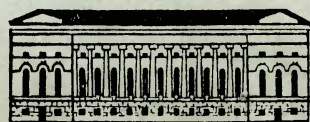
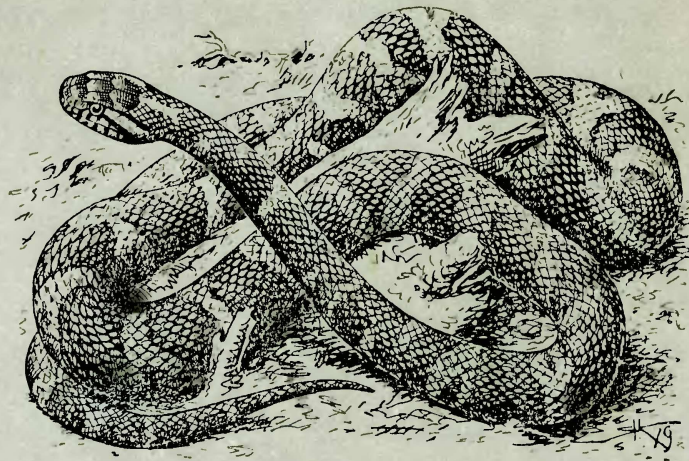


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ
АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ
ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЙ АЗИИ**



О ГИГАНТСКИХ ГОЛОВАСТИКАХ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК КОМПЛЕКСА *RANA ESCULENTA*

Л. Я. Боркин, Л. Бергер и Р. Гюнтер

Зоологический институт АН СССР (Ленинград),
Отдел агробиологии Польской Академии наук (Познань) и Музей природоведения
университета имени Гумбольта (Берлин)

Время от времени в литературе появляются сведения о находении в природе гигантских головастиков европейских зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*. Эти головастики своей колоссальной величиной (до 18.5 см) внешне напоминают личинок чесночницы *Pelobates fuscus*, наиболее крупных среди европейских бесхвостых амфибий, и их иногда ошибочно относили к этому виду (Pflüger, 1883; Kollmann, 1884; Wesenberg-Lund, 1922; Gislén a. Kauri, 1959; Боркин, 1979). В данной работе сообщается о некоторых новых находках и обсуждаются возможные причины личиночного гигантизма у зеленых лягушек.

Прежде всего необходимо уточнить, каких головастиков следует считать «гигантскими». В табл. 1 приведены данные об обычных размерах головастиков зеленых лягушек в разных географических районах. Как видно, они всюду меньше 100 мм. Поэтому под «гигантскими» мы будем понимать головастиков с длиной тела (туловище + хвост) более 100 мм.

Таблица 1

**Размеры (в мм) головастиков зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*
в разных частях ареала перед метаморфозом**

Район	<i>R. esculenta</i> + <i>R. lessonae</i>	<i>R. ridibunda</i>	Автор
Швеция	до 81.6	—	Gislén a. Kauri (1959)
Дания	60—70	—	Wesenberg-Lund (1922)
Польша	до 79	не больше 100	Berger a. Michalowski (1963)
Чехословакия	—	до 90	Boulenger (1898)
Великобритания	до 74	—	Boulenger (1898)
ФРГ	—	70—75	Pflüger (1883)
Румыния	—	43—88, обычно 77	Fuhn (1960)
Московская область	60—73	70—90	Банников (1957)
Дельта Волги	—	до 68.5	Белова (1964)
Украина	40—50	40—50	Тарашук (1959)
Крым	—	до 62	Щербак (1966)
Армения	—	до 50	Папанян (1952)
Казахстан	—	40—70	Искакова (1959)
Киргизия	—	меньше 100, обычно 50—60	Янушевич (1976)
Туркмения	—	50—52	Денисова (1969)

В старой герпетологической литературе примерно до 20—30-х годов нашего столетия европейские зеленые лягушки *Rana lessonae* и *Rana ridibunda* обычно считались внутривидовыми формами вида «*Rana esculenta*». Мы знаем теперь (см. обзоры Бергер, 1976; Berger, 1977; Dubois, 1977; Боркин и Тихенко, 1979), что зеленые лягушки, живущие в центральной Европе, принадлежат к трем морфологическим формам, две из которых (*Rana lessonae* и *Rana ridibunda*) являются обычными биологическими видами, а третья (*Rana esculenta*) — формой, образовавшейся в результате их гибридизации и существующей в природе благодаря особому механизму размножения — «гибридогенезу» (Tupper, 1974). Сейчас во многих случаях трудно выяснить, к какой именно

Размеры (в мм) крупных головастиков и сеголетков с хвостами зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* в окрестностях города Познань (Польша)

Фенотип	Головастики			Лягушата с хвостами		
	N	длина тела		N	длина тела (без хвоста)	
		min-max	\bar{x}		min-max	\bar{x}
В о д о е м I (<i>Rana lessonae</i> — <i>Rana esculenta</i>)						
<i>Rana esculenta</i>	54	85—112	95.9	36	30.8—34.5	32.2
<i>Rana lessonae</i>	2	77—95	86.0	4	28.2—29.4	28.9
В о д о е м II (только <i>Rana esculenta</i>)						
<i>Rana esculenta</i>	4	86—98	91.5	12	24.7—35.5	32.2
<i>Rana ridibunda</i>	—	—	—	1	—	32.0
В о д о е м III (только <i>Rana ridibunda</i>)						
<i>Rana ridibunda</i>	5	87—105	93.8	6	29.5—35.0	32.8

Примечание. В скобках указана структура популяции зеленых лягушек водоема. Особь фенотипа *ridibunda* в водоеме II произошла, по-видимому, от скрещивания *Rana esculenta* × *Rana esculenta* (см. текст на с. 32).

форме этих лягушек в современном таксономическом понимании следует отнести гигантских головастиков, упоминаемых тем или иным автором, почему мы и цитируем их как «*Rana esculenta*».

Новые находки гигантских головастиков

1. Два головастика длиной в 130 и 114 мм были пойманы Б. В. Веригиным 12 октября 1967 года в окрестностях Ташкента, Узбекистан, устье реки Чирчик, рыбное хозяйство Чирчик (Боркин, 1979). Один из них хранится в коллекции отделения герпетологии Зоологического института АН СССР, Ленинград (ЗИН. 4735, *вклейка*, рис. V, A), а другой — в Зоологическом музее Московского государственного университета (№ 1041). Некоторые промеры этих экземпляров приводятся в табл. 3. Спиракулум, расположенный на левой стороне туловища и направленный назад и вверх; отверстие клоаки, открывающееся вправо от нижнего гребня хвоста; расположение губных зубчиков (2 ряда сверху и 3 снизу); характерные сосочки, окаймляющие ротовой диск с боков и снизу — все это явно указывает на принадлежность этих головастиков к *Rana ridibunda*, обитающей в Узбекистане.

2. Головастик длиной в 109 мм (другие промеры см. табл. 3) из окрестностей города Казалинск, восточное побережье Аральского моря. относимый рядом авторов (Елпатьевский, 1903; Никольский, 1918; Искакова, 1959) к *Pelobates fuscus*, на самом деле, как показало его переисследование, является личинкой *Rana ridibunda*, обычного в этом районе вида (Боркин, 1979).

3. Головастик длиной около 150 мм был пойман осенью в Чуйской долине, Киргизия. А. И. Янушевич (1976) определил его как *Pelobates fuscus*. Однако эта находка очень сильно удалена от известных границ ареала чесночницы и в то же время лежит в пределах ареала *Rana ridibunda*. Кроме того, несмотря на поиски, больше не удалось найти ни других головастиков, ни взрослых особей чесночницы. Л. Я. Боркин

Размеры некоторых гигантских головастиков зеленых лягушек, найденных в природе

Место находки	№№	Длина, мм				Автор
			туловище			
Ташкент, Узбекистан ¹	1	130	56	74	9.2	наши данные
	2	114 ⁵	51	63 ⁵	10.0	»
Казалинск, восточное побережье Аральского моря, Казахстан ¹ Лиепайский район, Латвия ²	1	109	46	63	4.5	
	1	~ 120	—	—	нет	А. С. Северцов (in litt.)
	2	122	—	—	нет	»
	3	100	—	—	5	»
	4	164.6	58	106.6	4.1	»
Познань, Польша ³ Ла-Рошфуко, Гардуаза, Шаранта, Франция ⁴	5	115	44	71	5.2	»
	1	163	50	113	9.0	наши данные
Хэм, Суррей, Англия ⁴	1	125	41	84	6	Angel (1937)
	1	122	42	80	—	Smith (1954)

Примечание. 1 — *Rana ridibunda* (определение наше); 2 — *Rana ridibunda* (определение Я. Я. Лусиса); 3 — этого головастика определить не удалось, но он происходит от скрещивания *Rana esculenta* × *Rana exculenta*; 4 — «*Rana esculenta*» (Angel, 1937; Smith, 1954); 5 — кончик хвоста оборван.

(1979) предположил, что скорее всего это — гигантский головастик озерной лягушки. К сожалению, личинка не сохранилась, и поэтому установить ее истинную видовую принадлежность невозможно.

Эти три находки являются первым указанием гигантских головастиков зеленых лягушек в Азии.

