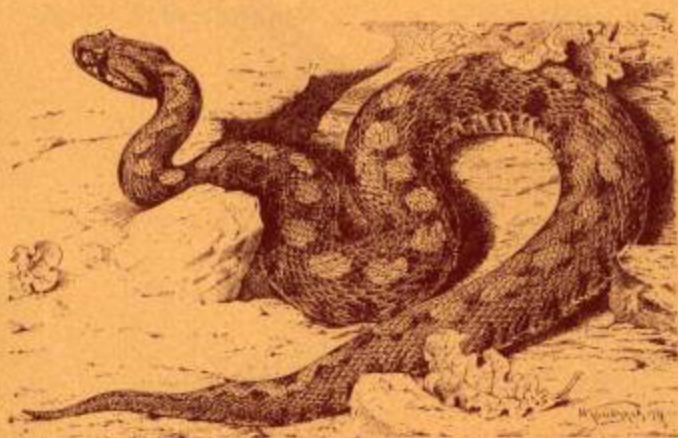


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЭКОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ



ЛЕНИНГРАД

1979

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 89

ЭКОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

СБОРНИК ПОД РЕДАКЦИЕЙ
Н. Б. АНАНЬЕВОЙ и Л. Я. БОРКИНА

ЛЕНИНГРАД

1979

О РАЗМНОЖЕНИИ И РАЗВИТИИ ОСТРОМОРДНОЙ ЛЯГУШКИ, *RANA ARVALIS* В АЛТАЙСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

В. А. Яковлев

Алтайский государственный заповедник (поселок Яйлю)
и Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Материал и методика

Наблюдения за размножением и личиночным развитием остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson) проводились в 1972—1977 годах в различных районах Алтайского заповедника (рис. 1), относящихся в зоогеографическом плане к Северо-Восточному и Центральному Алтаю. Места размножения были выявлены в 1972—1975 годах в ходе полевых работ, носящих экспедиционный характер. Сведения по фенологии (табл. 2) приведены по материалам автора, а также по данным лесников-наблюдателей заповедника и представляют собой даты первых встреч амфибий в активном состоянии весной. Стационарные наблюдения заключались в ежедневных посещениях водоемов, во время которых обращалось внимание на характер поведения лягушек в период размножения, регистрировались даты откладки и количество первых и последующих комков икры, время вылупления личинок и выхода первых сеголеток на сушу. Продолжительность периода развития икры определялась по конкретным кладкам. Данные о продолжительности периода личиночного развития основаны на предположении, что первыми заканчивают метаморфоз личинки, первыми вышедшие из икры.

При определении стадий развития головастиков использовалась схема П. В. Терпентьева (1950). Размеры головастиков и лягушек определялись с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм, вес — с помощью весов фотолюбителя с точностью до 0.01 г. Температура воды измерялась ежедневно в 15 час метеорологическим пружинным термометром в местах скопления кладок на глубине 5—10 см от поверхности, температура воздуха — на высоте 1.5—3.0 см от поверхности почвы. Химический анализ воды мест скопления личинок проводился по методике О. А. Алекина (1954). Пробы воды брались с глубины 5—10 см от поверхности. Содержание ионов водорода определялось с помощью универсальной индикаторной бумаги с точностью до 0.5. Различия плотностей популяций головастиков оценивались визуально и предопределялись различиями количества кладок в сравниваемых водоемах. Большая часть материалов была собрана на трех водоемах, два из которых (водоем № 1 в урочище Кобухта и водоем № 2 у горы Известковой) расположены в северной части заповедника на расстоянии около 1.5 км один от другого, третий (водоем № 3) — в урочище Тантумес в южной части. Описание растительности мест размножения сделано сотрудниками заповедника А. В. Галаниным, Н. И. Золотухиным и Л. В. Мариной.

