

УДК 597.828.57.042

ИЗУЧЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОСВЕЩЕННОСТИ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*)

© 2004 г. А. Б. Ручин

Мордовский государственный университет, Саранск 430000

e-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.08.2003 г.

В лабораторных опытах повышение температуры (25°C) ускоряло личиночное развитие травяной лягушки, а повышение освещенности (в ряду 0, 100, 2500 лк) увеличивало размеры головастика. Смертность личинок до наступления метаморфоза больше при высокой температуре и нулевой освещенности. Крупные сеголетки появлялись при температуре 21°C и освещенности 100 и 2500 лк. Предполагаются возможные механизмы гормональных процессов, контролируемых изученные характеристики.

Среди многих абиотических факторов, влияющих на личиночное развитие амфибий, температура и свет (освещенность) имеют, пожалуй, первостепенное значение. В литературе имеются многочисленные сведения о влиянии температуры на развитие некоторых видов рода *Rana* (Magtof, 1956; Wollmuth, Crawshaw, 1988; Тархнишвили, Манукян, 1989). Относительно светового фактора данных явно недостаточно. Встречаются лишь разрозненные и противоречивые публикации о воздействии фотопериода на личиночное развитие амфибий (Ирихимович, 1947; Топоркова, Клименко, 1977). Что касается освещенности, характер ее влияния на развитие земноводных изучен в недостаточной степени.

В известных нам работах влияние температуры и освещенности изучалось независимо друг от друга. В то же время действие этих факторов на животных, как правило, постоянно и осуществляется совместно, т.к. температуру водоемов определяет главным образом солнечная радиация (Гигиняк, 1987). Поскольку головастики травяной лягушки придерживаются хорошо прогреваемых мелководий, то на их развитие оказывают совокупное действие температура и освещенность. В настоящей работе мы попытались проследить ход личиночного развития травяной лягушки в разных условиях температуры и освещенности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Икра травяной лягушки получена из естественного водоема из одной кладки, которую осторожно переносили в лабораторию и инкубировали целиком при рассеянном естественном периодическом освещении (100 лк) и температуре 21 °С. Для опытов отбирали одноразмерных (длина тела 3.5 мм, масса 9 мг) перешедших к активному питанию личинок на стадии 38 (Дабагян, Слепцо-

ва, 1975). Исследования проводили в двукратной повторности в аквариумах с объемом воды 25 л (размер сосудов 40 x 27 x 25 см). Плотность посадки 2 ос/л.

Изучали влияние трех режимов круглосуточной освещенности (отсутствие света - 0 лк, слабый рассеянный свет - 100 лк, сильный свет - 2500 лк) и двух режимов температуры (21° - оптимум и 25°C - верхний предел) (Терентьев, 1950) в различных вариациях. Были использованы следующие варианты температуры/освещенности: 2170 лк, 217Ю0 лк, 2172500 лк, 2570 лк, 257100 лк и 2572500 лк. Нужный терморегим обеспечивали работой терморегуляторов с точностью до 0.1-0.2°C. Необходимую освещенность создавали люминесцентными лампами (марка ЛБ), находящимися сверху на расстоянии 50 см от поверхности воды, и измеряли люксметром Ю-116. В "темноте" аквариумы закрывали непрозрачным колпаком. При этом данный вариант условно обозначали как "0 лк", т.к. освещенность на уровне тысячных долей люкса выходила за пределы чувствительности измерительного прибора.

Личинок кормили измельченными листьями крапивы и небольшими порциями сваренного вкрутую желтка куриного яйца. При этом следили за тем, чтобы корм постоянно находился в аквариумах в избытке, т.е. у головастика имелась возможность круглосуточного потребления пищи. Длину тела, массу и стадии развития головастика регистрировали через 7-10 дней, с началом метаморфоза - ежедневно. Ежедневно сливали 1/4 часть объема воды с одновременной чисткой аквариумов (доливали отстоянную дехлорированную воду). Статистическая обработка цифрового материала проводилась стандартными методами с использованием *t*-критерия Стьюдента, а также методом двухфакторного дисперсионного анализа (Лакин, 1990).

