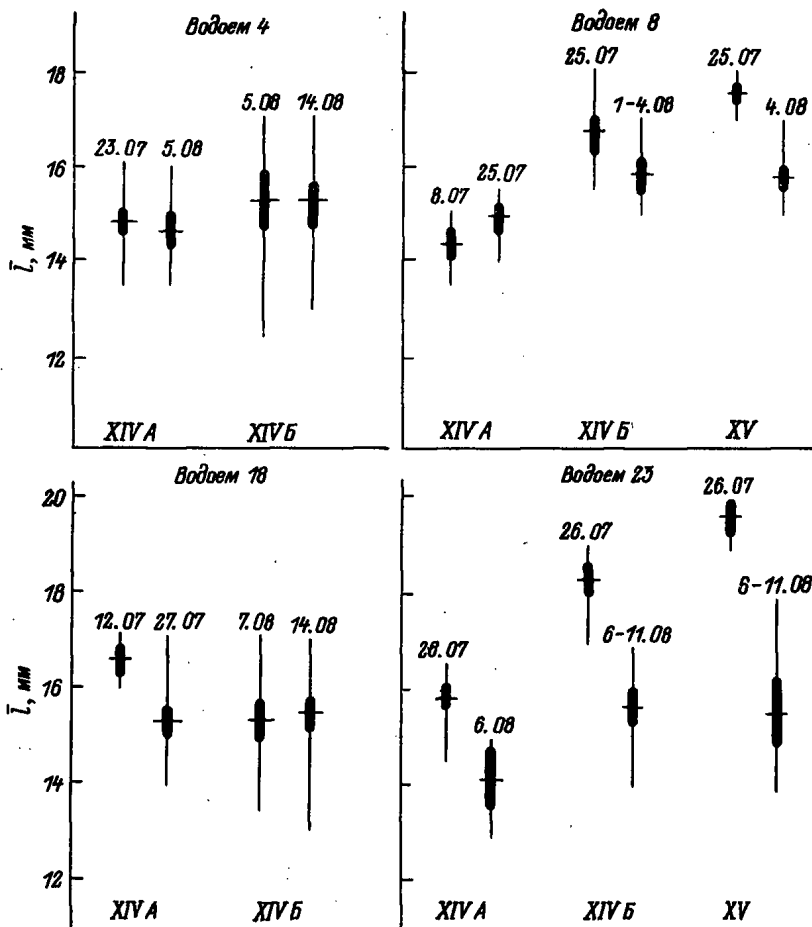


Рис. 3. Размеры ранних и поздних личинок на старших стадиях
 Числа над вертикальными линиями обозначают дату измерения личинок, под этими линиями — стадию развития, остальные обозначения как на рис. 2.

10/VIII). К началу этих критических периодов часть личинок в данных водоемах уже завершила метаморфоз, но большинство продолжало развитие. В результате при сохранении нормальных темпов развития рост более поздних личинок в данных водоемах резко замедлился, что иллюстрирует сравнение их размеров на определенных стадиях в разные сроки (рис. 3). На стадиях XIVA—XV в водоеме 23 и на XIVB—XV в водоеме 8 личинки более ранних сроков были значительно крупнее личинок более поздних сроков. Предположение В. Г. Ищенко (1984) об ускорении развития личинок углозуба при пересыхании водоема нами не было обнаружено. Отметим, что ускорение темпов развития личинок при пересыхании водоемов выявлено для 2 видов тритонов на Кавказе

(Тархнишвили, 1986) и отсутствует у амбистом (Semlitsch, 1987), притом для последних, как и у сибирского углозуба, при этом происходило значительное замедление роста.

Дополнительный материал о воздействии внутрипопуляционных и внешних факторов на личиночные группировки позволяет получить анализ различий их развития и роста в садках и водоемах (который, кроме того, имеет методическое значение). С этой целью проанализированы данные по 4 водоемам и садкам.

Можно выделить три типа взаимоотношений условий в садках и вне их: 1) плотность в водоемах и садках примерно на одном уровне (водоемы 4 и 18); 2) плотность личинок в водоеме немного ниже, чем в садке (здесь для сравнения личинок садка 2А, вместо водоема 17А, в котором все личинки погибли, мы сочли возможным использовать аналогичный ему по своим характеристикам водоем 17Б); 3) средние размеры личинок в садке при выклеве были меньше, чем вне его, а их плотность — несколько больше (водоем 7).