Результаты и обсуждение

В условиях Северо-Восточного и Центрального Алтая остромордая лягушка использует для размножения различные типы водоемов. В северной части прителецкого района это — скопления весенних вод в понижениях рельефа площадью 500—4500 м², в долине Чулышмана — образующиеся во время паводков частично высыхающие к концу лета небольшие озера (до 15 000 м²), в долине реки Малый Каракем — озера, существующие за счет фильтрации вод реки. В междуречье Средний Кулаш — Верхний Кулаш лягушки держатся вблизи водоемов, образующихся в понижениях рельефа за счет так называемых су-

ваков — каналов оросительной системы (озеро Чалданколь), а также за счет скопления весенних вод (безымянные водоемы в урочище Таштумес). Местами размножения описываемого вида у верхней границы вертикального распространения (1860 м над уровнем моря) являются прибрежные участки крупных (до 4.5 км²) высокогорных озер. Последние частично выходят в тундру, в отличие от других озер, расположенных, как правило, среди леса. Ниже для сравнения приводятся описания двух водоемов — мест размножения *R. arvalis*.

Водоем № 2 у горы Известковой в северной части прителецкого района расположен на высоте 585 м над уровнем моря в поясе черневой тайги (Кумниова,

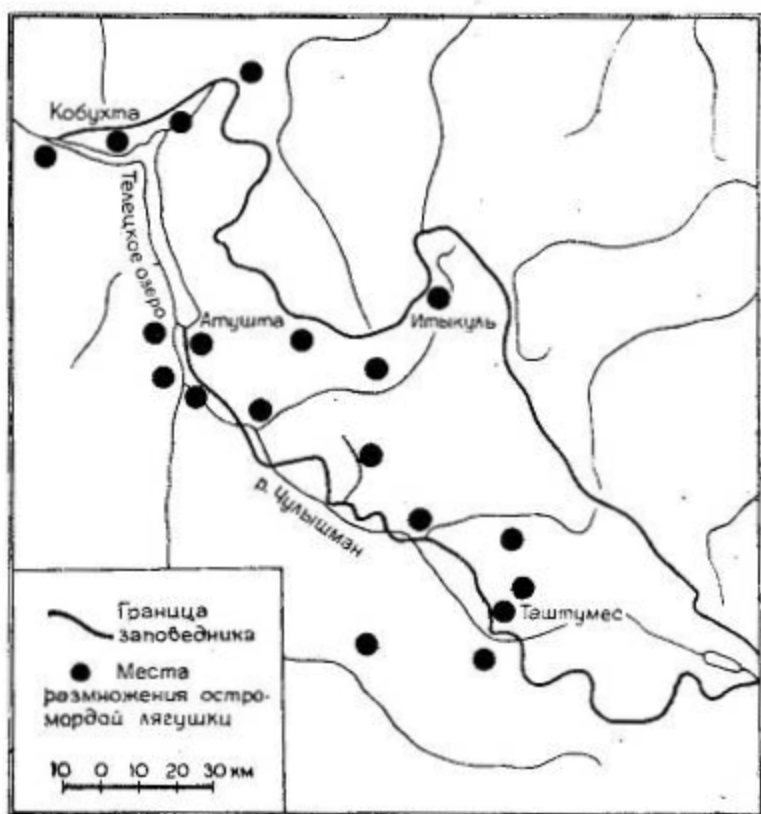


Схема Алтайского заповедника

1960) и представляет собой гипново-сфагново-осоковое болото, образовавшееся в понижении рельефа на месте небольшого озерка. Водоем имеет форму овала, вытянутого с северо-северо-востока на юго-юго-запад, размером 110×45 м. Сплошной слой мхов, заросших осоками и пушицей, в центральной части возвышается над поверхностью воды и придает водоему вид кольца. Растительность представлена осоками (*Carex limosa*, *C. canescens*, *Eriophorum* cf. *gracile*), другими цветковыми (*Naumburgia thyrsiflora*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*), а также гипновыми и сфагновыми мхами. Изредка встречаются *Scirpus sylvaticus*, *Gallium uliginosum*. На сырых лужайках по берегу растут *Stellaria palustris*, *Epilobium montanum*, *Plantago major*, *Veronica chamaedrys*, *Prunella vulgaris*. Со всех сторон водоем окружен кедрово-пихтовым разнотравным лесом.