4. Несколько других находок гигантских головастиков известно из Латвии. Я. Я. Лусис (in litt.) любезно сообщил нам о 3 экземплярах, пойманных им в местечке Априки севернее города Айзпите Лиепайского района, и о 8 головастиках из местечка Лигуты, расположенного на берегу озера Дурбес, также Лиепайского района. Находки были сделаны им в 1952—1954 годах и определены как *Rana ridibunda*. Кроме того, в районе города Айзпите близ местечка Вецпили в 1975 году были пойманы еще 2 гигантских головастика этого вида, фотография которых была опубликована в одном из местных журналов (И. А. Цауне, in litt.). А. С. Северцов (in litt.), просмотревший 5 головастиков из сборов Я. Я. Лусиса, любезно прислал нам их описания (размеры см. табл. 3, нумерация особей одинаковая): № 1 — с хорошо развитой икрой, задних конечностей нет, кожа сильно пигментирована; № 2 — с нормально развитыми семенниками, задних конечностей нет, пигментация пятнистая (пегая), челюсти, кишечник и подъязычно-жаберный аппарат типично личиночные, без всяких признаков метаморфоза; № 3 — частичный альбинос (окрашены глаза и перитонеум), гонады не развиты, имеется конический зачаток задних конечностей; № 4 — нормально пигментирован, гонады не развиты, челюстной и подъязычно-жаберный аппараты типично личиночные; кишечник длинный, извитой; № 5 — нормально пигментирован, судя по зачаткам передних конечностей (длиной 2.2 мм) и изменениям челюстного и подъязычно-жабер-

ного аппаратов, особь явно вступила в метаморфоз; пойманная 12.X. 1953, она погибла в аквариуме 4.IV.1954.

5. В Польше нам известны гигантские личинки, многие из которых были пойманы в природе, а одна выращена в лаборатории.

В окрестностях города Познань живут все три формы зеленых лягушек (Berger, 1966). Небольшие водоемы заселены смешанной популяцией *Rana lessonae* — *Rana esculenta*, а крупные — *Rana ridibunda* — *Rana esculenta*. В искусственных прудах на реке Варта обитает очень большая по численности популяция *Rana ridibunda*. В 1963—1970 годах во многих водоемах были произведены сборы материала, включая головастиков и лягушат. Выяснилось, что длина тела личинок в разных водоемах была очень различна. В табл. 2 приведены размеры головастиков и лягушат с хвостами из тех водоемов, где были обнаружены личинки крупнее 100 мм. В водоеме I наряду с многочисленными особями *Rana esculenta* встречаются также единичные *Rana lessonae*. В нем 18.VIII.1968 были собраны 90 особей (73 самки и 17 самцов) *Rana esculenta*, из них 54 головастика и 36 лягушат, еще имеющих хвост, а также 6 особей *Rana lessonae*, из них 2 головастика и 4 лягушонка с хвостами (табл. 2). Вес тела головастиков составлял 6.0—13.1 г (в среднем 9.88 г). Среди 54 личинок *Rana esculenta* длина тела 16 особей была равна 101—112 мм. В водоеме II, где обитают только *Rana esculenta*, мы собрали 30.VIII.1967 60 особей (45 самок и 15 самцов) *Rana esculenta*, из них 4 головастика, 12 лягушат с хвостами (их размеры см. табл. 2), остальные — сеголетки без хвостов, а также одного лягушонка (самка) фенотипа *ridibunda* с хвостом (табл. 2), который, несомненно, произошел от скрещивания *Rana esculenta* × *Rana esculenta*. В начале августа в этом же водоеме были собраны десятки личинок; длина тела у некоторых была равна 100—115 мм, а 29 сентября была найдена гигантская личинка длиной в 163 мм (вклейка, рис. VI, Б) и весом 31.5 г. Кишечник достигал длины более 73 мм (другие промеры см. табл. 3). Этот головастик оказался мужского пола и имел довольно крупные семенники: левый 3, правый 2 мм длиной. В водоеме III, заселенном только *Rana ridibunda*, 17.VIII.1963 было отловлено 55 особей (26 самок, 26 самцов и 3 особи с гонадами промежуточного типа). Среди них было 5 личинок, в том числе одна длиннее 100 мм, и 6 лягушат с хвостами (табл. 2). Личинки *esculenta* в водоеме I могли появиться только вследствие скрещивания особей *Rana lessonae* и *Rana esculenta* (Berger, 1968a) путем «гибридогенеза» (Tunper, 1974), в пользу чего говорит также преобладание самок над самцами (Berger, 1971). В водоеме II, как мы теперь знаем (Berger a. Roguski, 1978), особи *Rana esculenta* были, вероятно, триплоидами типа LRR, т. е. с одним геномом *lessonae* и двумя геномами *ridibunda*, что видно по их морфологии ($D. p./C. int. l. = 2.45—2.90$, $\bar{x} = 2.74$). Крупные размеры личинок из этих прудов связаны однако не с гибридизацией, а скорее с условиями обитания, так как в других водоемах личинки очень редко достигали длины в 100 мм. Это же подтверждает и пример с личинками *Rana ridibunda* из водоема III (табл. 2).

В мае 1963 года были проделаны многочисленные опыты по скрещиванию особей всех трех форм познаньских зеленых лягушек (Berger, 1967). Все головастики в опытах находились под наблюдением до их метаморфоза или гибели. В некоторых скрещиваниях отмечались единичные случаи задержки развития, однако эти особи проходили метаморфоз или погибали на следующий год. Особого внимания заслуживают три головастика, личиночное развитие которых с мая 1963 года продолжалось около 2 лет. Их задние конечности достигали лишь 3—4 мм длины. Наиболее крупная личинка, появившаяся в результате скрещивания самки *Rana lessonae* и самца *Rana esculenta* 18 мая, к концу 1963 года достигла длины в 125 мм (вклейка, рис. VI, А).

В это время у нее уже было заметно искривление позвоночника, которое в 1964 году усилилось, а 1.II.1965 эта личинка погибла. Спиракулюм этой личинки не развился, яичников также почти не было. Второй головастик, также женского пола, на этот раз от скрещивания самки *Rana lessonae* и самца *Rana ridibunda*, погиб 15.V.1965, достигнув в длину лишь 60 мм. И, наконец, третий головастик, самец-альбинос с небольшими семенниками, оба родителя которого были *Rana lessonae*, ко дню смерти (31.III.1965) имел длину в 58 мм.

6. 30.X.1970 Р. Гюнтер скрестил в лаборатории самца и самку *Rana ridibunda*, пойманных близ Ашхабада, Туркмения. Из 13 икринок вывелись 4 личинки, 3 из которых погибли в первые же недели своей жизни, а четвертая дожила на личиночной стадии до 28.VII.1971, достигнув в длину 100 мм и превратившись в лягушку. 29.XII.1971 она была умерщвлена; исследование показало, что семенники ее были развиты нормально и содержали много сперматозоидов.

30.X.1970 эта же самка *Rana ridibunda* из Ашхабада была скрещена с самцом *Rana ridibunda* из старицы Альте Одер близ города Лебуз (ГДР) недалеко от польской границы. Из 64 икринок вывелись только 6 нормально развитых личинок, 5 из которых погибли в первые месяцы своей жизни, не дойдя до метаморфоза. Шестая достигла длины 104 мм, прожив на стадии личинки 18 месяцев, после чего она погибла 3.IV.1972. В ноябре 1971 года ее длина составляла 102 мм, а к апрелю 1972 года она увеличилась лишь на 2 мм. Яичники этого головастика были крупнее и содержали значительно более развитые яйцеклетки, чем у нормальных личинок. Однако яйцеводы и даже зачатки задних конечностей обнаружить не удалось.

Большое количество погибших икринок и головастиков указывает на нарушение фертильности самки *Rana ridibunda* из Ашхабада, и, возможно, что появление гигантских головастиков связано с нарушением физиологических процессов формирования яйцеклеток. Несмотря на очевидные нарушения в гормональной системе, которые будут рассмотрены нами ниже, гигантские головастики, вероятно, обладают некоторыми свойствами, предоставляющими им селективные преимущества, ибо в обоих выше описанных скрещиваниях выживали только они.

17.X.1973 были скрещены диплоидный самец *Rana esculenta* из старицы Альте Одер и самка *Rana lessonae* из окрестностей Берлина. Из 91 икринок вывелись 63 головастика. Они хорошо развивались, и из 15 личинок, оставленных на выращивание, 12 в январе 1974 года прошли метаморфоз, один погиб, а два продолжали расти, оставаясь личинками. Исследование кариотипа одного из них в июле 1974 года показало, что он имел диплоидное ($2n=26$) число хромосом. В этом опыте данный головастик погиб, достигнув в длину 106 мм. Второй головастик погиб 28.IX.1974. Длина тела составляла 112 мм (вклейка, рис. V, Б), половые органы были развиты очень слабо, и точно определить его пол не удалось. Длина туловища была равна 35, хвоста — 77, задних конечностей — 3 мм. Из 12 головастиков, превратившихся в лягушат, 9 принадлежали к форме *Rana lessonae*, а 3 — к *Rana esculenta*. Исходя из этого, отцовская особь (*Rana esculenta*), взятая из смешанной популяции *Rana ridibunda* — *Rana esculenta*, дала разные типы гамет (см. Uzzell et al., 1977). Так как личинки *Rana lessonae* с трудом отличимы от *Rana esculenta* (Günther, 1978), нельзя с достоверностью утверждать, принадлежат ли упомянутые гигантские головастики к форме *Rana esculenta* или же *Rana lessonae*.

7. Р. Грегер (Gröger, 1978) неоднократно наблюдал в 1977 году гигантских головастиков «*Rana esculenta*» в пруду, расположенном на Райнгарцевом поле около городка Бад Шмидеберг, округ Биттерфельд, северо-восточнее города Лейпциг, ГДР. Пять пойманных личинок имели размеры 175—183 мм.

