

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

ИВАНОВА

Наталья Лукьяновна

Сравнительное изучение роста
и развития личинок некоторых видов амфибий
в контролируемых условиях

(03.00.08 — Зоология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск
1975

Глава I. Литературный обзор

В главе приводится краткий обзор литературных данных, в которых особое внимание уделено влиянию различных факторов: температуры, света, обеспеченности кислородом, кормового режима, деятельности желез внутренней секреции, плотности популяций на рост и развитие личинок амфибий.

Глава II. Материал и методика

Работа проводилась с 1970 по 1975 годы . в лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных.

В качестве объекта исследования были использованы личинки пяти видов бурых лягушек: закавказской — *Rana camerani* Boul., малоазиатской — *Rana macrocnemis* Boul., травяной — *Rana temporaria* L., остромордой — *Rana arvalis* Nilss., дальневосточной — *Rana semiplicata* Nik., двух видов чесночниц: обыкновенной — *Pelobates fuscus* Laur., сирийской *Pelobates syriacus* Boett., дальневосточной жерлянки — *Bombina orientalis* Boul., дальневосточной квакши — *Hyla japonica* Giinth., двух видов хвостатых земноводных: сибирского углозуба — *Hynobius keyserlingi* Dyb et God., и обыкновенной саламандры — *Salamandra salamandra* L.

Икра закавказской, малоазиатской, травяной, остромордой, дальневосточной лягушек была доставлена в лабораторию из водоемов Армянской ССР, Кабардино-Балкарской АССР, Свердловской области, Спутинского заповедника, обыкновенной чесночницы — из Курганской области, сибирского углозуба — окрестности Свердловска. Икра сирийской чесночницы, дальневосточной квакши, дальневосточной жерлянки была получена в лаборатории.

В сентябре 1972 г. из окрестностей Ужгорода в лабораторию было доставлено 13 взрослых саламандр (4 самки и 9 самцов), от которых в ноябре — декабре было получено потомство.

Икра развивалась в 10-литровых кристаллизаторах при температуре воды 18 — 20°C. По окончании эмбрионального периода развития личинок помещали в аквариумы.

Наблюдения за ростом и развитием, а также сроками метаморфоза личинок бесхвостых амфибий проводились по методике описанной в работе С. С. Шварца и О. А. Пястоловой (1970). Стадии развития личинок определяли по П. В. Терентьеву (1950). Головастики чесночницы, как известно, отличаются от личинок большинства других бесхвостых земноводных гигантскими размерами и длительным периодом личиночного развития. Поэтому личинки чесночниц проходили постэмбриональное развитие в большем объеме воды (три личинки в 10 литрах). В качестве корма использовали вареные листья одуванчика, щавеля, салата, капусты.

Личинки хвостатых земноводных развивались в аналогичных условиях (три личинки на 2,5 литра воды), но вместо аквариумов применяли кристаллизаторы. В качестве корма в этом эксперименте использовали энхитреид.

На личинках закавказской, малоазиатской, травяной, остромордой лягушек, дальневосточной жерлянки и сирийской чесночницы определено количество растительного корма, которое им требуется для прохождения всех стадий развития, подсчитан коэффициент его утилизации.

Головастики лягушек и дальневосточной жерлянки были помещены в литровые аквариумы по одному в каждый аквариум, головастики сирийской чесночницы содержались в пятилитровых аквариумах. В качестве корма использовали вареные листья одуванчика.

Учет количества потребленного корма личинками хвостатых был проведен на *Salamandra salamandra*. Кормом в этом опыте служили эпхитреиды.

Подробные наблюдения за ростом сеголеток после метаморфоза и до зимовки проводились па сеголетках остромордой, закавказской, малоазиатской лягушек, дальневосточной жерлянки, дальневосточной квакши, сирийской чесночницы, обыкновенной саламандры и сибирского углозуба.

Животные содержались в террариумах при комнатной температуре. В качестве корма использовали личинок *Chironomus plumosus* и *Tenebrio molitor*, а также природный корм, который добывали кошением сачком по траве.

Во всех вариантах опытов было использовано около 200.) личинок 9 видов Анига и двух видов Urodella. В каждом варианте опыта было не менее 20 повторностей.

Глава III. Рост и развитие личинок бесхвостых амфибий

В главе описаны результаты опытов по изучению роста и развития личинок разных видов амфибий в строго контролируемых условиях лабораторного опыта.