Водоем № 3 в урочище Таштумес в южной части заповедника расположен на высоте 1660 м над уровнем моря в поясе лиственничных лесов и представляет собой зарастающее эвтрофное озеро. Водоем имеет неправильную форму, приближающуюся к форме круга, размером 55×55 м. Дно покрыто толстым слоем органических остатков. Водная растительность представлена зарослями *Carex dichroa*, *Urticularia vulgaris*. Реже встречаются *Sparganium minimum*, *Hippuris vulgaris*. По берегу озера и в мелководной прибрежной части значительные заросли образуют *Carex nigra*

и *C. dichroa*; встречаются *Ranunculus sceleratus*, *Alopecurus aequalis*, *Rorippa palustris*, *Comarum palustre*, редкие кусты *Dasiphora fructicosa*. С востока и юга к водоему вплотную подходит елово-лиственничный разнотравный лес. В табл. 1 приведены данные химического анализа воды мест скопления личинок в водоеме урочища Таштумес в 1976 году.

Таблица 1

Данные химического анализа воды в водоеме урочища Таштумес

Дата	t°C	pH	Содержание O ₂ , мг/л	Содержание CO ₂ , мг/л
1/VI-76	21.0	5.5	4.82	10.56
11/VI-76	20.9	5.0	6.13	11.00
21/VI-76	18.9	6.5	8.98	9.24
1/VII-76	18.0	6.5	7.90	14.96
11/VII-76	16.1	6.0	5.72	18.48

Появление лягушек весной в разных районах заповедника происходит в разные сроки (табл. 2). Так, если в урочище Кобухта средняя многолетняя дата весеннего пробуждения — 18 апреля, а в устье Чулышмана (Атушта) — 24 апреля, то в урочище Таштумес она отодвигается почти на месяц и приходится, в среднем, на 16 мая. Это объясняется увеличением абсолютных высот на территории заповедника от 440—1900 до 2200—3500 м над уровнем моря по мере продвижения с севера на юг и соответствующим сокращением периода оптимальных для вида температур.

Таблица 2

Сроки весеннего пробуждения остромордой лягушки в разных районах заповедника

Место наблюдений	Время наблюдений						Средняя многолет- няя
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	
Кобухта	—	5/IV	16/IV	2/V	26/IV	13/IV	18/IV
Атушта	20/IV	15/IV	26/IV	4/V	26/IV	—	24/IV
Таштумес	—	—	11/V	3/VI	17/V	1/V	16/V

Как отмечают С. С. Шварц и В. Г. Ищенко (1971), икрометание у *R. arvalis* начинается не ранее, чем через несколько дней после вскрытия водоемов. По нашим наблюдениям, это заключение справедливо для высокогорных популяций лягушек (Таштумес). Что касается прителецкого района, то здесь амфибии приступают к размножению значительно раньше.

Следует отметить, что вскрытие водоемов, пригодных для размножения, в прителецком районе может продолжаться до конца второй декады мая. Так, 15 мая 1976 года в южной части водоема № 1 (33×17 м) еще сохранились участки льда, тогда как в северной его части, более прогреваемой, из икры уже вышли первые личинки.

Продолжительность вскрытия водоема зависит от уровня воды в нем в период ледостава. Если этот уровень низок, то выступающая над поверхностью воды растительность и водоросли образуют после таяния снега весной теплоизолирующий слой, задерживающий процесс таяния льда. При этом температура воздуха на поверхности слоя может достигать 28°C. При высоком уровне воды осенью процесс таяния происходит несколько быстрее.

Первые лягушки появляются в водоемах с освобождением ото льда узких (0.5—1.5 м) прибрежных полос воды. В 1977 году в водоеме урочища Кобухта первые самцы, плавающие в воде над осевшим льдом, были отмечены 13 апреля. Слой воды надо льдом имел глубину в разных местах 10—30 см. Температура воды равнялась +2.0°C, температура воздуха у поверхности незатопленного льда +10.5°C, у поверх-

ности почвы на берегу $+19.5^{\circ}\text{C}$. 14 апреля на снегу в затененной деревьями части берега было найдено три лягушки в состоянии оцепенения, а при специальных поисках в толще снега обнаружено еще пять амфибий на участке около 5 м^2 . 17 апреля в воде, на льду, по берегам водоема было насчитано более 300 лягушек, найдено несколько пар *in amplexus*.

Спаривающиеся особи могут продолжительное время находиться в положении *in amplexus*. Процесс икротетания занимает полторы-две минуты, в течение которых икра откладывается не непрерывно, а с небольшими (5—10 секунд) промежутками во времени. В момент откладки самец массирует бедрами бока самки, совершая клоакой движения, перпендикулярные направлению движения откладываемой икры. Партнеры находятся на дне водоема и после завершения процесса откладки расходятся.