Таблица 1. Рост и развитие личинок травяной лягушки в разных режимах температуры/освещенности

Режим температуры/освещенности, °С/лк	Дни от вылупления	Число особей	Длина тела, мм	Масса, мг	Стадии развития
21/0	8	48	8.3 ± 0.1	102.2 ± 1.0	38-40
	15	45	10.4 ± 0.1	160.9 ± 2.8	39-42
	25	44	14.2 ± 0.1	466.5 ± 8.3	44-46
21/100	8	49	8.8 ± 0.1	111.8 ± 1.2	38-41
	15	48	11.3 ± 0.1	186.9 ± 3.4	40-42
	25	48	15.0 ± 0.1	606.5 ± 5.7	45-48
21/2500	8	49	9.7 ± 0.1	123.2 ± 0.9	39-41
	15	49	12.2 ± 0.1	244.9 ± 3.1	40-42
	25	49	15.3 ± 0.1	619.0 ± 5.0	46-48
25/0	8	47	8.0 ± 0.1	93.7 ± 1.2	39-41
	15	44	9.8 ± 0.1	133.2 ± 3.0	40-42
	25	40	14.0 ± 0.1	450.8 ± 10.2	45-47
25/100	8	49	8.5 ± 0.1	98.5 ± 1.1	39-42
	15	48	10.2 ± 0.1	158.4 ± 2.5	40-43
	25	48	14.7 ± 0.1	540.2 ± 6.1	48-50
25/2500	8	48	9.2 ± 0.1	116.3 ± 2.5	40-43
	15	38	11.6 ± 0.1	221.2 ± 3.5	41-44
	25	0	-	-	-

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные в табл. 1 результаты экспериментов показывают, что личиночное развитие травяной лягушки ускорялось при температуре 25° по сравнению с развитием при 21°C. При этом в любых режимах температуры/освещенности влияние данного фактора проявлялось одинаково. Так, на 15 и 25-й день эксперимента темпы онтогенеза личинок при высокой температуре были на 1-2 стадии выше, чем при низкой ($p < 0.05$), независимо от светового режима. Действие освещенности на развитие травяной лягушки, в отличие от температуры, было незначительно, хотя и зарегистрирована некоторая тенденция к его ускорению при повышении интенсивности освещения.

По-иному действовали изучаемые факторы на рост головастиков. Повышение температуры приводило к снижению темпа роста особей независимо от света. На 15-й день развития при освещенности 0, 100 и 2500 лк масса головастиков при температуре 25°C составляла соответственно 133, 158 и 221 мг, тогда как при 21°C - соответственно 161, 187 и 245 мг ($p < 0.05$). Из приведенного приме-

ра также видно, что повышение освещенности увеличивало размеры личинок при любой из температур. В режиме с освещенностью 2500 лк длина головастиков в среднем превышала данный показатель при 0 лк на 12, при 100 лк - на 6% ($p < 0.05$), масса соответственно на 25 и 12% ($p < 0.01$).

Смертность личинок до начала метаморфоза увеличивалась при высокой температуре и нулевой освещенности (см. табл. 1). Например, в режиме 25°/0 лк отход головастиков был в 1.7 раза выше (соответственно, 10 погибших особей против 6), чем при 21°/0 лк ($p < 0.05$). В период с 20 по 24-й день эксперимента в режиме 25°/2500 лк наблюдалась 100%-ная смертность личинок. Гибель головастиков происходила в основном на 49-51-й стадиях развития, т.е. на самых ранних этапах метаморфоза. Видимо, чрезмерное возрастание энергетических затрат в период метаморфоза при высоких температуре и освещенности, по нашим наблюдениям, приводило к истощению организма и, в конечном итоге, к смерти метаморфизирующих особей. Морфологически большинство погибших личинок имели по две передние конечности и хвост на начальных этапах редукции.