Проведенные наблюдения показали, что в лабораторных условиях при температуре воды 18 — 20°C продолжительность эмбрионального периода составляет от трех до девяти дней. Например, икра остромордой лягушки развивается три дня, а эмбриональный период у малоазиатской лягушки равен пяти-шести дням, у дальневосточной — девяти дням.

Результаты наблюдений за развивающимися личинкам позволили установить, что общий ход развития и характер роста головастиков разных видов земноводных в основном совпадает. Интенсивность роста у всех исследованных видов достигает максимума в период после исчезновения наружных жабр (стадия развития 20 — 21) до появления почек задних конечностей (стадия развития 26). Так длина тела головастиков закавказской лягушки на 20 — 21 стадии равняется 3 — 4 мм, а к моменту появления почек задних конечностей $12,27 \pm 1,77$ мм. В следующий период — стадия развития 27 — 28 длина тела увеличилась на 0,37 мм. На следующем этапе развития (стадия 29 — появление передних конечностей) происходит некоторое уменьшение размеров тела. Такая картина роста наблюдается у личинок всех изученных нами видов лягушек, дальневосточной квакши, дальневосточной жерлянки и у чесночниц.

Однако на фоне общих закономерностей личиночного развития у изученных нами видов бесхвостых земноводных наблюдаются значительные различия в скорости роста и развития. Они отмечены при постановке опытов в абсолютно идентичных условиях содержания животных. Различия в скорости развития личинок наблюдающиеся в природе, сохраняются и в условиях специально поставленного эксперимента. Наши конкретные данные о скорости развития личинок изученных видов Апига представлены в таблице 1, из которой видно, что наибольшей скоростью развития обладают головастики дальневосточной жерлянки, медленнее всего развиваются личинки чесночниц. У изученных нами бурых лягушек наибольшая скорость развития наблюдалась у травяной лягушки, у головастиков малоазиатской и закавказской лягушек скорость роста и развития значительно меньше. Имеются различия в скорости развития у головастиков одного вида лягушек, но взятых

из разных мест обитания. Результаты наблюдений за ростом и развитием личинок остромордой лягушки показали, что головастики северных популяций лягушек проходят очередные стадии развития быстрее — за 27 дней, чем головастики южных форм этих же лягушек, минимальный период развития у которых составил 35 дней.

Таблица 1

Минимальная продолжительность личиночного периода разных видов Апига, развивающихся в оптимальных условиях

Вид	Сроки развития		
	Стадия 25	Стадия 27-28	Период развития
Закавказская	28	35	48
Малоазиатская	28	35	62
Дальневосточная	14	28	32
Травяная (Свердловск)	14	21	28
Травяная (Вильнюс)	14	21	28
Остромордая (Свердловск)	14	28	35
Остромордая (Ямал)	13	20	27
Жерлянка дальневосточная	12	22	26
Квакша дальневосточная	14	28	30
Чесночница сирийская	40	50	67
Чесночница обыкновенная	50	63	75

Различные сроки личиночного развития характерны и для лягушек обитающих в одних и тех же широтах. Наблюдениями установлено, что личинки остромордой и травяной лягушек обитающих в водоемах окрестностей Свердловска имеют разную скорость развития. Так, например, в опытах, проведенных в мае-июне 1971 года минимальный период личиночного развития у головастиков остромордой лягушки составляет 35 дней, а головастики травяной лягушки проходят все стадии развития быстрее — за 28 дней. Отмечены некоторые различия в продолжительности личиночного периода у одного вида лягушек, но исследованных в разные годы. Так, минимальный период развития головастиков малоазиатской лягушки, содержащихся в оптимальных условиях (три личинки в 2,5 литрах, температура 20 — 22°C) весной 1971 года был равен 62 дням.

В аналогичных условиях головастики этих лягушек взятых весной 1973 года в тех же водоемах развивались в два раза быстрее и прошли все стадии развития за 30 дней. В обоих случаях головастики завершили развитие при практически равных размерах тела— $14,69 \pm 1,67$ мм в 1971 году и $14,58 \pm 0,18$ мм в 1973 году. Различия в скорости развития наблюдаются на самых ранних стадиях. Сокращение сроков развития происходит в основном за счет уменьшения продолжительности 26 и 27 стадий развития. Так, личинки, которые были использованы в опыте в 1974 году достигли 26 стадии за 28 дней, а в 1973 году за 12 дней. Заметна разница еще на следующей 27 стадии. К моменту появления дифференцированных задних конечностей сроки развития в обоих опытах почти совпадают.