По данным П. В. Терентьева (1950), О. Ю. Орлова и С. Л. Кондрашева (1971), известны случаи, когда самцы в период икротетания пытаются спариваться с другими самцами своего вида. В ходе наших наблюдений отмечен случай находки самца в положении *in amplexus* с трупом другого самца, а также самца, удерживавшего самку со стороны головы захватом позади ее передних конечностей. Неоднократно случалось находить «цели», состоящие из одной самки и трех-четырех самцов. Подобное явление отмечалось у различных видов П. В. Терентьевым (1950), К. И. Копенным (1973), С. Л. Кондрашевым и др. (1976).

Первые комки икры появляются в прогреваемых участках водоема, когда $\frac{2}{3}$ его еще покрыто льдом. Температура воды при этом у поверхности достигает $+17-18^{\circ}\text{C}$, а у дна на мелководье на глубине 25 см — $+7.5-8.0^{\circ}\text{C}$. В водоемах, расположенных на некотором (около 1.5 км) удалении друг от друга, даты начала периода икротетания могут не совпадать (табл. 3), что объясняется, по-видимому, особенностями микрорельефа и, возможно, в какой-то мере разницей абсолютных высот. В нашем примере водоем № 2 расположен на 90 м выше водоема № 1. В течение одного сезона продолжительность периода икротетания различна как в водоемах одного района (табл. 4), так и в водоемах разных районов (табл. 5). В конкретном водоеме она может быть различной в разные годы. Так, в 1976 году после откладки первого комка икры в водоеме урочища Таштумес наступило резкое похолодание. Второй комок был отложен лишь через 10 дней после первого, а последний — через 14, то есть фактически весь период (без учета первого комка) занял четыре дня. В 1977 году икра откладывалась равномерно с 1 по 20 мая (20 дней).

Икра откладывается в мелководных (15—40 см) прибрежных участках на расстоянии 0.5—3.0 м от берега, а в водоеме № 2 при достаточно высоком уровне воды — и в центральной его части. В водоемах прителецкого района икра не прикрепляется к донной растительности, однако может поддерживаться ею и даже выступать при этом над поверхностью воды. В водоеме урочища Таштумес в 1976 году все кладки оказались прикрепленными к растущей на дне траве.

Говоря об активности лягушек в период размножения, следует отметить, что она не одинакова в различных районах заповедника. Так, на юге, в урочище Таштумес, по наблюдениям 1976 года самцы токуют с 21.00—21.30 до 23.00—24.00 часов, тогда как на севере, в урочище Кобухта и у горы Известковой, голоса самцов можно услышать уже во второй половине дня и до середины ночи. При этом замечено, что на водоемах прителецкого района, расположенных вблизи населенных пунктов или часто посещаемых человеком (Атушта), токование самцов начинается только с наступлением темноты. Тем не менее, и в этом случае многоголосое «бульканье» прителецких лягушек, которое можно

Таблица 3

Различия в сроках начала периода размножения остромордой лягушки
в водоемах северной части прителецкого района

Место наблюдений	Даты начала икрометания			
	1974	1975	1976	1977
Водоем № 1	22/IV	5/V	26/IV	13/IV
Водоем № 2	26/IV	12/V	4/V	20/IV
Разница (сутки)	4	7	8	7

Таблица 4

Продолжительность периодов икрометания остромордой лягушки в водоемах
северной части прителецкого района весной 1974 года

Место наблюдений	Дата откладки первого комка икры	Дата откладки последнего комка икры	Продолжительность периода икрометания, сутки
Водоем № 1	22/IV	8/V	16
Водоем № 2	26/IV	23/V	27
Разница (сутки)	4	15	11

Таблица 5

Продолжительность периодов икрометания остромордой лягушки
в двух районах заповедника весной 1976 года

Место наблюдения	Дата откладки первого комка икры	Дата откладки последнего комка икры	Продолжительность периода икрометания, сутки
Кобухта	26/IV	11/V	15
Таштумес	17/V	31/V	14
Разница (сутки)	21	20	1

услышать за 30—50 м от водоема, заметно отличается от одиночных серий звуков, издаваемых с большими перерывами обитателями высокогорного водоема (Таштумес).