8. Ш. Феннер (Ch. Fenner, in litt.) обнаружила в 1979 году в окрестностях города Киль, ФРГ, большое количество очень крупных личинок зеленых лягушек, плававших в пруду на участке, поросшем элодеей. 15 личинок, отловленных 5 августа, имели следующие размеры: 3 особи — 7.5, 7—8.5—9, 2 — 9.5, 1 — 10 и 2 — 11 см; обычная же величина головастиков до 7 см. Часть из этих 15 особей уже имела задние конечности, часть нет. В отличие от обычных головастиков, описываемые личинки выделялись более массивным туловищем и более широкой каймой хвостового плавника. Отловленные 15 особей были помещены в акватеррариум. 18 августа появился первый лягушонок с нередуцированным до конца хвостом, 7 сентября — последний. Мета-

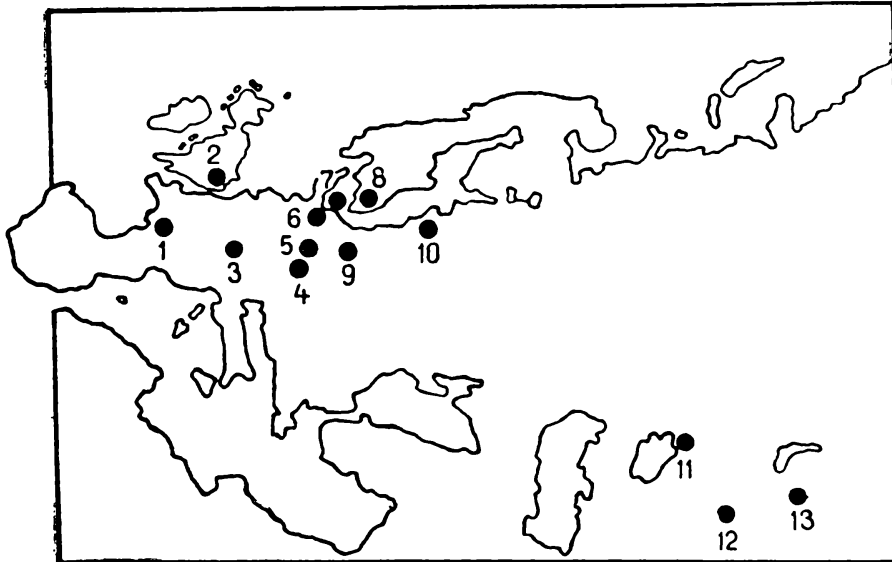


Рис. 1. Распространение гигантских головастиков зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*.

1 — Ла-Рошфуко, долина реки Тардуаза, Шаранта, Франция (125 мм, Angel, 1937, 1946); 2 — Хэм, Суррей, Англия (122 мм, Smith, 1954); 3 — Нойдорф близ Базеля, Швейцария (до 105 мм, Fatio, 1872; Kollmann, 1884); 4 — Прага, Чехословакия (111 мм, Pflüger, 1883); 5 — Бад Шмидеберг, округ Биттерфельд, северо-восточнее города Лейпциг, ГДР (до 183 мм, Gröger, 1978); 6 — Киль, ФРГ (до 110 мм, Ch. Fenner, in litt.); 7 — Хиллеред и Эмдруп, Фреденсборг, остров Зеландия, Дания (до 145 мм, Wesenberg-Lund, 1922); 8 — Анебода, Смоланд, Швеция (Gislén a. Kauri, 1959); 9 — Познань, Польша (до 163 мм, наши данные); 10 — Априки, Лигуты и Вецпили, Лиепайский район, Латвия (до 165 мм, Я. Я. Лусис и И. А. Цауне, in litt.); 11 — Казалинск, Казахстан (109 мм, Боркин, 1979); 12 — Чирчик близ города Ташкент, Узбекистан (до 130 мм, Боркин, 1979) и 13 — Чуйская долина, Киргизия (150 мм, «*Pelobates fuscus*»?, Янушевич, 1976).

морфоз личинок с задними конечностями протекал 8—10 дней; тех же, которые их еще не имели, 16—23 дня. Все головастики кормились дозированным кормом для собак. Молодые лягушата достигали в длину 2.5—2.8 см. В природе многочисленные лягушата с остатками хвоста были отмечены 18 августа и имели размеры тела около 2.5 см.

9. Кроме уже отмеченных ранее (Angel, 1937, 1946) двух гигантских головастиков длиной 110 и 125 мм, пойманных 8.IX.1936 во французском департаменте Шаранта (табл. 3, рис. 1), нам (Р. Гюнтер) удалось обнаружить в коллекциях Национального музея естественной истории в Париже еще 3 гигантских личинки, хранящиеся вместе с 4 нормальными под общим номером и этикеткой (127416, «зверинец в Париже»). Эти 3 личинки достигали в длину 100, 102 и 103 мм, их задние конечности, в отличие от особей из Шаранты, также хранящихся в этом музее, были хорошо развиты, а сами они были близки к метаморфозу. Длина 4 обычных личинок составляла около 65 мм, их задние конечности были развиты немного лучше.

Помимо описанных выше, на рис. 1 показаны также все известные нам прежние находки гигантских головастиков зеленых лягушек.

Следует отметить, что изредка встречающиеся в природе гигантские головастики известны не только для зеленых лягушек, но и для других бесхвостых амфибий Европы и западной Азии. Они были также описаны для травяной лягушки, *Rana temporaria* в Финляндии (пойман в октябре, длина 63.5 мм — Luter, 1917) и Швеции (до 70 мм, обычный размер 45 мм — Gislén a. Kauri, 1959), квакши *Hyla arborea* в Израиле (до 56 мм, норма около 30 мм — Boschwitz, 1961), чесночниц *Pelobates fuscus* в Германии и Чехословакии (до 150 мм — Pflüger, 1883), Польше (Grube, 1873), Швейцарии (Kollmann, 1884), Дании (до 180 мм — Wesenberg-Lund, 1922), Швеции (Gislén a. Kauri, 1959), Казахстане (до 150 мм — Искакова, 1959) и *Pelobates syriacus* в Израиле (до 205 мм, норма до 107 мм — Boschwitz, 1957).

Причины гигантизма

Каковы же причины встречающегося в природе гигантизма головастика зелёных лягушек? Ниже мы обсуждаем значимость ряда факторов, упоминаемых в литературе.

1. Географическая изменчивость. «Головастики на севере достигают 40—50 мм общей длины, а на юге (Франция) — до 125». (Терентьев и Чернов, 1949, с. 90). Однако гигантские головастики отмечены в самых разных частях ареала зеленых лягушек (рис. 1). Кроме того, размеры нормальных головастика на севере не меньше, чем на юге (табл. 1 и 2). Поэтому это предположение приходится отклонить (см. также Günther, 1978).

2. Доступность и качество пищи, плотность скоплений. Как установлено большой серией работ (Berger, 1968b; Heusser и. Blankenhorn, 1973; Шварц и др., 1976), высокая плотность скоплений головастика может вызывать как торможение, так и ускорение метаморфоза. В любом случае, однако, появление гигантизма у головастика, вызванного «метаболитами скоплений», не отмечается. Можно было бы предположить, что при низкой или оптимальной плотности скоплений и обилии хорошей пищи головастики будут достигать больших, чем обычно, размеров.

Так, например, Э. Юнг (Yung, 1905) упоминает очень крупных головастика «*Rana esculenta*» из окрестностей Женевы: личинки с двумя задними конечностями в среднем имели длину туловища около 29.5 мм, а лягушата после метаморфоза — 28.2 мм, тогда как размеры туловища у соответствующих контрольных личинок и лягушат были равны 16 и 18 мм. Этот автор отмечает обилие пищи в водоеме, где были пойманы крупные головастики, а также значительно более длинный кишечник у крупных личинок, заполненный органическими веществами. Исходя из этого, Э. Юнг считает обилие хороших кормов главной причиной гигантизма. Следует, однако, отметить, что судя по приводимым им размерам туловища личинок и лягушат головастики из-под Женевы были крупными, до 90—100 мм (сравни с нашими данными в табл. 2), но не «гигантскими» в нашем понимании. Л. Бергер (Berger, 1957) описывает лягушат с хвостами, длина туловища которых достигала 35—40 мм. Следовательно, на личиночной стадии перед метаморфозом они, несомненно, были значительно длиннее 100 мм, как это видно из таблицы 2.

Хотя при хороших условиях питания головастики явно достигают более крупных размеров, по-видимому, в некоторых случаях приближаясь к «гигантским», однако вряд ли обилие хорошей пищи может быть причиной рассматриваемого нами гигантизма. Во-первых, гигантские головастики, как правило, немногочисленны, тогда как при предполагаемом действии трофического фактора достижение гигантских размеров должно быть более или менее массовым явлением. Во-вторых,

при лабораторном выращивании, когда условия примерно одинаковы, все же время от времени спонтанно появляются редкие гигантские особи, как это отмечено для «*Rana esculenta*» в старом понимании (Hahn, 1912), *Rana ridibunda* (наши данные) и *Xenopus laevis* (Toivonen, 1952; Jugand, 1955). Голодание и некоторые особенности диеты (например, нехватка иода) могут замедлять развитие и препятствовать метаморфозу (см. обзоры Lynn a. Wachowski, 1951; Toivonen, 1952), но вряд ли будут причиной гигантизма.

3. Полиплоидия, межвидовая гибридизация и гетерозис. Как известно, при гибридизации разных видов животных и растений получаемые гибридные особи часто значительно крупнее родителей. Полиплоиды (авто- и аллополиплоиды) по размерам могут превосходить диплоидных особей. Несколько гигантских головастиков-альбиносов были получены при скрещивании жаб *Bufo bufo* ♀ × *Bufo viridis* ♂ (Hertwig u. a., 1959) (см. однако с. 40). Гигантские личинки были получены нами при скрещивании *Rana lessonae* и *Rana esculenta* (см. с. 32 и 33). Познаньская личинка длиной в 163 мм, по-видимому, также произошла от скрещивания особей *Rana esculenta* (см. с. 32). Кажется очень соблазнительным связать происхождение гигантских головастиков зеленых лягушек с их межвидовой гибридизацией, особенно если учесть открытие гибридной природы *Rana esculenta* (Berger, 1967; Günther, 1969; Tunner, 1970) и частую встречаемость в природе триплоидных особей этой формы (Günther, 1970, 1975; Uzzell a. Berger, 1975), а также тот факт, что некоторые типы триплоидных личинок растут быстрее и, как правило, достигают больших размеров, чем диплоидные (Бергер, 1976; Berger a. Uzzell, 1977).