Рассмотрим выделенные типы.

Тип 1. Как видно из табл. 3, темпы развития личинок в водоемах весь период отстают от развития в соответствующих садках. Соотношение роста личинок в садках и водоемах показано на рис. 4. С самого начала развития рост личинок в садках опережает их рост в водоемах, но где-то в середине развития его темпы выравниваются, а к концу развития более высокие темпы роста наблюдаются уже вне садков, что ведет к сближению размеров личинок в садках и вне их на пред- и метаморфозных стадиях (см. рис. 2). Индекс упитанности (Q) личинок в водоемах (рис. 5) в 1 половину периода развития меньше, чем в садках, но в дальнейшем эти показатели примерно равны.

Тип 2. Развитие в водоеме отстает от развития в садке только в первую половину периода, затем эти различия постепенно сглаживаются. После начальных опережающих темпов роста личинок в садке, следует быстрое выравнивание, и во второй половине развития значительно более быстрые темпы роста наблюдаются уже вне садков, что ведет к существенному превышению размеров старших личинок водоема над личинками садка. Средний Q личинок в водоеме во второй половине развития гораздо выше чем в садке.

Тип 3. Личинки в садке и вне его весь период развивались в целом параллельно. В результате более быстрых темпов роста в первой половине развития личинки садка догоняют в середине периода по размерам личинок водоема, но в дальнейшем более низкие темпы роста личинок в садке ведут к уменьшению их размеров на старших стадиях по сравнению с личинками в водоеме. Средний Q личинок водоема, первоначально близкий Q личинок садка, во 2 половине развития значительно превосходит его.

Соотношение роста личинок в садках и вне их для каждого типа условий можно представить в виде схемы (рис. 6). Видно,

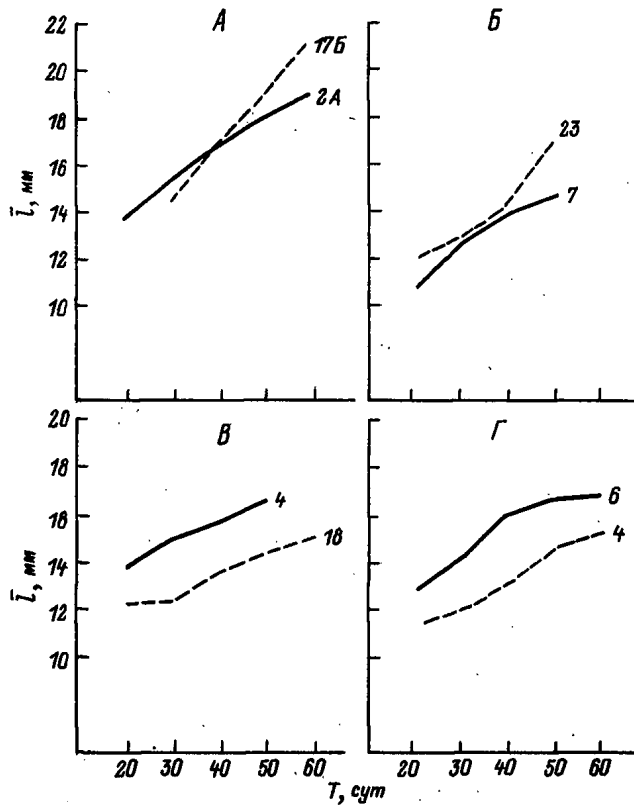


Рис. 4. Кривые роста в садках и соответствующих водоемах
 Сплошными линиями обозначены кривые роста в садках, пунктирной — в водоемах;
 номера садков и водоемов указаны рядом с кривыми

что во всех случаях существуют некие общие закономерности: темпы роста личинок в садках в 1 половину развития опережают темпы роста вне их, во 2 же соотношение обратное (хотя отставание в росте для различных личиночных группировок садков происходит в разной степени).