При приближении к водоему людей лягушки, как правило, замолкают и пытаются укрыться. То же самое наблюдается при пролете над водоемом хищных птиц. Интересно, что зачастую амфибии не реагируют на садящихся на воду чирков. Уходя от опасности в воде, иногда резко меняют направление движения, закапываются в ил или массу отмершей донной растительности, прячутся под кочками, заплывают через трещины под лед. На берегу убежищами могут служить различные углубления в почве, полости под камнями, под лежащими стволами деревьев, под поникшей прошлогодней травой. Отдельные экземпляры затаиваются на открытом месте, используя покровительственную окраску. Отмечались случаи, когда лягушки при преследовании пыта-

лись зарываться в снег, сохранившийся в затененных участках берега. Амфибии, находящиеся на берегу, пытаются, как правило, укрыться в воде даже в тех случаях, когда потревоживший их объект (например, идущий наблюдатель) расположен между ними и водой.

В 1974—1976 годах в северной части заповедника (Кобухта) были проведены наблюдения за развитием икры с момента откладки до появления первых личинок, а в 1974 — за развитием личинок до полной резорбции хвоста. В южной части (Таштумес) весь период был прослежен в 1976 году. При сравнении полученных данных (табл. 6) обращает на себя внимание сходство продолжительности этих периодов. По данным Л. Я. Топорковой и С. С. Шварца (1960), а также С. С. Шварца и В. Г. Ищенко (1971), в условиях Крайнего Севера, к которым, по нашему мнению, приближаются условия высокогорий, развитие амфибий происходит в более сжатые сроки.

Таблица 6

Продолжительность периодов развития икры и личинок *R. arvalis* в северном (Кобухта, 495 м) и южном (Таштумес, 1660 м) районах заповедника

Места наблюдений	Дата откладки первого комка икры	Дата вылупления первых головастиков	Период развития икры, сутки	Дата появления первых лягушат	Период развития головастиков, сутки	Период общего развития, сутки
Кобухта (1974)	22/IV	4/V	12	25/IV	52	64
Таштумес (1976)	17/V	30/V	13	17/VII	48	61
Разница (сутки)	—	—	1	—	4	3

О плодовитости лягушек можно судить по количеству икринок в кладках. В 1976 году в урочище Кобухта оно колебалось в пределах 853—1557 ($\bar{x} \pm m = 1190 \pm 17$, $CV = 54.30\%$, $n = 15$), а в урочище Таштумес — 422—861 ($\bar{x} \pm m = 672 \pm 20$, $CV = 67.26\%$, $n = 6$). В 1977 году в кладках водоема Таштумес содержалось 382—1774 ($\bar{x} \pm m = 1144 \pm 86$, $CV = 32.93$, $n = 20$) икринок. Обратило на себя внимание малое число кладок в водоеме урочища Таштумес. Весной 1976 года здесь было отложено всего 8 комков (в 1977 — 29 комков), тогда как в водоеме урочища Кобухта количество кладок превысило 90. В 1974 году общая площадь участков икры, отложенной лягушками в водоеме № 2 у горы Известковой, равнялась примерно 15 м² при толщине слоя около 8 см, причем встречались участки от 20×20 см до 2 м². Кладки в урочище Таштумес в 1976 году, хотя и были сосредоточены в одной части водоема, сплошной массы не образовывали.

Говоря о периоде развития икры, следует отметить ускоренное развитие более поздних кладок (табл. 7). Подобное явление, отмеченное для *R. temporaria* на Полярном Урале (Топоркова и Зубарева, 1965), в Карелии (Ивантер, 1969), а также для *R. arvalis* на Среднем Урале (Шупак, 1973), нельзя объяснить влиянием одного температурного фактора. Так, в нашем примере при средней температуре воды в урочище Таштумес 13.3°С максимальный период развития икры составил в 1976 году 13 суток, а в урочище Кобухта при температуре воды 18.3°С он занял 17 суток.