Завершающий период личиночного развития — метаморфический климакс. У всех изученных видов лягушек длится от трех до семи дней (табл. 2). Однако следует заметить, что

Т а б л и ц а 2
Продолжительность метаморфического климакса личинок разных видов Апига

В и д	% животных закончивших метаморфоз на							
	3-й день	4-й день	5-й день	6-й день	7-й день	8-й день	9-й день	10-й день
Остромордая (Свердловск) . . .	40	60						
Травяная (Свердловск) . . .	61,3	35,5	3,2					
Закавказская	11,5	27,0	36,1	25,4				
Малоазиатская		40	20	16	24			
Дальневосточная	73,1	26,9						
Сирийская чесночница						51,7	37,8	10,5
Дальневосточная квакша	50	50						
Дальневосточная жерлянка		76,6	23,4					

большая часть головастиков травяной и дальневосточной лягушек завершают метаморфоз на третий день, в то время как головастики остромордой и малоазиатской — на четвертый день, закавказской — на пятый день. У жерлянок и квакш метаморфоз заканчивается на четвертый день.

Наиболее длителен период метаморфоза у чесночниц, от момента появления передних конечностей до резорбции хвоста проходит от восьми до десяти дней.

Интересные результаты получены в экспериментах по изучению роста и развития личинок некоторых видов амфибий, развивающихся в условиях различной плотности.

Исследованиями ряда авторов (Роус С., Роус Ф., 1964; Шварц, Пястолова, 1970; Guyetant, 1970; 1973; Heuser, 1972 и др.) установлено, что в процессе своего развития личинки земноводных выделяют в среду продукты метаболизма (метаболиты), которые могут оказывать ингибирующий или акцелерирующий эффект на обитающих в этой среде животных.

Результаты опытов полученных на личинках дальневосточной квакши, развивающихся в условиях различной плотности экспериментальных «популяций» (один, три и тридцать личинок в 2,5 литрах воды, при температуре 18 — 20°C и достаточном количестве корма) показали, что медленнее всего развиваются личинки, содержащиеся «одиночками». Они заметно отстают в размерах даже от животных развивающихся в условиях повышенной плотности. И это отставание наблюдается уже на самых начальных этапах развития. В процессе развития разница в росте и развитии становится более заметной. Так, личинки, содержащиеся по три закончили развитие за 30 дней и вышли на сушу, «одиночки» за этот же промежуток времени не достигли и 26 стадий развития (появление почек задних конечностей). Среди животных «одиночек» наблюдалась также высокая гибель. Все головастики, использованные в этом варианте опыта, погибли на 26 стадии развития.

Подобные эксперименты были поставлены и на головастиках сирийской чесночницы. Учитывая размеры животных соответственно был увеличен объем воды: в десятилитровых аквариумах развивалось по три личинки, в пятилитровых — по одной, и в аквариуме объемом 150 литров содержалось 350 личинок.

И в этом опыте скорость развития личинок, содержащихся «тропками» была значительно выше, чем у животных, развивающихся в условиях повышенной плотности и одиночного содержания. Так головастики из «троек» достигли 26 стадии (почки задних конечностей) на 40-й день развития и еще через 10 дней животные были на стадии дифференцированных

* Термин популяция в данном случае и в последующих употребляется условно и не только ради удобства. В некоторых случаях интересующие нас популяционные явления достаточно отчетливо проявлялись при изучении роста и развития населения отдельных аквариумов.

задних конечностей. Минимальный период развития оказался равным 67 дням. Головастики, развивающиеся по одному в пяти литрах воды несколько отставали в росте и развитии. Личиночный период в этом случае составил 83 дня. По-видимому, головастики, содержащиеся «тройками» стимулируют развитие друг друга, развитие идет быстрее, чем у «одиночки». Однако по мере увеличения плотности «популяции» головастиков стимулирующий эффект исчезает и при высокой плотности (два головастика на один литр воды) рост животных значительно притормаживается. Это хорошо подтверждает один из вариантов опыта. В аквариуме, в котором содержалось 350 личинок наблюдалось значительное отставание в росте и развитии. Первые головастики вышли на сушу только через 102 дня, большая же часть животных продолжала развиваться еще в течение 360 — 400 дней. Таким образом, мы имели возможность наблюдать за ростом и развитием «популяции» личинок, период развития которых составил от 102 до 400 дней. В течение всей зимы, несмотря на обеспеченность кормом, постоянную температуру (20 — 22 С), животные не развивались и в течение 300 дней находились на одной и той же стадии развития. Часть головастиков приостановила развитие на 26 стадии, часть — на 27. Только в апреле следующего года эти заторможенные особи продолжили свое развитие и последние из них завершили метаморфоз 12 сентября.