Данные закономерности объясняются различным воздействием факторов температуры и плотности в садках и вне их. Общее для всех садков опережение личинок в росте в 1 половину периода развития, вероятно, обуславливается тремя взаимосвязанными причинами: 1) особенностями поведения младших личинок углуба, которые все время практически проводят на дне; 2) повсеместным расположением садков на более мелководных участках (средняя глубина садков 30—40 см, тогда как водоемов — 50—70 см); 3) ввиду значительной температурной стратификации водоемов в первой половине периода развития личинок (когда разница между температурой на поверхности и на дне в среднем составляла 2.8—4.4°), температура данного слоя в садках в этот

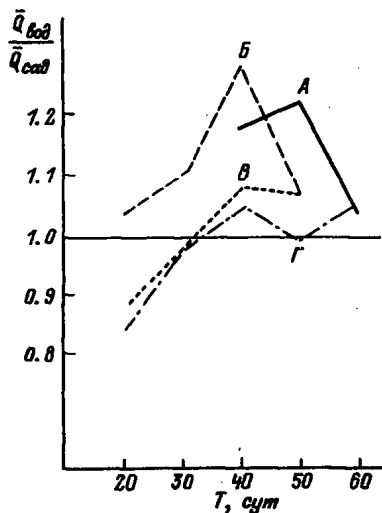


Рис. 5. Динамика соотношения индекса упитанности в садках и соответствующих водоемах:

A — садок 2А/водоем 17Б; Б — 7/23; В — 6/4

период была на 2—3° выше, чем для большей части площади водоемов. Кроме того, различия в темпах роста между личиночными группировками садков и водоемов могли быть усилены тем, что растянутость выклева личинок после медианной даты выклева (от которой проводился отсчет времени развития личиночной группировки водоема), как правило, больше чем до нее.

С ходом лета температурная стратификация водоемов постепенно уменьшается (в последней трети периода развития она

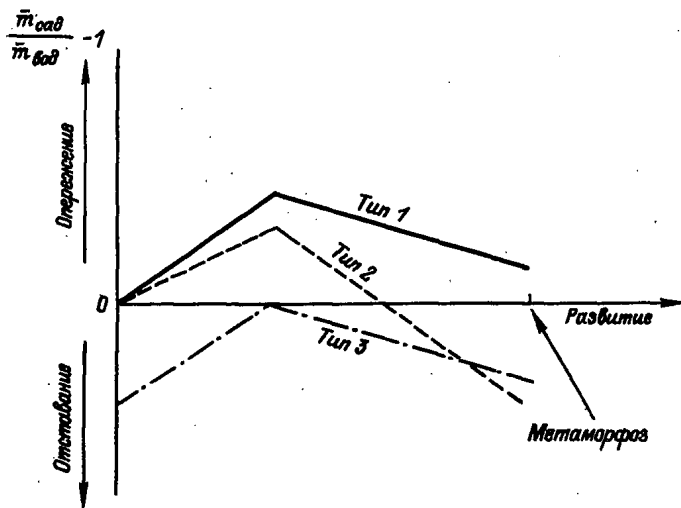


Рис. 6. Схема роста личинок в садках относительно их роста в соответствующих водоемах

Описание типов в тексте

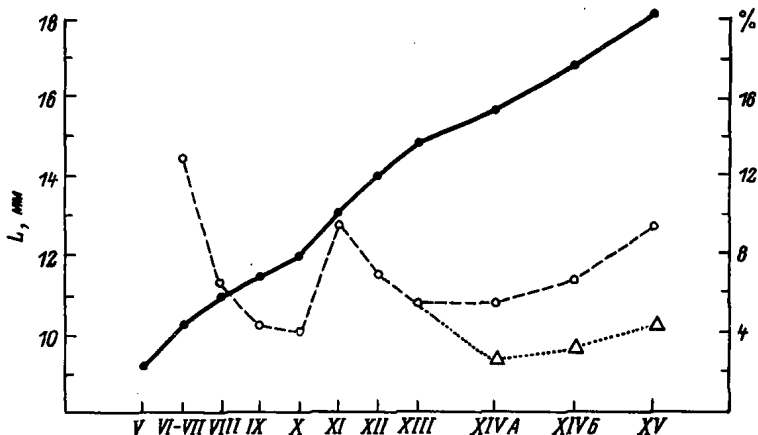


Рис. 7. Динамика роста личинок по стадиям развития
 Сплошная линия соединяет средние размеры личинок (l) на разных стадиях развития; пунктирная — значения прироста (%) на каждой стадии; точечная — эти же значения за промежутки времени, равной продолжительности «короткой» стадии