Однако целый ряд возражений не позволяет принимать эту гипотезу. Во-первых, наши данные не говорят в пользу полиплоидности полученных нами гигантских головастиков. Во-вторых, находки гигантских головастиков *Rana ridibunda* в Средней Азии, где этот вид аллопатричен, а также гигантизм личинок из скрещиваний в пределах этого вида (см. с. 33) не связаны с их гибридным происхождением. Во многих работах показано, что как алло-, так и автополиплоидные ($3n$ и $4n$) личинки амфибий по величине тела от диплоидных особей сильно не отличаются. Хотя объем ядер и клеток у полиплоидов больше, чем у диплоидов, однако размеры органов и тела примерно те же. Отсутствие гигантизма у полиплоидов является следствием компенсаторного уменьшения количества клеток (Fankhauser a. Watson, 1949; Fischberg, 1958; Gurdon, 1959; Brandon, 1960; Volpe a. Dasgupta, 1962). В то же время, несмотря на сильные различия в размерах тела, величина клеток эпителия пищевода и желчного пузыря, а также печени и желез желудка у гигантских и нормальных головастиков *Rana ridibunda* одинакова (Hahn, 1912). Более крупные у «гигантов», рано дифференцирующиеся клетки ганглиев не показательны, так как для них характерна корреляция с размерами тела (Levi, 1906 — цит. по Hahn, 1912). Таким образом, вся совокупность данных позволяет отклонить гипотезу о гибридизации как главной причине гигантизма головастиков.

4. Влияние освещенности. В опытах по содержанию личинок *Xenopus laevis* в условиях 1.5 часов света в сутки удалось вызвать задержку развития по сравнению с контрольными особями, содержащимися в условиях круглосуточного света. Гистологические особенности щитовидной железы указывали на ее гипотрофию. Автор (Toivonen, 1952) полагает, что световой фактор может быть причиной «частичной неотении» (sensu Kollmann, 1884). Ранее на это указывал П. Каммерер (Kammerer, 1906), работавший с *Alytes obstetricans*. Однако можно выдвинуть и ряд возражений. Во-первых, сам автор (Toivonen, 1952) указывает, что различия в строении щитовидной железы между подопытными и контрольными головастиками не столь значительны по срав-

нению с «неотеническими» личинками, спонтанно появляющимися в культуре. Опыты и наблюдения других авторов (Ирихимович, 1947; Rühmekorf, 1958; Топоркова и Клименко, 1977) не подтверждают сильного влияния светового фактора на рост и развитие бесхвостых амфибий. Кроме того, экспериментальное укорочение светового дня, что, собственно говоря, и наблюдается осенью в природе, вызывает слабое ускорение метаморфоза (Ирихимович, 1947). Хотя фотопериодическая реакция лягушек разных широт различна, гигантизм головастика в опытах не отмечается (Топоркова и Клименко, 1977). В опытах Т. М. Ивановой (1952) путем разрушения зрительных путей при удалении промежуточного мозга, а также удаления глазных яблок у личинок *Rana ridibunda* не удалось вызвать задержки развития. Рост, развитие и метаморфоз как слепых, так и контрольных головастика проходили примерно одинаково. Таким образом, по крайней мере, зрительная рецепция не имеет сколько-нибудь существенного значения для развития гигантских головастика зеленых лягушек. Кроме того, в природных условиях головастики зеленых лягушек практически никогда не подвергаются действию только света или только темноты в ходе своего развития, как это бывает в опытах.

5. Влияние температуры. Повышение температуры воды, как известно, ускоряет развитие. Понижение ее замедляет темпы развития и отодвигает наступление метаморфоза, понижая, по-видимому, реактивность тканей головастика на гормон щитовидной железы (Huxley, 1929; Белкин, 1934; Войткевич, 1938; Lynn a. Wachowski, 1951) или активность гипофизарно-тиреоидной системы (Saxén et al., 1957). Хотя низкие температуры «консервируют» личиночное состояние, они также отрицательно сказываются и на росте головастика. Даже если рост головастика продолжается, то вряд ли они успевают достичь гигантских размеров за одно лето. Так, например, головастики *Rana ridibunda*, обнаруженные в Крыму близ Симферополя 28 января—9 февраля (т. е. 10—22 февраля по сегодняшнему календарю), достигали длины лишь 40—60 мм (Kessler, 1879). Кроме того, влиянию температуры в качестве причины гигантизма противоречит также и тот факт, что единичные гигантские головастики встречаются как на севере ареала вида, так и на юге (рис. 1).

6. Перезимовка. Обычные сроки развития головастика зеленых лягушек охватывают 10—16 недель, хотя в зависимости от благоприятных или плохих условий метаморфоз может наступать раньше или позже, через 8—40 недель (наши данные, см. также Günther, 1978). Перезимовка головастика приводит к сохранению личиночной стадии особи в течение значительно большего срока, чем обычно. Для обозначения такого явления был предложен термин «неотения» в двух модификациях: «тотальная неотения», если личинки достигали половой зрелости (например, аксолотль *Ambystoma mexicanum*), и «частичная неотения», когда метаморфоз не наступает, но и половозрелость личинками не достигается (Kollman, 1884)* Многие авторы, описывавшие гигантских головастика зеленых лягушек, указывали, что они или были пойманы после зимовки, или же способны к длительному в течение года и более существованию в аквариуме без метаморфоза. Так, например, в культуре они жили 10—12 месяцев и достигли длины 11.6—12.0 см (Hahn, 1912; Smith, 1954). Согласно И. Кольманну (1884), обнаруженные им гигантские головастики «*Rana esculenta*» пережили две зимы. В наших опытах две гигантские личинки, полученные при скрещивании *Rana lessonae* и *Rana esculenta*, жили 11.5 (см. с. 33) и 20.5 месяцев

* Исторически любопытно, что термин «неотения», который можно перевести с древнегреческого как «сохранение юности», был предложен И. Кольманном (1884) как раз в связи с обсуждением найденных им в окрестностях Базеля гигантских головастика *Rana esculenta*.

(см. с. 32—33). Третья личинка от скрещивания особей *Rana ridibunda* жила 18 месяцев (см. с. 33). Личинки в возрасте до 2—2.5 лет и 4 лет 2 месяцев описаны также для жабы-повитухи, *Alytes obstetricans* (Wiedersheim, 1878; Brunk, 1882; Kammerer, 1906); предполагается даже, что в высокогорных озерах они доживают до 20 лет (Angelier et Angelier, 1964). Головастики обыкновенной жабы, *Bufo bufo*, жили в аквариуме почти до 3 лет, а травяной лягушки, *Rana temporaria* — 17 месяцев (Кнауер, 1878). Давно известным примером перезимовывающих личинок являются головастики *Pelobates fuscus* (Pflüger, 1883). Интересно, что среди североамериканских видов лягушек рода *Rana* наиболее крупные головастики (до 100 мм и выше) известны для видов, зимующих одну или даже две зимы в личиночном состоянии (рис. 2).

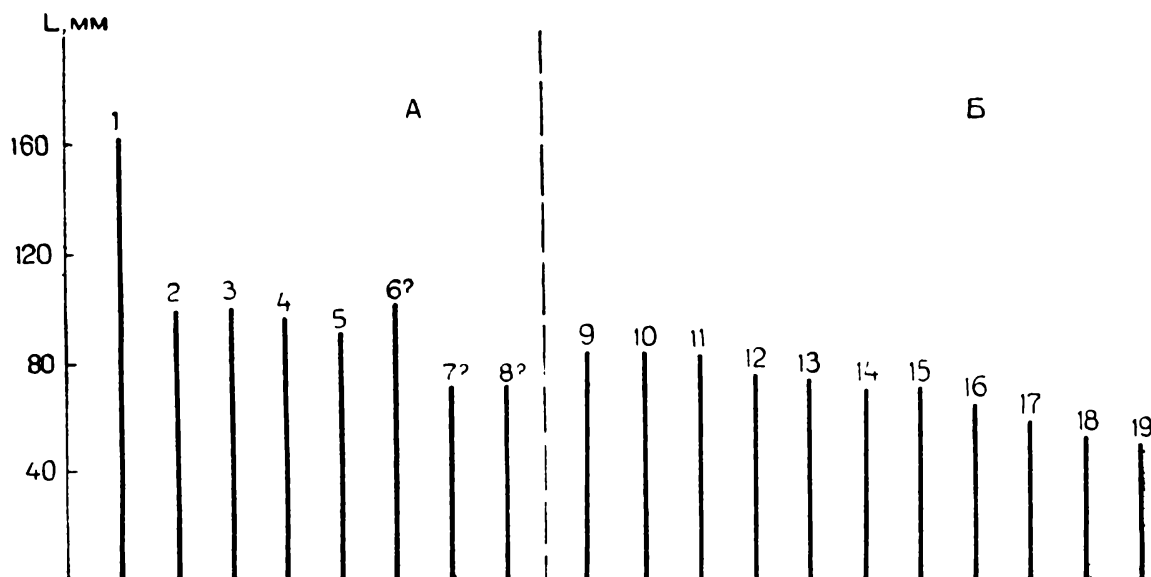


Рис. 2. Размеры головастика североамериканских лягушек рода *Rana*, развитие которых завершается после 1—2 зимовок (А) или за одно лето (Б).

1 — *R. catesbeiana*, 2 — *R. grylio*, 3 — *R. septentrionalis*, 4 — *R. heckscheri*, 5 — *R. virgatipes*, 6 — *R. tarahumarae*, 7 — *R. muscosa*, 8 — *R. pustulosa*, 9 — *R. capito*, 10 — *R. pipiens pipiens*, 11 — *R. aurora draytoni*, 12 — *R. palustris*, 13 — *R. pipiens sphenoccephala*, 14 — *R. cascadae*, 15 — *R. pretiosa*, 16 — *R. clamitans*, 17 — *R. boylii*, 18 — *R. areolata circulososa*, 19 — *R. sylvatica*. (no Wright a. Wright, 1949 and Zweifel, 1955).