Как видно из таблицы 6, в высокогорном водоеме менее продолжительным оказался и период развития личинок. При среднем весе 0.0066 г на второй день после вылупления отдельные экземпляры

Таблица 7

Продолжительность развития икры в водоеме урочища Таштумес
весной 1976 года

Дата откладки	Дата выхода головастиков	Время развития икры, сутки	Средняя температура воды в период развития, t°C
17/V	30/V	13	13.3
27/V	6/VI	10	17.8
31/V	8/VI	8	21.4

к 28 стадии развития имели вес 2.4 г и длину тела 17.0 мм (общая длина — 49.6 мм). По данным 1975 года, личинки из урочища Кобухта на 28 стадии развития достигали общей длины 42.0 мм при длине тела 10.0 мм. Причиной различий в скорости роста и развития головастиков является, по-видимому, существенное различие плотностей сравниваемых популяций, связанное с различиями в количестве кладок икры. Так, С. С. Шварц и О. А. Пястолова (1970 а, б) и С. С. Шварц (1973) отмечают, что чрезмерная плотность популяции тормозит рост и развитие головастиков. По данным С. С. Шварца и В. Г. Ищенко (1971), при более низкой плотности головастики относительно крупнее даже в тех случаях, когда они развиваются при более низкой температуре. В нашем примере наиболее высокая плотность отмечалась в водоеме урочища Кобухта (см. количество кладок и размеры водоема).

При сравнении размеров лягушат, заканчивающих метаморфоз, также обращает на себя внимание зависимость этого показателя от плотности популяций. В водоемах с большей плотностью лягушата на 30 стадии развития имеют меньшие размеры и вес (табл. 8). В этой таблице для сравнения приведены данные о размерах лягушат из небольшого (30×50 м) водоема с высокой плотностью популяции, расположенного в районе озера Итыкуль на высоте, близкой к уровню озера Таштумес. Различия достоверны.

Таблица 8

Размеры лягушат на 30 стадии развития в водоемах
с различной плотностью скоплений головастиков

Место наблюдений	n	Длина туловища, мм		
		Lim	$\bar{x} \pm m$	CV %
Кобухта	15	14.5—16.9	15.65±0.154	3.29
Таштумес	16	19.0—21.6	20.49±0.282	3.33
Итыкуль	11	14.0—14.9	14.36±0.112	2.20

Как известно из работ С. С. Шварца и О. А. Пястоловой (1970 а, б), С. С. Шварца и др. (1976), ингибирующее действие на рост и развитие личинок плотных популяций оказывают выделяемые ими в воду продукты жизнедеятельности. По мнению названных авторов, более сильное воздействие ингибиторов на генотипически близких животных страхует популяции от снижения генетической разнородности при снижении численности. Не отрицая справедливости этого вывода, не следует, однако, упускать из виду и других возможных последствий действия ингибиторов. Так, М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976) считают, что регуляция роста головастиков посредством влияния продуктов жизнедеятельности заключается в смягчении конкуренции, что проявляется в виде растягивания периода метаморфоза особей данной

кладки и всей генерации в целом. «С помощью такой регуляции роста и развития растягивается период метаморфоза особей данной кладки и всей генерации в целом и быстро выросшие и рано претерпевшие метаморфоз особи могут уже питаться на суше, оставив больше корма в воде своим собратьям. . . . быстрое и выход на сушу крупных головастика выгоден и благоприятен для их мелких сородичей, которые могут либо, используя механизм компенсационного роста, достичь нормальных размеров к метаморфозу, либо пройти метаморфоз при меньших размерах» (с. 190).

Подобный вывод подтверждается и нашими наблюдениями за развитием головастика в водоеме урочища Кобухта. При очень высокой плотности популяции, явившейся следствием частичного высыхания водоема в 1976 году, период развития некоторых личинок оказался очень растянутым. 30 июля, то есть через 80 дней после откладки последнего комка икры, в водоеме были найдены головастики на 25—28 стадиях развития, имеющие размеры 28—33 мм при длине тела 11.4—14.0 мм и весе 0.30—0.54 г. 10 августа здесь же были отловлены лягушата на 30 стадии развития весом 0.24—0.44 г при длине тела 13.9—16.5 мм и длине хвоста 2—7 мм. Учитывая столь незначительные размеры лягушат к концу лета, естественно предположить, что в возрасте одного года они могут быть спутаны с крупными сеголетками. Как известно, лягушата появляются весной позднее взрослых особей (Никольский, 1918; Красавцев, 1939). В прителецком районе отдельные экземпляры встречаются в конце первой декады мая, а в массе — в конце мая. Размеры их при этом колеблются в пределах 17.7—23.5 мм и могут совпадать с размерами сеголеток, которые в начале августа имеют длину тела 16.2—22.1 мм. Как отмечают С. С. Шварц и В. Г. Ищенко (1971), в популяциях Крайнего Севера группы сеголеток выделяются абсолютно достоверно.