составила в разных водоемах $0.9—2.0^\circ$), в то же время старшие личинки меньше времени проводят на дне, поэтому влияние температурного фактора во 2 половине периода развития практически нивелируется. Основным фактором, вызывающим различные темпы роста в садках и вне их, в этот период становится плотность личинок, поэтому в тех водоемах, где плотность личинок вне садков была меньше, чем внутри их, более быстрые темпы роста наблюдались уже для личиночных группировок вне садков. Видимое сближение показателей размеров личинок в садках и вне их при примерно одинаковой плотности (тип 1), вероятно, связано с общим уменьшением темпов роста на более поздних стадиях развития (см. рис. 7).

Таким образом, в развитии личинок сибирского углозуба в водоемах Уссурийского заповедника четко выделяются температурно-зависимый и плотностно-зависимый периоды. В первую половину периода развития вариabельность личинок по темпам развития и роста (как между водоемами, так и внутри их) в основном обусловлена температурным фактором, который усиливает имевшуюся изначально генетическую изменчивость. Во вторую половину периода развития эта вариabельность продолжает усиливаться за счет вышедшего на первый план фактора плотности.

Некоторые закономерности роста личинок можно выявить при анализе динамики их прироста на разных стадиях развития.

На рис. 7 показаны средние размеры, на рис. 8 — средние индексы упитанности личинок на разных стадиях развития для всей популяции в целом (всего использовано около 1000 измерений в 12 водоемах). На рис. 7 промежутки между стадиями на оси абсцисс примерно пропорциональны продолжительности этих

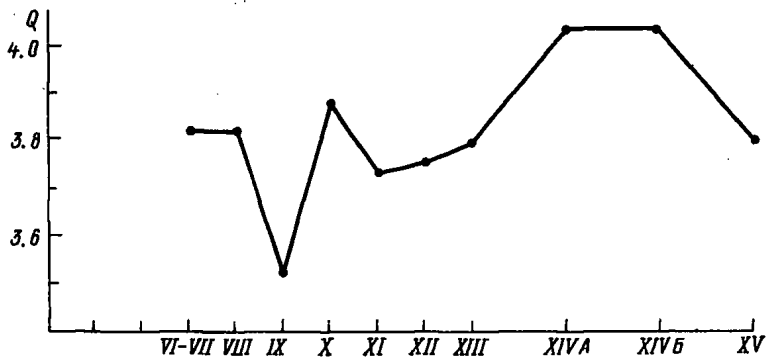


Рис. 8. Кривая изменения среднего индекса упитанности (Q) по стадиям

стадий (с этой точки зрения, стадии V—XII являются «короткими», а XIII—XV — «длинными»). Средний прирост размеров тела личинок на разных стадиях неравномерен. По всей видимости резкое падение темпов роста на стадиях VIII—X (и падение Q на стадии XI) связано с начавшимся влиянием плотности. Вероятно, выраженная в массе на единицу объема плотность в большинстве водоемов на этих стадиях превышает некий предел, при котором начинается ингибирование роста. Кроме того, по нашим наблюдениям, в этот период в личиночных группировках развивается каннибализм, в связи с чем гибель личинок на этих стадиях, вероятно, весьма значительна. Отсюда видимое ускорение роста на XI стадии, возможно, вызвано гибелью более мелких личинок. Весь оставшийся период развитие (после стадии XI) идет с постепенным замедлением темпов роста личинок. Отмеченное для предметаморфозных стадий увеличение индекса упитанности личинок, вероятно, отражает накопление ими резервных веществ для успешного прохождения метаморфоза.