Следует однако отметить, что в ряде достоверных случаев перезимовки или задержки развития в аквариуме головастики *Rana ridibunda* не достигали гигантских размеров (Kolazy, 1871; Fischer-Sigwart, 1885; Wesenberg-Lund, 1922). Так, наряду с гигантами в 10.5 см И. Кольманн (1884) отмечает и головастика только в 5—6 см, которые, по его мнению, моложе первых на год, так как пережили только одну зиму. Среди 5 «неотенических» личинок *Rana ridibunda* в возрасте 1 год четыре были гигантскими (11.6—12.0 см), а один головастик был всего лишь 6 см в длину (Hahn, 1912). В наших опытах среди трех личинок, живших в аквариуме 20—24 месяца, только одна стала гигантом в 12.5 см, тогда как две остальные достигли только 6 см (см. с. 32—33). А. А. Войткевич (1952) в течение 4 лет изучал массовые перезимовки головастика (несколько тысяч!) *Rana ridibunda* в окрестностях города Алма-Ата, Казахстан. Длина этих головастика, у которых обычно в середине следующего лета наступал метаморфоз, колебалась в пределах 7.6—8.3 см. Таким образом, хотя между гигантизмом головастика зеленых лягушек и перезимовками существует положительная связь, однако сама по себе зимовка не гарантирует достижения «сверхкрупных» размеров. Иначе говоря, личинки могут быть «частично неотеническими», но не обязательно гигантскими.

7. Гормональный контроль. Теория регуляции метаморфоза амфибий гормональной системой, главными членами которой

являются щитовидная железа и гипофиз, а также гипоталамус, была блестяще доказана в большой серии экспериментальных работ еще в первой четверти нашего столетия и сейчас общепринята. Как хорошо известно, гормон щитовидной железы (скорее всего, трийодотиронин — Leloup et Buscaglia, 1977) индуцирует метаморфоз. В свою очередь, функция щитовидной железы контролируется гормоном (тиреотропином), выделяемым передней долей гипофиза — аденогипофизом, деятельность которого регулируется гипоталамусом (Lynn a. Wachowski, 1951; Etkin, 1963, 1964). Такие особенности гигантских головастика зеленых лягушек и некоторых других бесхвостых, как спорадическая встречаемость, длительная задержка развития и их сосуществование с нормальными головастиками, отмеченные как в природных, так и в лабораторных условиях, несомненно, указывают на внутренние причины этого явления, как это справедливо предполагал еще К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1922).

Имеющиеся данные подтверждают это. Анатомические и гистологические исследования показали полное отсутствие щитовидной железы у «неотенических» гигантских головастика шпорцевой лягушки, *Xenopus laevis*, спонтанно появляющихся в польской (Jurand, 1955, 1959) и финской линиях разведения (Saxén, 1957; Saxén et al., 1957). Отсутствие щитовидной железы обнаружено также у гигантских головастика *Pelobates syriacus* (Boschwitz, 1957). Искусственное удаление щитовидной железы (тиреоидэктомия) вызвало появление гигантских головастика *Rana pipiens* (Allen, 1918; Etkin a. Lehrer, 1960) и *Rana sylvatica* (Hoskins a. Hoskins, 1919). В то же время кормление личинок трех североамериканских видов *Rana* порошком из щитовидной железы вызвало метаморфоз при карликовых размерах личинок по сравнению с контрольными особями (Swingle, 1918).

А. С. Северцов (in litt.) отпрепарировал под биноклем двух гигантских головастика *Rana ridibunda* из Латвии и не нашел у них щитовидной железы, в том числе у самого крупного экземпляра в 16,5 см. Удаление щитовидной железы резко замедляет процесс окостенения, что было показано на гигантских тиреоидэктомированных личинках *Rana pipiens* (Terry, 1918). Недоразвитие щитовидной железы и слабое окостенение скелета обнаружены также у гигантской личинки *Hyla arborea* (Boschwitz, 1961). Слабое развитие костного скелета отмечается у гигантских «*Rana esculenta*» Дании (Wesenberg-Lund, 1922), а также обнаружено нами при рентгенографическом изучении гигантского головастика *Rana ridibunda* из Ташкента. Косвенным указанием на нарушение гормональной системы является, кроме того, пегая окраска гигантских личинок.

Влияние гипофиза на функцию щитовидной железы было открыто уже в ранних работах по эндокринологии метаморфоза амфибий. Так, разрушение гипофиза вызвало атрофию щитовидной железы и появление трех гигантских головастика *Rana temporaria* (Adler, 1914). В то же время пересадка ткани передней доли гипофиза взрослых лягушек «частично неотеническим» личинкам *Rana clamitans* повлекла за собой усиление активности щитовидной железы и метаморфоз (Ingram, 1929). Тиреотропный гормон, стимулирующий активность щитовидной железы, вырабатывается базофильными клетками pars distalis переднего отдела гипофиза (Saxén et al., 1957). Предполагается, что тиреотропная активность аденогипофиза, в свою очередь, может регулироваться механизмом обратной связи путем ингибирующего влияния повышенной концентрации гормона щитовидной железы (Etkin, 1964). Исходя из всего этого, следует ожидать, что появление гигантизма головастика может быть вызвано нарушениями не только непосредственно щитовидной железы, как это отмечено выше, но и отклонениями в деятельности аденогипофиза.

В отношении гигантских головастика, полученных при гибридизации жаб *Bufo bufo* ♀ × *Bufo viridis* ♂, упоминается без каких-либо подробностей о наличии дефектов гипофиза, щитовидная железа была развита нормально (Hertwig и др., 1959). В других случаях сообщается об увеличенных размерах гипофиза (гигантские головастики «*Rana esculenta*» в старом понимании — Hahn, 1912; Wesenberg-Lund, 1922; *Rana sylvatica* — Hoskins и Hoskins, 1919; *Xenopus laevis* — Jugand, 1955; *Hyla arborea* — Boschwitz, 1961) и гиперактивном состоянии базофильных клеток аденогипофиза у гигантских головастика *Xenopus laevis* (Saxén, 1957; Saxén et al., 1957). Такая гипертрофия может быть вызвана тиреоидной недостаточностью.

Влияние гипоталамуса на рост и метаморфоз головастика также довольно хорошо изучено. Установлено, что секреция тиреотропного гормона, выделяемого дистальной частью гипофиза, контролируется гипоталамусом. Этот контроль осуществляется через нейросекреторные клетки и портальную систему гипофиза (Etkin, 1963, 1964). Удаление гипоталамуса вызывает задержку метаморфоза и приводит к крупным, превышающим нормальные, размерам головастика (Иванова, 1952; Rémy et Bounhiol, 1966b). Так, личинки леопардовой лягушки, *Rana ripiens*, искусственно лишённые гипоталамуса на ранней стадии развития, не смогли пройти метаморфоз в течение 375 дней. Щитовидная железа у них была явно меньше, а высота ее фолликулярных эпителиальных клеток значительно ниже, чем у контрольных особей. Эта атрофия щитовидной железы была обусловлена понижением уровня секреции тиреотропного гормона в гипофизе. По своей величине оперированные головастики были вдвое крупнее нормальных личинок, которые метаморфозировали на 135-й день после оплодотворения. Головастики с удалённым гипофизом также остались на личиночной стадии даже на 375-й день, но росли очень медленно и по размерам тела лишь незначительно превышали контроль (Напаока, 1967).

Таким образом, выше приведенные факты недвусмысленно указывают на нарушения эндокринной системы у спорадически появляющихся гигантских головастика бесхвостых амфибий и, в частности, *Rana ridibunda* и хорошо согласуются с общей теорией эндокринных факторов метаморфоза амфибий.

Почему же все-таки эти головастики достигают гигантских размеров, хотя другие личинки также с задержкой метаморфоза, иногда из той же культуры, остаются значительно более мелкими (см. с. 38)? По-видимому, основной особенностью таких гигантских головастика являются их неспособность к метаморфозу* из-за врожденных глубоких и необратимых нарушений щитовидной железы (аплазия) или гипофиза, а также усиленное действие гормона роста, в отличие от других случаев «частичной неотении» зеленых лягушек и других бесхвостых. Иначе говоря, эндокринные нарушения у этих гигантских головастика вызваны сугубо внутренними, генетическими причинами, а не являются следствием обратимого понижения тиреоидной активности из-за влияния факторов внешней среды (похолодание, особенности пищи и т. д.). Изменения эндокринных желез в последнем случае не столь существенны, как показывает изучение головастика *Xenopus laevis* с «экспериментальной неотенией», вызванной влиянием темноты или холода (Toivonen, 1952; Saxén et al., 1957).

Необычные размеры гигантских головастика зеленых лягушек, несомненно, связаны с эффективным действием гормона роста. Процессы

* А. С. Северцов (in litt.) указывает, что один из гигантских головастика *Rana ridibunda* из Латвии длиной в 11,5 см явно начал метаморфоз после перенесения его в аквариум (треугольная голова, зачатки передних конечностей длиной в 2,2 мм, изменения челюстного и подъязычно-жаберного аппаратов), но погиб 4.IV.1954 через 6 месяцев после его поимки в природе. См. также с. 42.

роста и метаморфоза являются, как хорошо известно, антагонистическими. В норме скорость роста личинок замедляется по мере увеличения их размеров, и в период метаморфоза головастики не растут, а, напротив, сокращаются в размерах из-за резорбции хвоста. В то же время ацидофильные клетки аденогипофиза, вырабатывающие гормон роста, нормально функционируют у необратимо «неотенических» личинок, как это было обнаружено у гигантских головастиков *Xenopus laevis* (Saxén, 1957), т. е. рост головастиков продолжается.