Известно, что подавляющий эффект может быть спит, если личинок, содержащихся в условиях высокой плотности поместить в аквариум с чистой водой. Это подтверждает и каш следующий эксперимент. 7 мая 15 головастиков сирийской чесночницы из загущенной «популяции» (350 личинок в 150 литрах воды) были помещены в свежую воду (аквариум объемом 200 литров). Длина тела головастиков равнялась 7 — 8 мм. В оптимальных условиях личинки этой же кладки достигли 16,5 мм. Пересаженные в чистую воду личинки начали быстро расти, к 25 июня достигли стадии дифференцированных задних конечностей и имели следующие размеры тела: длина — $45,42 \pm 1,82$ мм, вес — 19490 ± 236 мг. Еще через 10 дней, к 4 июля они закончили развитие и метаморфизировали при следующих размерах: вес 10632 ± 676 мг, длина тела $37,0 \pm 0,67$ мм, а животные развивающиеся в условиях высокой плотности были в это же время только на 26 стадии (появление почек задних конечностей).

Таким образом результаты проведенных опытов показали, что условия личиночного развития оказывают непосредственное влияние на

размеры закончивших метаморфоз животных. Так, средний вес сеголеток сирийской чесночницы, выходящих из «троек» равен 9646 ± 99 мг, что примерно соответствует размерам сеголеток развивающихся в природных водоемах, откуда была взята икра, а выходящих из загущенной «популяции» оказался значительно меньше и составил 2958 ± 83 мг. Животные, развитие которых продолжалось до апреля следующего года имели размеры также отличающиеся от нормально развитых особей: средняя длина их тела $24,28 \pm 0,62$ мм, вес 3270 ± 197 мг ($n = 18$).

Исследованиями С. С. Шварца и О. Л. Пястоловой (1970) на личинках остромордой лягушки показано, что в условиях чрезвычайно высокой плотности (400 головастиков в четырех литрах воды) при обеспечении кормом значительное число личинок заканчивает метаморфоз в рекордно короткие сроки, но при очень маленьких размерах тела. Минимальный период личиночного развития составил 23 — 28 дней. Наши данные в эксперименте с обыкновенной чесночницей подтверждают результаты, полученные на личинках остромордой лягушки. Головастики обыкновенной чесночницы развивались в условиях высокой плотности (три — 2,5 литрах воды), параллельно была сформирована серия аквариумов, где развитие личинок проходило в оптимальных условиях (19 — в 70 литрах). Первыми закончили метаморфоз особи, которые развивались в условиях высокой плотности. Они прошли все стадии развития за 65 дней, и вышли на сушу при следующих размерах: длина тела 19,0 — 25,6 мм, вес 1150 — 4400 мг. Личинки, содержащиеся в оптимальных условиях закончили развитие за 75 - 80 дней.

Таким образом, наши эксперименты достаточно четко показывают, что на продолжительность личиночного развития большое влияние оказывает плотность «популяций» и содержание в воде продуктов метаболизма животных. Результаты опытов показали, что у сирийской и обыкновенной чесночниц увеличение плотности «популяций» так же как и у лягушек ведет к резкому сокращению размеров головастиков. Исследования, проведенные на личинках чесночниц — представителях очень далеких в таксономическом отношении *Anura* полностью подтвердила результаты, полученные на личинках лягушек. В некоторых случаях резкое повышение плотности ведет к ускорению сроков развития личинок. Это убедительно свидетельствует о том, что ускорение развития при высокой плотности является характерным для всей группы в целом. Мы полагаем, что это может говорить о большом биологическом значении уставленной закономерности.

Глава IV. Рост и развитие личинок хвостатых земноводных

Как уже отмечалось в предыдущей главе рядом исследователей, в последние годы на головастиках многих видов бесхвостых амфибий показано, что продукты обмена совместно обитающих животных могут оказывать па их рост и развитие, определенное воздействие. Также известно, что характер действия метаболитов зависит от плотности популяции, стадии развития, генетического родства совместно обитающих животных и т. д. Подобных данных для личинок хвостатых земноводных в литературе нет. Вместе с тем это может иметь большое значение для познания структуры и динамики популяции этой группы животных. С этой целью в лабораторных условиях были поставлены эксперименты на личинках обыкновенной саламандры и сибирского углозуба.