В связи с ускорением темпов онтогенеза продолжительность личиночного развития и метаморфоза снижалась при высокой температуре (табл. 2). Так, в режиме 25°/100 лк первый показатель уменьшался в среднем на 1.3 суток по сравнению с вариантом 21°/100 лк. Значительное увеличение времени развития наблюдалось в темноте (в среднем на 8% выше, чем при освещенности 2500 лк, $p < 0.05$). Даже при высокой температуре данный показатель был равен таковому в режиме 21°/100 лк. Наибольшие размеры прошедших метаморфоз сеголеток зарегистрированы при освещенности 100 и 2500 лк и низкой температуре, т.е. коррелируют с темпом роста личинок. Смертность метаморфизирующих особей увеличивалась при высокой температуре и в темноте.

В природе ранние этапы онтогенеза травяной лягушки протекают на мелководье, в хорошо прогреваемых местах с высокой освещенностью. В глубоких затененных водоемах, где температура не превышает 15°C, развитие происходит в несколько раз медленнее (Терентьев, 1950; Банников, Денисова, 1956; Северцов и др., 1998). Таким образом, температура и освещенность неразрывно связаны между собой. При этом температура в значительной степени модифицирует скорость развития, а освещенность большей частью влияет на рост головастиков. Анализ влияния обоих факторов методом двухфакторного дисперсионного анализа показал, что наиболее значительно рост и развитие изменяет температура ($p < 0.05$) и в меньшей степени освещенность. Взаимодействие обоих факторов существенно не сказывается

Таблица 2. Некоторые показатели метаморфоза личинок травяной лягушки в различных режимах температуры/освещенности

Режим температуры/освещенности, °С/лж	Продолжительность личиночного развития, сутки	Продолжительность метаморфоза, часы	Смертность метаморфизирующих особей, %	Длина тела сеголеток, мм	Масса тела сеголеток, мг
21/0	36.3 ± 0.2	69.6 ± 12.6	22.5	14.8 ± 0.1	302.5 ± 7.1
21/100	33.9 ± 0.1	52.8 ± 7.6	10.4	17.9 ± 0.1	464.5 ± 4.6
21/2500	33.6 ± 0.2	55.2 ± 8.2	12.2	17.9 ± 0.1	458.7 ± 7.0
25/0	34.0 ± 0.2	48.0 ± 9.9	22.7	14.5 ± 0.1	284.3 ± 4.9
25/100	32.6 ± 0.1	28.8 ± 5.4	14.6	15.8 ± 0.1	371.7 ± 6.8
25/2500	-	-	100	-	-

на показателях, что говорит о разнонаправленности влияния этих факторов.

В целом наши результаты согласуются с данными Курамото (Kuramoto, 1975), который установил, что при повышении температуры у головастиков травяной лягушки на фоне ускорения развития замедляется рост. Увеличение темпов онтогенеза связано с генетически заложенной программой, по которой личинкам, обитающим в пересыхающих водоемах с высокой температурой, необходимо в короткие сроки закончить метаморфоз для более длительного периода последующего развития до первой зимовки (Северцов, Сурова, 1979). При этом размеры "низкотемпературных" сеголеток после метаморфоза больше, чем "высокотемпературных", что также было показано в ходе наших экспериментов.

Если полученные результаты по влиянию температуры легко объяснимы, то относительно действия освещенности на развитие и рост личинок травяной лягушки высказываются противоречивые мнения. Терентьев (1950) отмечал, что яйца лягушки при прочих равных условиях развиваются с такой же скоростью, что и на свету. Сытина и Никольская (1984) экспериментально доказали, что, несмотря на повышение температуры на 1-2°C в центре кладки, быстрее развиваются и первыми выклевываются зародыши приповерхностных более освещенных слоев.