Относительно недавно было выяснено, что регуляция роста у амфибий осуществляется двумя разными гормонами: пролактин стимулирует рост у головастиков, а так называемый ростовой гормон, или соматотропин, — рост у лягушек после метаморфоза (Berman et al., 1964; Etkin a. Gona, 1967; Brown a. Frye, 1969a, b; Snyder a. Frye, 1972, 1974). Хотя в опытах были использованы гормоны млекопитающих, соответствующие гормоны у амфибий должны быть, по-видимому, примерно такими же. Усиленный рост, приведший к гигантизму головастиков *Rana pipiens*, был отмечен после трансплантации аденогипофиза (Etkin a. Lehrer, 1960), в pars distalis которого, как известно, вырабатывается пролактин. Удаление гипофиза вызывает задержку метаморфоза и замедленный рост, размеры головастиков не превышают нормы* (Etkin a. Lehrer, 1960; Rémy et Bounhiol, 1966b). В результате инъекции пролактина** головастикам *Alytes obstetricans* с удаленным гипофизом были получены гигантские личинки (Rémy et Bounhiol, 1966a, b). Избыточный рост был отмечен также при обработке пролактином личинок *Rana pipiens* (Brown a. Frye, 1969a). Все эти и многие другие опыты подтверждают ростовое действие пролактина у гигантских головастиков (см. также Guardabassi et al., 1969, 1971).

В этом плане интересны также карликовые головастики *Telmatobius hauthali schreiteri* (семейство Leptodactylidae), обнаруженные в высокогорных популяциях в Андах. В гипофизе этих личинок была выявлена явная недостаточность или отсутствие ацидофильных клеток, вырабатывающих гормон роста (Pisanó, 1958). Показано также, что пролактин и гормон щитовидной железы являются антагонистами (Etkin a. Gona, 1967; Hsü et al., 1976; Clemons a. Nicoll, 1977; Wright et al., 1979). Если учесть, что у головастиков, лишенных щитовидной железы, ингибирующее влияние на рост отсутствует, а стимуляция со стороны пролактина продолжается, то становится понятным их гигантизм. При отсутствии контроля над дистальной частью гипофиза со стороны гипоталамуса, что, в частности, наблюдается при тиреоидэктомии, происходит повышенная секреция пролактина, результатом чего является усиленный рост и, в конечном счете, личиночный гигантизм (Guardabassi et al., 1971). При достижении размеров тела, при которых у нормальных личинок наступает метаморфоз, гипофиз тиреоидэктомированных головастиков выделяет гормон роста еще более эффективно (Etkin a. Lehrer, 1960).

Генетика гигантизма

Известные нам данные по наследованию способности к неотении довольно скудны и получены, главным образом, при гибридизации разных видов хвостатых амфибий рода *Ambystoma*. Хотя эти результаты не всегда четки, все же в ряде случаев можно с определенной долей

* Появление 3 гигантских головастиков *Rana temporaria* в опытах Л. Адлера (Adler, 1914), по-видимому, вызвано неполным удалением гипофиза.

** Гигантизм был вызван также инъекцией соматотропина (Rémy et Bounhiol, 1966b), хотя в работах американских авторов это не подтвердилось (Etkin a. Gona, 1967; Snyder a. Frye, 1972, 1974); возможно, что он был обусловлен примесью пролактина в препаратах соматотропина (Brown a. Frye, 1969a).

уверенности предполагать, что неспособность к метаморфозу наследуется как простой рецессивный признак (Freitag, 1947; Humphrey, 1967; Brandon, 1976). Следовательно, неотенические особи должны быть рецессивными гомозиготами по данному признаку. Спорадическое появление гигантских головастиков зеленых лягушек наиболее логично также объяснить выщеплением рецессивной мутации, непосредственно или в качестве плейотропного эффекта нарушающей гормональный контроль метаморфоза. В пользу этого может свидетельствовать возникновение единичных гигантских личинок в культуре, когда условия содержания примерно одинаковы для всех головастиков. Например, сверхкрупные личинки *Xenopus laevis* спорадически появляются с частотой 0.1% в польской (Jugand, 1955) и 1—4% в финской линиях разведения (Saxén, 1957; Saxén et al., 1957).

Тем не менее, не исключено, что гигантские «неотенические» головастики в разных случаях могут иметь разную (в том числе и полигенную) генетическую природу. Возможно также, что при массовом появлении гигантских головастиков зеленых лягушек (Wesenberg-Lund, 1922; наши данные см. с. 32) важную роль играют негенетические факторы, нарушающие взаимодействие системы гипоталамус—гипофиз—щитовидная железа. Известны случаи, когда гигантские (или приближающиеся к ним по размерам) личинки в природе благополучно проходят метаморфоз и дают лягушат, более крупных, чем обычно (см. наши данные на с. 32 и данные Ш. Феннер на с. 34). Не исключено, что в таких случаях имеет место или гиперстимуляция роста особей по неизвестным нам причинам, или же нарушения (генетические и/или средовые) гормональной системы гипоталамус—гипофиз—щитовидная железа не столь глубоки, как в выше обсуждавшихся примерах, и обратимы или же компенсируются каким-либо фактором. Любопытно, что в обоих достоверных случаях гигантизм головастиков, прошедших метаморфоз, имел массовый характер.

Можно также предположить, что в некоторых случаях гигантизм головастиков обусловлен развитием в гипофизе так называемых гормонально активных опухолей (ацидофильные аденомы), для которых характерно выделение повышенного количества гормона роста. Именно эти опухоли являются причиной патологического гигантизма (акромегалии) у человека (Schutt, 1966), причем рост некоторых больных превышал 250 см.

Судьба гигантских головастиков

В отличие от неотенических хвостатых амфибий, случаи размножения гигантских головастиков зеленых лягушек и, по-видимому, бесхвостых вообще не известны. Развитие гонад так же, как и функционирование щитовидной железы или рост головастиков, находится под гормональным контролем передней доли гипофиза (аденогипофиза). В ряде случаев сообщалось о значительно более мощном развитии половой системы у гигантских головастиков по сравнению с нормальными, находящимися на сходной стадии развития. Так, например, хорошо развитые яичники, заполненные крупными, но еще не зрелыми яйцеклетками, богатыми желтком, описаны у гигантских головастиков «*Rana esculenta*» (Hahn, 1912). У гигантских головастиков *Rana sylvatica* отмечаются крупные, но незрелые яичники с ооцитами, яйцеводы не развиты; однако у личинок мужского пола семенники достигали полной зрелости (Hoskins a. Hoskins, 1919). А. С. Северцов (in litt.) сообщает о двух гигантских личинках *Rana ridibunda* из Латвии с хорошо развитой икрой и семенниками (см. также наши данные на с. 32 и 33). У гигантских головастиков *Xenopus laevis*, достигающих возраста 9—17 месяцев, гонады, как яичники, так и семенники, были хорошо развиты и

соответствовали по уровню развития гонадам взрослых особей такого же возраста (Jugand, 1955). Таким образом, теоретически не исключена возможность достижения полной половозрелости «гигантов» и их размножения. В пользу нормального развития половой системы может говорить также тот факт, что гигантские головастики *Xenopus laevis* с врожденным отсутствием щитовидной железы после трансплантации ее от нормальных особей или добавления в виде порошка в воду успешно проходили метаморфоз и достигали взрослой половозрелой стадии с явными вторичнополовыми признаками (Jugand, 1959).

Однако даже если теоретически представить себе, что гигантские личинки достигают стадии половой зрелости, то и в этом случае, на наш взгляд, они не будут способны к размножению из-за нарушения брачного поведения, вызванного отсутствием конечностей (это же обстоятельство отмечает А. С. Северцов, in litt.). Таким образом, гигантские «частично неотенические» личинки зеленых лягушек и других бесхвостых амфибий, потерявшие способность к метаморфозу, эволюционно бесперспективны, в отличие от хвостатых амфибий, для многих форм которых характерны или же факультативная способность к успешному существованию на личиночной стадии развития, или же постоянно водный личиночный образ жизни.

В заключение мы хотели бы сердечно поблагодарить И. С. Даревского (Ленинград), Я. Я. Лусиса и И. А. Цауне (Рига), А. С. Северцова (Москва) и Ш. Феннер (Киль) за любезное предоставление нам неопубликованных материалов и/или обсуждение рукописи статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г. Об особенностях в сроках размножения и развития бесхвостых земноводных различных биологических групп. — Учен. зап. Московск. гор. пед. ин-та, каф. зоол., 1957, т. 65, с. 103—107.
- Белкин Р. И. Взаимодействие внешних и внутренних факторов в процессе онтогенеза амфибий. 1. Влияние температуры на тироидный метаморфоз головастиков *Rana temporaria*. — Докл. АН СССР, 1934, т. 4, № 8—9, с. 462—465.
- Белова З. В. Питание головастиков *Rana ridibunda* Pall. в разных зонах дельты Волги. — Бюлл. Московск. о-ва испыт. прир., 1964, отд. биол., т. 69, № 5, с. 40—46.
- Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом. — Экология, 1976, № 2, с. 37—43.
- Боркин Л. Я. О некоторых находках обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti) на юго-востоке ареала. — В кн.: Экология и систематика амфибий и рептилий (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 89), 1979, с. 118—120.
- Боркин Л. Я. и Тихенко Н. Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала. — В кн.: Экология и систематика амфибий и рептилий (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 89), 1979, с. 18—54.
- Войткевич А. А. О роли температурного фактора в период метаморфоза головастиков лягушки. — Биол. ж., 1938, т. 7, № 4, с. 749—762.
- Войткевич А. А. О температурной стадии в развитии бесхвостых амфибий. — Ж. общ. биол., 1952, т. 13, № 4, с. 286—297.
- Денисова М. Н. Отряд Бесхвостые земноводные (Апуга). — В кн.: Жизнь животных. Т. 4, ч. 2. Земноводные, пресмыкающиеся. М., «Просвещение», 1969, с. 63—134.
- Елпатьевский В. Гады Арала (Амфибии и рептилии берегов и островов Аральского моря). — Научн. результаты Аральской экспедиции, Ташкент, 1903, вып. 4, с. 1—32.
- Иванова Т. М. Роль нервной системы в развитии амфибий. — Ж. общ. биол., 1952, т. 13, № 3, с. 182—210.
- Ирихимович А. И. Влияние света на скорость развития головастиков *Rana temporaria*. — Докл. АН СССР, 1947, т. 55, № 2, с. 177—180.
- Искакова К. И. Земноводные Казахстана. Алма-Ата, изд. АН Каз. ССР, 1959, 92 с.
- Никольский А. М. Земноводные (Amphibia). В серии: Фауна России и сопредельных стран. Петроград, 1918, 311 с.
- Папаян С. Б. Данные по экологии и хозяйственное значение озерной лягушки в Армянской ССР. — Изв. АН Арм. ССР, Ереван, 1952, биол. и сель.-хоз. н., т. 5, № 11, с. 39—48.