Известно, что самый ранний срок рождения личинок обыкновенной саламандры — начало февраля, самый поздний — июль — август. Массовое появление их для предгорных районов отмечено в мае.

Наши наблюдения за развитием обыкновенной саламандры в условиях эксперимента показали, что сроки появления личинок могут сильно изменяться. В нашем опыте у одной из самок первые личинки появились 17 ноября и к 23 ноября она выметала 51 личинку. У других самок новорожденные появились в период с 24 ноября по 11 декабря. Количество молодых на одну самку колебалось от 24 до 51. Только что родившиеся личинки пятнистой саламандры имеют следующие размеры: длина тела — $33,2 \pm 0,56$ мм, вес $286,4 \pm 16,23$ мг ($n = 48$). Для них характерна большая круглая голова, высокое сжатое с боков туловище, длинный уплощенный хвост, отороченный широкой плавниковой складкой, переходящей па спине в гребень. Конечности, как и три пары наружных перистых жабр, хорошо развиты.

Наблюдения за ростом и развитием личинок проводились в I! условиях различной плотности (оптимальной — три личинки в 2,5 литрах воды и высокой — 20 — 2,5 литрах) при температуре 18 — 20°C.

Результаты опытов показали, что содержащиеся в оптимальных условиях личинки быстро растут и развиваются и за контрольный период к 20 декабря достигли следующих размеров: длина тела $54,2 \pm 1,08$ мм, а вес — $1337,6 \pm 56,8$ мг.

Первые животные из этой серии опыта завершили метаморфоз за 32 дня.

В условиях повышенной плотности (20 особей в 2,5 литрах воды), личинки заметно отставали в росте и развитии. Так к 20 декабря, когда личинки из «троек» закончили развитие, длина тела этих животных равнялась $48,4 \pm 1,27$ мм, вес $812,2 \pm 52,4$ мг. Животные имели хорошо развитые жабры, отороченный широкой плавниковой складкой хвост. Процесс их роста и развития шел значительно медленнее, чем в «тройках», то есть увеличение плотности «популяции» в данном случае не стимулировало развитие личинок, как это наблюдалось в опытах па головастиках большинства видов бесхвостых земноводных. И только на 80-й день развития в «популяциях» повышенной плотности появились первые животные, завершившие метаморфоз. Следует отметить, что они значительно превосходили быстро развивающихся личинок, как по длине, так и по весу тела. Так, средняя длина тела только что метаморфозировавших животных за загущенных «популяций» составляла $64,07 \pm 0,54$ мм, вес $1688 \pm 80,2$ мг, против $54,2 \pm 1,08$ мм и $1337,6:1:56,8$ мг у животных развивающихся в условиях «троек». Развитие животных в условиях повышенной плотности продолжалось в 2,5 — 3 раза дольше, чем личинок развивающихся в оптимальных условиях.

Подобные эксперименты были поставлены на личинках другого вида хвостатых амфибий — сибирского углозуба. Личинки проходили развитие в аналогичных условиях (три особи в 2,5 литрах воды и 20 — в 2,5 литрах). «Тройки» нормально росли, развивались и первые из них закончили метаморфоз за 30 дней. Размеры животных были следующие: общая длина тела $39,74 \pm 0,49$ мм, вес тела $634,6 \pm 18,5$ мм. В аквариумах с повышенной плотностью личинок наблюдалось заметное отставание в росте, период выхода молодых на сушу был равен 40 — 70 дням. Размеры сеголеток в этом случае значительно меньше, чем в первом варианте опыта: длина тела с хвостом $29,27 \pm 0,76$ мм, вес тела $308,5 \pm 19,1$ мм. На головастиках остромордой лягушки и обыкновенной чесночницы было показано, что и условиях чрезвычайно высокой плотности головастики могут закончить метаморфоз в рекордно короткие сроки, но при значительно меньших размерах тела, то есть резкое увеличение плотности «популяций» в определенных условиях может стимулировать скорость развития.

Чтобы проверить справедливо ли это заключение и для личинок хвостатых земноводных, было сформировано четыре пятилитровых аквариума, в которых содержалось от 75 до 148 личинок сибирского углозуба.

В данном случае наблюдалась значительная гибель животных (от 40% до 73%) и торможение роста. Выход молодых на сушу очень растянут по времени, так минимальный период развития составил 40 дней, а последние личинки закончили развитие за 90 дней. Поскольку личиночный период у животных, использованных в этом варианте опыта был более продолжителен, то средние размеры выходящих на сушу сеголеток были больше, чем у сеголеток развивавшихся в аквариумах с повышенной плотностью.