В опытах Ирихимовича (1947) не было установлено достоверных различий по скорости роста головастиков при удлинённом и укороченном фотопериоде. Предполагается, что уменьшение воздействия светом во времени ведет к усилению секреции тиреотропина и, соответственно, ускорению метаморфоза. Однако не стоит забывать, что метаморфоз травяной лягушки проходит в конце июня—начале июля (опыты проводились в июне), когда укорочение светового дня незначительно и еще не может существенно повлиять на скорость метаморфоза. Даже если принять во внимание это предположение, то личинки травя-

ной лягушки, развивающиеся в условиях полярного дня (например, на Кольском полуострове), не смогли бы пройти метаморфоз. В природе такая ситуация не наблюдается. Следует отметить не совсем верный подход к методике постановки опыта. Так, кормление осуществлялось только в течение 6 ч во время светового дня. Остальной промежуток времени опытные группы корм не получали. В то же время свет мог привести к увеличению затрат энергии (сходно с молодью рыб (Ручин, 2001)), вследствие чего головастики, содержащиеся при 17-часовом естественном дне, отставали в размерах. Усиление метаболизма на свету у озерной лягушки показано также в работе Бескровного (1952).

Иные результаты получены другими авторами. В опытах Шнейдера (Schneider, 1948, цит. по: Топоркова, Клименко, 1977) личинки травяной лягушки росли и развивались в темноте хуже, чем при естественном и круглосуточном освещении. Головастики остромордой лягушки при длительном затенении развиваются медленнее, чем при круглосуточном освещении (Топоркова, Клименко, 1977). В опытах развитие личинок шпорцевой лягушки при однократном полутрехчасовом световом воздействии в сутки задерживалось по сравнению с контрольными особями, содержащимися в условиях круглосуточного освещения (Toivonen, цит. по: Боркин и др., 1981).

Как известно, у амфибий хорошо развит пинеальный орган, воспринимающий изменения света и темноты (Чазов, Исаченков, 1974). При этом в темноте наблюдается увеличение секреции мелатонина эпифизом, который замедляет развитие и рост головастиков некоторых лягушек (Delgado et al., 1987; Edwards, Pivorun, 1991). Наряду с гормональными влияниями в темноте нарушается синтез витамина D, что также отрицательно сказывается на организме животных. По нашему мнению, снижение темпов онтогенеза и роста личинок в темноте надо считать вполне естественным явлением.