- Тарашук В. І. Земноводні плазуни. В серії Фауна України. Київ, 1959, т. 7, 246 с.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., «Советская наука», 3-е изд., 1949, 340 с.
- Топоркова Л. Я. и Клименко И. А. Влияние фотопериода на рост и развитие личинок рода *Rana*. — Экология, 1977, № 3, с. 101—103.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А. и Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М., «Наука», 1976, 152 с.
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologica Taurica. Киев, «Наукова думка», 1966, 240 с.
- Янушевич А. И. Материалы по земноводным Киргизии. — Изв. АН Кирг. ССР, Фрунзе, 1976, № 3, с. 47—50.
- Adler L. Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation endokriner Drüsen. A. Exstirpation der Hypophyse. — Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, 1914, Bd. 39, S. 21—45.
- Allen B. M. The results of thyroid removal in the larvae of *Rana pipiens*. — J. Exp. Zool., 1918, vol. 24, n. 3, p. 499—519.
- Angel F. Sur deux têtards géants de *Rana esculenta* L. — Bull. Mus. Nation. Hist. Natur., 1937, 2 sér., t. 9, n. 1, p. 54—55.
- Angel F. Reptiles et Amphibiens. In: Faune de France, Paris, Paul Lechevalier, 1946, vol. 45, 01 p.
- Angelier E. et Angelier M.-L. Etude d'une population de crapauds accoucheurs dans un lac de haute montagne. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1964, t. 258, n. 2, p. 701—703.
- Berger L. Trudności przy oznaczaniu żab krajowych (Ranidae) i ich kijanek. — Przegl. Zool., 1957, t. 1, n. 1, s. 31—38.
- Berger L. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan. — Annal. Zool., Warszawa, 1966, t. 23, n. 11, p. 303—324.
- Berger L. Embryonal and larval development of F₁ generation of green frogs different combinations. — Acta zool. cracov., 1967, t. 12, n. 7, p. 123—160.
- Berger L. Morphology of the F₁ generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex. — Acta zool. cracov., 1968a, t. 13, n. 13, p. 301—324.
- Berger L. The effect of inhibitory agents in the development of green-frog tadpoles. — Zool. Polon., 1968b, vol. 18, fasc. 3, p. 381—390.
- Berger L. Sex ratio in the F₁ progeny within forms of *Rana esculenta* complex. — Genet. Polon., 1971, t. 12, n. 1—2, p. 87—101.
- Berger L. Systematics and hybridization in the *Rana esculenta* complex. — In: D. H. Taylor a. S. I. Guttman (eds.), The reproductive biology of amphibians. New York—London, Plenum Press, 1977, p. 367—388.
- Berger L. a. Michalowski L. Amphibia (Plazy). In: Klucze do oznaczania kręgowców Polski, 1971, pt. 2, 78 p. (Amer. ed.).
- Berger L. a. Roguski H. Ploidy of progeny from different egg size-classes of *Rana esculenta* L. — Folia Biol., Kraków, 1978, t. 26, n. 4, p. 231—248.
- Berger L. a. Uzzell T. Vitality and growth of progeny from different egg size classes of *Rana esculenta* L. (Amphibia, Salientia). — Zool. Polon. 1977, t. 26, fasc. 3—4, p. 291—317.
- Berman R., Bern H. A., Nicoll Ch. S. a. Strohman R. C. Growth-promoting effects of mammalian prolactin and growth hormone in tadpole of *Rana catesbeiana*. — J. Exp. Zool., 1964, vol. 156, n. 3, p. 353—360.
- Boschwitz D. Thyroidless tadpoles of *Pelobates syriacus* Boettger. — Copeia, 1957, n. 4, p. 310—311.
- Boschwitz D. A giant tadpole of *Hyla arborea* L. — Bull. Res. Council Israel, Jerusalem, 1961, sect. B, zool., vol. 10 B, n. 4, p. 173—174.
- Boulenger G. A. The tailless batrachians of Europe. Part II. London, Printed for the Ray Society, 1898, p. 211—376.
- Brandom W. F. Gene-dosage studies in polyploid hybrids of California newt. — J. Exp. Zool., 1960, vol. 143, n. 3, p. 323—345.
- Brandon R. A. Spontaneous and induced metamorphosis of *Ambystoma dumerilii* (Duges), a paedogenetic Mexican salamander, under laboratory conditions. — Herpetologica, 1976, vol. 32, n. 4, p. 429—438.
- Brown P. S. a. Frye B. E. Effects of prolactin and growth hormone on growth and metamorphosis of tadpoles of the frog, *Rana pipiens*. — Gen. a. Comp. Endocrinol., 1969a, vol. 13, n. 1, p. 126—138.
- Brown P. S. a. Frye B. E. Effects of hypophysectomy, prolactin, and growth hormone on growth of postmetamorphic frogs. — Gen. a. Comp. Endocrinol., 1969b, vol. 13, n. 1, p. 139—145.
- Brunk A. Ein neuer Fall von Entwicklungshemmung bei der Geburtshelferkröte. — Zool. Anzeiger, 1882, 5. Jahrg., N 104, S. 92—94.
- Clemons G. K. a. Nicoll C. S. Effects of antisera to bullfrog prolactin and growth hormone on metamorphosis of *Rana catesbeiana* tadpoles. — Gen. a. Comp. Endocrinol., 1977, vol. 31, p. 495—497.

- Dubois A. Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. — In: Ch. Bocquet, J. Gènermont et M. Lamotte (éds.), Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. Paris, 1977, t. 2, p. 161—284.
- Etkin W. Metamorphosis-activating system of the frog. — Science, 1963, vol. 139, n. 3557, p. 810—814.
- Etkin W. Metamorphosis. — In: J. A. Moore (ed.), Physiology of the Amphibia. New York — London, Acad. Press, 1964, p. 427—468.
- Etkin W. a. Gona A. G. Antagonism between prolactin and thyroid hormone in amphibian development. — J. Exp. Zool., 1967, vol. 165, n. 2, p. 249—258.
- Etkin W. a. Lehrer R. Excess growth in tadpoles after transplantation of the adenohipophysis. — Endocrinology, 1960, vol. 67, n. 4, p. 457—466.
- Fankhauser G. a. Watson R. C. The effects of pituitary implantation on diploid and triploid larvae of the newt, *Triturus viridescens*, with special reference to the gonads. — J. Exp. Zool., 1949, vol. 111, n. 3, p. 349—391.
- Fatio V. Faune des Vertébrés de la Suisse. Volume III. Histoire naturelle des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle, H. Georg, Libraire-éd., 1872, 602+XII p.
- Fischberg M. Experimental tetraploidy in newts. — J. Embryol. exp. Morphol., 1958, vol. 6, pt. 3, p. 393—402.
- Fischer-Sigwart H. Das Überwintern der Lurche im Larvenzustande. — Zool. Garten, 1885, 26. Jahrg., N 10, S. 299—312.
- Freytag G. E. Die Neotenie der Urodelen. — Mitt. Mus. Naturkunde u. Vorgeschichte u. naturwiss. Arbeitskreis, Magdeburg, 1947, Bd. 1, H. 1, S. 5—11.
- Fuhn I. E. Amphibia. In: Fauna Rep. Pop. Romine, 1960, vol. 14, fasc. 1, 288 p.
- Gislén T. a. Kauri H. Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. — Acta Vertebratica, 1959, vol. 1, n. 3, p. 195—397.
- Gröger R. Beiträge zur Erfassung der Amphibienfauna des Kreises Bitterfeld und der Dübener Heide. Diplom-Arbeit. Martin-Luther-Universität, Halle—Wittenberg, 1978.
- Grube. [Ein ungewöhnlich grosses Exemplar einer Kaulquappe, der Larve der Wasser- oder Knoblauchkröte (*Pelobates juscus*)]. — 50. Jahres-Bericht Schlesisch. Ges. vaterländ. Cultur, Breslau, 1873, S. 55.
- Guardabassi A., Campantico E., Ferraro G. a. Olivero M. Effects of pro-lactin on thyroidectomized *Bufo bufo* larvae. — Monitore zool. ital., N. S., 1971, vol. 5, n. 2, p. 99—115.
- Guardabassi A., Cocito A. M. a. Ponzetti G. Ectopic pituitary homotransplantations from larvae and adult donors into *Xenopus laevis* Daud. intact larvae. — Monitore zool. ital., N. S., 1969, vol. 3, n. 4, p. 213—224.
- Günther R. Untersuchungen zum Artproblem an europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). Diss. Humboldt-Univ. Berlin, 1969.
- Günther R. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia). — Biol. Zentralbl., 1970, Bd. 89, H. 3, S. 327—342.
- Günther R. Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, «*Rana esculenta*», L., in der DDR (Anura, Ranidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1975, Bd. 51, H. 1, S. 145—158.
- Günther R. Zur Larvenmorphologie von *Rana ridibunda* Pall., *R. lessonae* Cam. und deren Bastard *R. «esculenta»* L. (Anura, Ranidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1978, Bd. 54, H. 1, S. 161—179.
- Gurdon J. B. Tetraploid frogs. — J. Exp. Zool., 1959, vol. 141, n. 3, p. 519—543.
- Hahn A. Einige Beobachtungen an Riesenlarven von *Rana esculenta*. — Archiv f. mikroskop. Anat. I. Abt. f. vergleich. u. exp. Histol. u. Entwicklungsgeschichte, 1912, Bd. 80, H. 1, S. 1—38.
- Hanaoka Y. The effects of posterior hypohalectomy upon the growth and metamorphosis of the tadpole of *Rana pipiens*. — Gen. a. Comp. Endocrinol., 1967, vol. 8, n. 3, p. 417—431.
- Hertwig G., Weiss I. u. Ziemann C. Unterschiedliche Ergebnisse reziproker Kreuzungen der drei europäischen Krötenarten unter besonderer Berücksichtigung ihrer Kern- und Zellgrößen. — Biol. Zentralbl., 1959, Bd. 78, H. 5, S. 675—702.
- Heusser H. u. Blankenhorn H. J. Crowding-Experimente mit Kaulquappen aus homo- und heterotypischen Kreuzungen der Phänotypen *esculenta*, *lessonae* und *ridibunda* (*Rana esculenta*-Komplex, Anura, Amphibia). — Rev. Suisse Zool., 1973, t. 80, fasc. 2, S. 543—569.
- Hoskins E. R. a. Hoskins M. M. Growth and development of Amphibia as affected by thyroidectomy. — J. Exp. Zool., 1919, vol. 29, n. 1, p. 1—69.
- Hsü Chih-yün, Yü Nai-wen a. Liang Hsü-mu. The changes of growth activities in pituitaries of tadpoles at different metamorphic stages. — Gen. a. Comp. Endocrinol., 1976, vol. 30, n. 4, p. 424—431.
- Humphrey R. R. Albino axolotls from an albino tiger salamander through hybridization. — J. Heredity, 1967, vol. 58, n. 3, p. 94—101.
- Huxley J. S. Thyroid and temperature in cold-blooded vertebrates. — Nature, London, 1929, vol. 123, n. 3106, p. 712.