Таким образом, результаты проведенных исследований показали, что механизм метаболической регуляции скорости роста, развития и хода морфогенетических реакций обнаруженный на личинках бесхвостых амфибий в опыте па личинках хвостатых имеет иное действие. Увеличение плотности экспериментальных «популяций» в этом случае не приводит к резкому сокращению сроков развития, а наоборот удлиняет период личиночного развития. Под действием высокой концентрации метаболитов личинки хвостатых земноводных проходят очередные стадии развития значительно медленнее, чем в условиях «троек», темп роста личинок из загущенных «популяций» также ниже.

Глава V. Потребление корма личинками различных видов земноводных

Результаты исследований многих авторов показали, что личинки амфибий являются довольно значительным компонентом в биоценозах водоемов. Однако данных, касающихся пищевых потребностей развивающихся личинок амфибий в литературе мы не встретили. Поэтому одна из задач настоящей работы состояла в том, чтобы определить, сколько растительного и животного корма потребляют личинки различных видов земно водных за весь период развития и в этой связи выяснить воз ножную роль личинок разных видов амфибий в биоценозах.

В качестве объекта исследований были взяты головастики закавказской, малоазиатской, травяной и остромордой лягушек (северная и свердловская популяции), сирийской чесночницы, дальневосточной жерлянки, обыкновенной саламандры. Методика эксперимента описана в главе I.

Результаты наблюдений показали, что количество растительного корма потребляемого личинками разных видов *Anura* примерно

одинаково. Поэтому ограничимся иллюстрацией одного эксперимента па примере головастика дальневосточной жерлянки, который находился под наблюдением с момента вылупления из икры до выхода па сушу.

Как видно из таблицы 3, по мере развития животного количество потребляемого им корма постепенно возрастает и достигает максимума к моменту появления почек задних конечностей. На этой и следующей стадии развития личинки могут в сутки потреблять количество корма, превышающее их собственный вес, увеличивая вес в среднем на 50 — 70 мг (13% от собственного веса).

Таблица 3
Потребление корма головастиком дальневосточной жерлянки

Дата	Июль													Август	
	8	11	13	15	17	19	20	22	23	24	25	26	29	31	5
Вес головастика, мг	22	54	86	82	120	190	242	296	388	446	470	526	650	660	460
Вес корма, мг	86	12	96	135	113	232	260	300	474	04	534	840	828	842	—

Нами определено общее количество корма, потребляемого за личиночный период разными видами земноводных — остромордой, травяной, малоазиатской, закавказской, лягушек, дальневосточной жерлянки и сирийской чесночницы. Например, в среднем за личиночный период каждый головастик остромордой лягушки потребляет 2763 ± 122 мг растительного корма, головастик закавказской лягушки — 4368 ± 168 мг. Таким образом, зная численность головастика в каком-либо водоеме, можно подсчитать какое количество растительной массы требуется для ее поддержания, то есть можно определить энергетические потребности популяции. По данным Е. Л. Щупак (1970) головастики остромордой лягушки в одном из водоемов на Южном Урале на площади 15000 м^2 имеют сырой вес 130 кг. Используя полученные данные, можно подсчитать, что энергетические потребности данной популяции равны примерно 1400 кг растительной массы.

Коэффициент утилизации потребленного корма рассчитывали как отношение прироста массы тела к количеству потребленной пищи.

Сравнивая коэффициент утилизации потребленного корма головастиками разных видов земноводных, мы обнаружили, что у личинок дальневосточной жерлянки и сирийской чесночницы он несколько ниже, чем у личинок исследованных нами бурых лягушек (табл. 4). Так, коэффициент утилизации потребленного корма у дальневосточной жерлянки и сирийской чесночницы соответственно равен 9,13% и 9,72%, у личинок закавказской лягушки 15,2%, малоазиатской—11,8%.