Можно предположить следующую схему влияния света на личинок лягушки. Различная интенсивность освещения, действуя через зрительный анализатор, стимулирует деятельность аденогипофиза, который, в свою очередь, выделяет ростостимулирующие гормоны, способствующие увеличению размеров, но не влияющие на развитие (Crim, 1975; Sakoe et al., 1980). В противоположность мнению Ирихимовича (1947), имеются сведения (Frawley, Walker, 1974; Wright et al., 1986) об усилении секреции тироксина на свету. Возможно, при высокой освещенности (2500 лк) повышается секреция стимулирующих рост гормонов, например пролактина, а при низкой (100 лк) - тироксина, что объясняет увеличение темпов роста в первом случае и уменьшение продолжительности метаморфоза - во втором. В любом случае механизмы влияния света на личиночное развитие амфибий требуют серьезного изучения и уточнения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Л.Я. Боркину (Зоологический институт РАН) и С.Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН) за помощь и ценные замечания, высказанные в ходе подготовки рукописи.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Президента РФ (МК-1066.2003.04).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г., Денисова М.Н., 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз. 168 с.
- Бескровный М.А., 1952. Зависимость некоторых эколого-физиологических особенностей лягушки озерной (*Rana ridibunda* Pall.) от температуры и света // Зоол. журн. Т. 31. Вып. 3. С. 413-418.
- Боркин Л.Я., Бергер Л., Гюнтер Р., 1981. О гигантских головастиках зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* II Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: ЗИН АН СССР. С. 29-47.
- Гигиняк Ю.Г., 1987. Светотемпературная взаимосвязь и ее значение при определении экологических границ существования гидробионтов // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука. С. 91-97.
- Дабаян В.Н., Слепцова Л.А., 1975. Травяная лягушка (*Rana temporaria*) // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442-462.
- Ирихимович А.И., 1947. Влияние света на скорость развития головастиков *Rana temporaria* II Докл. АН СССР. Т. 55. № 2. С. 177-180.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высш. школа. 293 с.
- Ручин А.Б., 2001. Особенности роста и энергетики карпа (*Cyprinus carpio*) при различной освещенности // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 4. С. 433-438.
- 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 (*Rana temporaria*) и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 3. С. 393-403.
- Сытина Л.А., Никольская Н.Г., 1984. Индивидуальная изменчивость скорости развития зародышей травяной лягушки *Rana temporaria* L. в природе и эксперименте // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука. С. 70-96.
- Тархнишвили Д.Н., Манукян Ю.Ф., 1989. Влияние температуры на рост головастиков малоазиатской лягушки из разных кладок // Тез. докл. 7 Всес. герпетол. конф. Киев. С. 250-251.
- Терентьев П.В., 1950. Лягушка. М.: Сов. наука. 346 с.
- Топоркова Л.Я., Клименко И.А., 1977. Влияние фотопериода на рост и развитие личинок рода *Rana* // Экол. №3. С. 101-103.
- Чазов Е.И., Исаченков В.А., 1974. Эпифиз: место и роль в системе нейрокринной регуляции. М.: Наука. 238 с.
- Crim J.W., 1975. Prolactin-thyroxine antagonism and the metamorphosis of visual pigments in *Rana catesbeiana* tadpoles // J. Exp. Zool. V. 192. № 3. P. 355-362.
- Delgado M.J., Gutierrez P., Alonso-Bedatle M., 1987. Melatonin and photoperiod alter growth and larval development in *Xenopus laevis* tadpoles // Comp. Biochem. and Physiol. A 86. № 3. P. 417-421.
- Edwards M.L., Pivorun E.B., 1991. The effects of photoperiod and different dosages of melatonin on metamorphic rate and weight gain in *Xenopus laevis* tadpoles // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 81. № 1. P. 28-38.
- Frawley L.S., Walker R.F., 1974. Influence of light on thyroid function in bullfrog tadpoles // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 24. № 1. P. 83-86.
- Kuramoto M., 1975. Adaptive significance in oxygen consumption of frog embryos in relation of the environmental temperatures // Comp. Biochem. V. 52. № 1. P. 59-62.
- Martof B.S., 1956. Growth and development of the green frog, *Rana clamitans*, under natural condition // Amer. Midland Natur. V. 55. № 1. P. 101-117.
- Sakoe K., Kazutoshi Y., Masako M., 1980. Growth-promoting and antimetamorphic hormone in pituitary glands of bullfrogs // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 41. № 2. P. 212-216.
- Wollmuth L.P., Crawshaw L.I., 1988. The effect of development and season on temperature selection in bullfrog tadpoles // Physiol. Zool. V. 61. № 5. P. 461-469.
- Wright M.L., Frim E.X., Bonak V.A., 1986. Metamorphic rate in *Rana pipiens* larvae treated with thyroxine and prolactin at different times in the light/dark cycle // Gen. and Comp. Endocrinol. V. 63. № 1. P. 51-61.

EFFECTS OF TEMPERATURE AND ILLUMINATION ON GROWTH AND DEVELOPMENT OF BROWN FROG LARVAE (*RANA TEMPORARIA*)**A. B. Ruchin***Mordovian State University, Saransk 430000, Russia**e-mail: sasha_ruchin@rambler.ru*

The influence of temperature and permanent illumination on the development and growth of brown frog tadpoles from birth to end of metamorphosis was studied. Different variants for regimes of temperature/illumination ($^{\circ}\text{C}/\text{lx}$): 21/0, 21/100, 21/2500, 25/0, 25/100, and 25/2500) were used. The increase of temperature up to 25°C accelerated the development of tadpoles, but the higher illumination (in the 0, 100, 2500 lx order) increased their sizes. The mortality of tadpoles before the beginning of metamorphosis was higher in the 25/0 variant. Large year's brood appeared at the 21°C temperature and 100 and 2500 lx illumination. The differences in the influence of temperature and light on the development of tadpoles appear to be related to effects of these parameters on the activity of hormonal processes.