- Ingram W. R. Studies of amphibian neoteny. II. The interrelation of thyroid and pituitary in the metamorphosis of neotenic anurans. — J. Exp. Zool., 1929, vol. 53, n. 3, p. 387—409.
- Jurand A. Zjawisko neotenu u «*Xenopus laevis*» Daud. — Folia Biol., Kraków, 1955, t. 3, n. 4, s. 315—330.
- Jurand A. Further investigations on the partial neoteny of *Xenopus laevis* Daud. — Folia Biol., Kraków, 1959, vol. 7, n. 1, p. 17—22.
- Kammerer P. Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und Laubfrosch (*Hyla arborea*). — Archiv f. Entwicklungsmechan. d. Organismen, 1906, Bd. 22, H. 1—2, S. 48—140.
- Kessler K. Über einen Fall der Überwinterung von Kaulquappen der *Rana esculenta* L. — Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 1879, t. 54, n. 2, p. 207—217.
- Knauer F. K. Hemmungsbildungen bei Caudaten und Batrachiern. — Zool. Anzeiger, 1878, 1 Jahrg., N 8, S. 173—174.
- Kolazy J. Ueber Kaulquappen der Batrachier. — Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien, 1871, Bd. 21, S. 38—40.
- Kollmann J. Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. — Verh. Naturf. Ges. Basel, 1884, Bd. 7, S. 387—398.
- Leloup J. et Buscaglia M. La triiodothyronine, hormone de la metamorphose des Amphibiens. — C. r. Acad. Sci., Paris, 1977, sect. D, t. 284, n. 22, p. 2261—2263.
- Luther A. Jättelik grodlarv. — Medd. Soc. Fauna Flora Fenn. (1916—1917), Helsingfors, 1917, p. 37—39, 286.
- Lynn W. G. a. Wachowski H. E. The thyroid gland and its functions in cold-blooded vertebrates. — Quart. Rev. Biol., 1951, vol. 26, n. 2, p. 123—168.
- Pflüger E. Das Ueberwintern der Kaulquappen der Knoblauchkröte. (Ein Beitrag zur Lehre von der Anpassung der Organismen an die äusseren Lebensbedingungen und zur Diagnose der Batrachierlarven). — Archiv f. gesammte Physiol., 1883, Bd. 31, S. 134—145.
- Pisanó A. Variaciones somaticas en larvas de *Telmatobius hauthali schreiteri* de la Cordillera Andina. — Acta Zool. Lilloana (Revista de Zool.), Tucuman, 1958, t. 16, p. 5—12.
- Rémy C. et Bounhiol J. J. Croissance exagérée des têtards de Crapaud accoucheur, entiers ou privés de leur hypophyse, et subissant un traitement par la prolactine. — C. r. Soc. Biol., Paris, 1966a, t. 159, n. 7 (1965), p. 1532—1535.
- Rémy C. et Bounhiol J. J. Gigantisme expérimental obtenu par intervention chirurgicale et traitements hormonaux chez le têtard du Crapaud accoucheur. — Annal. Endocrinol., Paris, 1966b, t. 27, n. 3 bis (suppl.), p. 377—382.
- Rühmekorf E. Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salientia. III. Wirkungen des Lichtes auf Laich und Larven. — Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 1958, Bd. 47, H. 1, S. 37—53.
- Saxén L. Schilddrüsenaplasie als Ursache von partieller Neotenie. — Acta Endocrinol., 1957, Bd. 24, S. 271—281.
- Saxén L., Saxén E., Toivonen S. a. Salimäki K. The anterior pituitary and the thyroid function during normal and abnormal development of the frog. — Annal. Zool. Soc. Zool. Botan. Fenn. «Vanamo», Helsinki, 1957, t. 18, n. 4, p. 1—44.
- Schurr P. H. Pituitary tumours in man. — In: G. W. Harris a. B. T. Donovan (eds.), The pituitary gland, 1966, vol. 2, London, Butterworths, p. 498—518.
- Smith M. The British amphibians and reptiles. London, Collins, 1954, 2nd ed., XIV+322 p.
- Snyder B. a. Frye B. E. Physiological responses of larval and postmetamorphic *Rana pipiens* to growth hormone and prolactin. — J. Exp. Zool., 1972, vol. 179, n. 3, p. 299—313.
- Snyder B. a. Frye B. E. Effect of prolactin and growth hormone on proteins synthesis in larval and adult frogs (*Rana pipiens*). — J. Exp. Zool., 1974, vol. 190, n. 2, p. 167—174.
- Swingle W. W. The acceleration of metamorphosis in frog larvae by thyroid feeding, and the effects upon the alimentary tract and sex glands. — J. Exp. Zool., 1918, vol. 24, n. 3, p. 521—543.
- Terry G. S. Effects of the extirpation of the thyroid gland upon ossification in *Rana pipiens*. — J. Exp. Zool., 1918, vol. 24, n. 3, p. 567—587.
- Toivonen S. Ein Fall von partieller Neotenie bei *Xenopus laevis* Daudin und experimentelle Untersuchungen zu seiner kausalen Erklärung. — Archiv Soc. Zool. Botan. Fenn. «Vanamo», 1952, vol. 6, n. 2, S. 107—123.
- Tunner H. G. Das Serumeiweißbild einheimischer Wasserfrösche und der Hybridcharakter von *Rana esculenta*. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1970, 64. Jahrsversamml., S. 352—358.
- Tunner H. G. Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation. — Z. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1974, Bd. 12, H. 4, S. 309—314.
- Uzzell T. a. Berger L. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana les-*

- sonae*, and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*. — Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 1975, vol. 127, n. 2, p. 13—24.
- Uzzell T., Günther R. a. Berger L. *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic systems (Amphibia Salientia). — Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 1977, vol. 128, n. 9, p. 147—171.
- Volpe E. P. a. Dasgupta S. Effects of different doses and combinations of spotting genes in the leopard frog, *Rana pipiens*. — Develop. Biol., 1962, vol. 5, n. 2, p. 264—295.
- Wesenberg-Lund C. Contributions to the biology of Danish Amphibia. II. *Rana esculenta*. — Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrograph., 1922, Bd. 10, N 3, p. 209—232.
- Wiedersheim R. Zweijährige *Alytes*-Larven. — Zool. Anzeiger, 1878, 1. Jahrg., N 5, S. 104—105.
- Wright A. H. a. Wright A. A. Handbook of frogs and toads of the United States and Canada. Ithaca, Comstock Publ. Co., 1949, 3rd ed., XIV+640 p.
- Wright S. M. L., Majerowski M. A., Lukas S. M. a. Pike P. A. Effect of prolactin on growth, development and epidermal cell proliferation in the hind-limb of the *Rana pipiens* tadpole. Gen. a. Comp. Endocrinol., 1979, vol. 39, n. 1, p. 53—62.
- Yung E. Les larves géantes de *Rana esculenta*. — Archiv. Sci. phys. et natur., Genève, 1905, 4eme pér., t. 20, p. 595—597.
- Zweifel R. G. Ecology, distribution, and systematics of frogs of the *Rana boylei* group. — Univ. California Publ. Zool., 1955, vol. 54, n. 4, p. 207—292.

On giant tadpoles of the green frogs of the *Rana esculenta* complex

L. J. Borkin, L. Berger and R. Günther

Zoological Institute, Academy of Sciences, U.S.S.R. (Leningrad), Department of Agrobiology, Polish Academy of Sciences (Poznań) and Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität (Berlin)

Occasional giant tadpoles (100 millimeters and more) of the green frogs of the *Rana esculenta* complex both collected in various regions of the USSR (Latvia, Kazakhstan, Uzbekistan) and in Poland, and obtained in crossing experiments are recorded. All known records of natural giant tadpoles are mapped. Various factors, probably, caused such a gigantism are analysed (geographic variability, quality of food and crowding effect, polyploidy, hybridization and heterosis, light, temperature, wintering, hormonal control). The main cause of occasional occurrence of giant tadpoles of the green frogs seems to be a disturbance of hormonal system (hypothalamus — pituitary — thyroid axis) evoked by genetical factors (mutations etc.).