Таблица 4

Потребление корма личинками разных видов земноводных (сухой вес)				
Вид	n	Всего съедено корма, мг	Прибавили в весе, мг	Коэффициент утилизации корма (%)
Закавказская	18	303,1 ± 8,9	45,5 ± 1,4	15,2
Малоазиатская	17	371,3 ± 7,93	43,8 ± 1,18	11,84
Травяная (Свердловск)	7	137,7 ± 14,5	14,62 ± 1,29	10,89
Травяная (Ямал)	15	168,3 ± 12,1	23,4 ± 1,38	14,3
Остромордая (Свердловск)	18	191,9 ± 7,14	21,5 ± 1,29	11,2
Остромордая (Ямал)	7	104,6 ± 5,31	14,86 ± 1,01	14,2
Чесночница сирийская	10	767,0 ± 29	74,7 ± 3,97	9,72
Жерлянка дальневосточная	18	380,4 ± 10,29	34,68 ± 1,21	9,13

Более подробный анализ наших результатов показал, что коэффициент утилизации корма у личинок амфибии обитают тих в разных географических широтах может быть различным. Так у головастикав остромордой и травяной лягушек, обитающих на севере он значительно выше (14,2% и 14,3%), чем у головастикав южных форм этих же лягушек (11,2% и 10,9%). Различия эти статистически достоверны.

Эти данные, как нам кажется, свидетельствуют об особых приспособлениях отдельных популяции к условиям существования. Головастики северных лягушек развиваются в водоемах, где середине температуры не превышают 16,5⁰С что значительно ниже оптимальной. Период развития очень короток и личинки развиваются с предельной для вида скоростью. По-видимому, сравнительно высокий коэффициент утилизации корма личинками северных форм остромордой и травяной

лягушек также являются приспособлением к существованию в экстремальных условиях.

На личинках обыкновенной саламандры был поставлен опыт по учету и усвоению потребляемого ими животного корма. В качестве корма использовали энхитреид. Полученные данные показывают, что в среднем за период развития животные потребляют 1975,6 ± 109,5 мг корма. Коэффициент утилизации оказался равным 58,5%.

Как указывалось выше, коэффициент утилизации растительного корма головастиками разных видов *Anura* не превышает 16%. Высокий коэффициент утилизации корма у личинок обыкновенной саламандры, по-видимому, можно объяснить высокой калорийностью и лучшей усвояемостью животного корма по сравнению с растительным, которым питаются головастики бесхвостых амфибий.

Таким образом, проведенные наблюдения за потреблением и использованием корма личинками разных видов земноводных позволили определить количество растительной массы, которое может быть ими переработано и таким образом определить их роль в биоценозах. Различия в коэффициенте утилизации потребленного корма личинками одного вида, но обитающих в разных условиях свидетельствуют о том, что механизм приспособления к условиям существования действует уже на самых ранних стадиях онтогенеза животных.

Глава VI. Рост сеголеток

Подробные наблюдения за ростом сеголеток проводились на следующих видах: закавказской, малоазиатской, остромордой и дальневосточной лягушек, дальневосточной квакши, дальневосточной жерлянки, сирийской чесночницы, серой жабы, обыкновенной саламандры и сибирского углозуба. В качестве показателей их роста были использованы вес и длина тела.

Анализ скорости роста сеголеток остромордой лягушки показал, что за первый месяц жизни на суше вес их увеличился в среднем с 285,5 мг до 671,07 мг. Причем, следует отметить, что крупные сеголетки растут намного быстрее мелких. Минимальный вес сеголеток в первые дни после метаморфоза равен 198 мг, через месяц они увеличили вес до 246 мг, в то время как максимальный вес возрос с 406 мг до 1050 мг. Такая картина наблюдалась при анализе особенностей роста сеголеток у всех изученных нами видов животных. Однако, как показали эксперименты, у сеголеток разных видов земноводных хорошо прослеживается разница в

скорости роста. Эти различия наблюдаются несмотря на абсолютно идентичные условия содержания животных. По нашим наблюдениям наибольшая величина относительного прироста отмечена для сеголеток остромордой лягушки и дальневосточной жерлянки (табл. 5). Относительный прирост в первый месяц жизни на суше составляет у остромордой лягушки 80,6%, у дальневосточной жерлянки 69,3%.

Таблица 5

Относительный прирост сеголеток некоторых видов земноводных

Вид	Величина относительного прироста в %	
	За первый месяц жизни на суше	После метаморфоза и до зимовки
Закавказская	51,13	145,7
Малоазиатская	52,4	101,97
Остромордая	80,6	148,4
Дальневосточная	46,0	-
Дальневосточная квакша	49,2	60,9
Дальневосточная жерлянка	69,3	107,34

Средний вес только, что метаморфизировавших сеголеток дальневосточной жерлянки равен $294,2 \pm 6,56$ мг, животные имеют бурую окраску. Через 12—14 дней жизни на суше появляется оранжевая окраска, вначале на копчиках лапок и постепенно лапки и все брюшко становится оранжевым. Затем появляются зеленые пятна на спинке. К началу зимовки животные достигают веса $936,1 \pm 28,4$ мг и приобретают окраску, характерную для дальневосточных жерлянок.