Учитывая, что приведенные выше объяснения тенденций роста личинок по стадиям имеют предположительный характер, данные тенденции требуют дальнейшего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Басарукин А. М., Боркин Л. Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба на острове Сахалин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984.— Т. 124.— С. 12—54
- Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // Экологические основы скорости роста и развития животных.— Свердловск, 1985.— С. 61—75
- Григорьев О. В. Использование термографа в герпетологических исследованиях для записи температуры воды в водоемах // Экология наземных позвоночных Сибири.— Томск, 1983.— С. 159—160
- Ищенко В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба в природных условиях // Особенности роста животных и среда обитания.— Свердловск, 1984.— С. 20—36.
- Коротков Ю. М. К экологии когтистого тритона и сибирского углозуба в Приморском крае // Зоол. жури., 1977.— Т. 56.— № 8.— С. 1258—1260
- Кузьмин С. Л. Питание метаморфизирующих личинок сибирского углозуба // Экология, 1983.— № 3.— С. 61—65

- Кузьмин С. Л.* Возрастные изменения питания сибирского углозуба // Зоол. журн., 1984.— Т. 63.— № 7.— С. 1055—1061
- Кузьмин С. Л.* Избирательность питания и пищевое поведение личинок сибирского углозуба // Экология, 1985.— № 5.— С. 34—39
- Ларионов П. Д.* Размножение сибирского углозуба в окрестностях Якутска // Зоол. журн., 1976.— Т. 55.— № 8.— С. 1259—1261
- Лебедкина Н. С.* Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. Hynobiidae // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1964.— Т. 33.— С. 75—172.
- Никольский Г. В.* Биология рыб.— М., 1944.— 231 с.
- Сапожников Г. П.* О взаимоотношениях сибирского углозуба и дальневосточной лягушки в водоемах Уссурийского заповедника // Вопр. герпетологии.— Автореф. тез. докл. VII Всесоюзн. герпетол. конф.— Киев, 1989.— С. 233—234
- Сытина Л. А., Медведева И. М., Година Л. Б.* Развитие сибирского углозуба.— М.; Наука, 1987.— 87 с
- Тархнишвили Д. Н.* Динамика роста личинок двух видов тритонов на Кавказе // Экология, 1987.— № 1.— С. 21—27
- Тархнишвили Д. Н., Пястолова О. А.* Особенности развития личинок симпатрических видов тритонов западного Кавказа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986.— Т. 158.— С. 151—155
- Berven K. A., Gill D. E.* Interpreting geographic variation in life-history traits // American Zoologist, 1983.— N 1.— P. 85—97
- Bruce R. C. A.* comparison of the larval periods of Blue Ridge and Piedmont mud salamanders (*Pseudotriton montanus*) // Herpetologica, 1978.— N 4.— P. 325—332
- Harris R. N., Alford R. A., Wilbur H. M.* Density and phenology of *Notophthalmus viridescens* in a natural pond // Herpetologica, 1988.— N 2.— P. 234—242
- Ireland P.* Reproduction and larval development of the gray-bellied salamander *Eurycea multiplicata griseogaster* // Herpetologica, 1976.— N 3.— P. 233—238
- Semlitsch R. D.* Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander *Ambystoma talpoideum* // Copeia, 1987.— N 1.— P. 61—69
- Swierad J.* Wintering of newt larval (*Triturus*) in small lakes in the Western Beskid Mountains (Poland) // Folia biologica (Krakow), 1983.— N 1.— P. 79—92
- Wilbur H. M.* Competition, predation, and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community // Ecology, 1972.— Vol. 53.— N 1.— P. 3—21
- Wilbur H. M.* Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica* // Ecology, 1976.— Vol. 57.— N 6.— P. 1289—1295
- Wilbur H. M., Collins J. R.* Ecological aspects of amphibian metamorphosis // Science, 1973.— Vol. 182.— N 4119.— P. 1305—1314

G. P. Sapozhnikov

SOME PECULIARITIES OF LARVAL DEVELOPMENT AND GROWTH OF SALAMANDRELLA KEYSERLINGII

Development and growth of the larvae are followed in natural ponds and pens at Ussurijsky Reserve (Primorsky Krai — Maritime Territory). The metamorphosis starts at the beginning of July, however the first postmetamorphic salamanders leave the ponds in the middle of the month. The growth rates in the wild nature on the older stages decrease. The duration of larval period becomes shortened and the sizes of metamorphic specimens increase with the temperature rise. The density of larvae is negatively correlated with the rates of development and growth, but its influence on the last parameter is more considerable. Growth rates variability of larvae on earlier stages is caused by the temperature differentiation of sites, but on older stages it is influenced mainly by the density of larvae. The causes of the differences in the development and growth of larval groups in pens and natural ponds are analysed.