Таким образом, в популяциях *R. arvalis*, обитающих в разных районах Алтайского заповедника, наблюдаются заметные различия в сроках размножения. Однако продолжительность периода размножения (с момента откладки первого комка икры до времени выхода первых лягушат) остается неизменной. Число кладок в высокогорных водоемах (1660 м) меньше, чем в водоемах умеренных высот (495 м), количество икринок в кладках, в среднем, одинаково. В плотных популяциях личинок наблюдается замедление темпов роста и развития независимо от абсолютной высоты местности. Закончившие метаморфоз лягушата в популяциях с высокой плотностью имеют меньшие размеры и вес.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А. Химический анализ вод суши. Л., «Гидрометиздат», 1954, 200 с.
- Ивантер Э. В. Материалы по экологии травяной лягушки на севере. — Тр. заповедника «Кивач», Петрозаводск, 1969, вып. 1, с. 136—145.
- Кондрашев С. А., Гнубкин В. Ф., Диментман А. М. и Орлов О. Ю. Роль зрительных стимулов в брачном поведении самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*), серой жабы (*Bufo bufo*) и зеленой жабы (*Bufo viridis*). — Зоол. ж., 1967, т. 55, вып. 7, с. 1027—1037.
- Копеев К. И. О размножении амфибий на юге Сахалина. — В сб.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф., Л., «Наука», 1973, с. 100—102.
- Красавцев Б. А. Материалы по экологии остромордой лягушки. — В сб.: Вопросы экологии и биоценологии, М.—Л., 1939, вып. 4, с. 253—268.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, изд. СО АН СССР, 1960, 450 с.
- Мина М. В. и Клевезаль Г. А. Рост животных. М., «Наука», 1976, 291 с.
- Никольский А. М. Земноводные (Amphibia). — В серии: Фауна России и сопредельных стран. Петроград, 1918, 310 с.
- Орлов О. Ю. и Кондрашев С. Л. Брачное поведение лягушек. — Природа, 1971, № 11, с. 90—93.

- Герентьев П. В. Лягушка. М. «Советская наука», 1950, 346 с.
- Топоркова Л. Я. и Зубарева Э. Л. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале. — В сб.: Экология позвоночных животных Крайнего Севера (Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР, вып. 38), Свердловск, 1965, с. 189—194.
- Топоркова Л. Я. и Шварц С. С. Земноводные за Полярным кругом. — Природа, 1960, № 10, с. 85—86.
- Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях. — В сб.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф., Л., «Наука», 1973, с. 207—210.
- Шварц С. С. и Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, Свердловск, 1971, вып. 79, 59 с.
- Шварц С. С. и Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия. — Экология, 1970, № 1, с. 77—82.
- Шварц С. С. и Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия. — Экология 1970, № 2, с. 38—54.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добрянская Л. А. и Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М., «Наука», 1976, 152 с.
- Щупак Е. Л. Экспериментальное изучение экологической структуры популяции остромордой лягушки. — В сб.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюз. герпетол. конф., Л., «Наука», 1973, с. 224—225.

**ON REPRODUCTION AND DEVELOPMENT OF THE MOOR FROG,
RANA ARVALIS NILSSON IN THE ALTAI NATURE RESERVATION**

V. A. Jakovlev

Altai State Nature Reservation (settlement Yailu) and Zoological Institute,
Academy of Sciences (Leningrad)

In 1972—1977 observations were carried out on reproduction of the moor frog, *Rana arvalis* Nilsson in the Altai Nature Reservation. Differences in periods of spring appearance and beginning of breeding period, under similar duration of the latter, in differences in the periods of embryonal and larval developments were noted. Considerable differences are observed in the breeding periods in populations of *R. arvalis* inhabiting different regions of the Altai Nature Reservation. However duration of this period (from first egg-laying till hatching) remains stable. The number of clutches in high mountain waterbodies (1660 meters above sea level) is less than in temperate altitudes (495 meter above sea level). However mean value of eggs per clutch is on the average similar. In crowded larval populations retardation of growth rate and of development was observed irrespective of the absolute altitude of the locality. Froglets newly metamorphosed in high density larval populations have smaller size and weight.