Медленнее растут сеголетки дальневосточной лягушки, относительный прирост в первый месяц жизни на суше у них составил 46,0%. Следует отметить высокую гибель сеголеток в первые дни жизни на суше.

Наблюдения за ростом и развитием дальневосточной квакши показали, что к концу личиночного периода (стадия развития 28—29) происходят изменения в окраске животных: на светло-сером фоне появляются зеленовато-оливковые пятна, которые к концу метаморфоза сливаются и животные становятся ярко-зелеными. Средний вес сеголеток только что закончивших метаморфоз равен $222,1 \pm 9,4$ мг.

За первый месяц жизни на суше средний вес их увеличился на 145,1 мг и к концу лета сеголетки достигли следующих размеров: длина тела $16,2 \pm 0,38$ мм, вес $547,9 \pm 30,0$ мг, самые крупные — 850 мг.

Результаты многочисленных опытов показали, что различия в условиях личиночного развития отражаются на особенностях роста сеголеток. Из описанных выше опытов известно, что увеличение плотности «популяций» ведет в некоторых случаях к ускорению метаморфоза и сокращению размеров головастиков. Так, вес головастиков обыкновенной чесночницы завершивших метаморфоз в условиях высокой плотности колебался от 1150 до 4400 мг. Размеры вышедших на сушу сеголеток находятся в соответствии с размерами головастиков, средний вес сеголеток равен 1540 мг (lim 900—2800). Регулярное кормление животных позволило свести к минимуму гибель сеголеток и показать таким образом, что даже самые мелкие из них вполне жизнеспособны. Через три с половиной месяца, жизни на суше они имели вес от 1130 мг до 4800 мг (средний вес — 2676 мг), то есть достигли размеров нормально развивающихся сеголеток к моменту завершения метаморфоза.

В природе резкое повышение плотности популяции головастиков при пересыхании водоемов обычное явление. В условиях чрезвычайно высокой плотности головастики проходят все стадии развития в рекордно короткие сроки и выходят на сушу значительно раньше обычных, хотя и при малых размерах тела. Как показали эксперименты такие животные вполне жизнеспособны и к началу зимовки достигают размеров нормально развивающихся сеголеток.

Для получения наиболее полного представления о характере роста сеголеток зимой наблюдения за их ростом были продолжены. В опыте были использованы сеголетки сирийской чесночницы, сибирского углозуба и обыкновенной саламандры. Животные содержались в лаборатории при температуре 20—22°, регулярно кормились. Наблюдения показали, что их рост продолжается в течение всего зимнего периода и, что особенно интересно, характеризуется в это время значительной интенсивностью. Например, с сентября по май средний вес сеголеток сирийской чесночницы увеличился на 7220 мг, сибирского углозуба на 1858 мг, самые крупные сеголетки сибирского углозуба достигли веса 4450 мг. Интересно происходил рост сеголеток обыкновенной саламандры. В первые три месяца после метаморфоза — с января по март относительный прирост был равен 72,1%. В летний период с апреля по август скорость роста достигла максимальной величины — относительный прирост 120,8%. Следующей

Следующей зимой (с сентября по март) сеголетки продолжали расти, однако скорость роста заметно снизилась, прирост составил 43,7%. Летом 1974 г. темп роста значительно снизился и составил 12,4%. К концу второго года жизни животные достигли следующих размеров: длина тела $114,7 \pm 1,95$ мм, вес $20,095 \pm 1,0$ г. Наиболее крупные достигли 16,0 мм длины и веса 33,4 г.

Нами проведены наблюдения за ростом сеголеток серой жабы, которые содержались в условиях различной зимовки. Животные были привезены в октябре 1973 года из Супутилского заповедника. Опыт был поставлен следующим образом: часть животных зимовала при температуре + 5°C, вторая группа оставалась в лаборатории при температуре + 20°C и им регулярно давали корм. В марте, после зимовки все животные были помещены в одинаковые условия. Результаты взвешивания, проведенного сразу после зимовки показали, что животные, содержащиеся при температуре + 20°C почти в 5 раз превышали сеголеток, находившихся при + 5°C. Рост животных обеих групп и в дальнейшем различался.

За первые две недели после зимовки животные первой группы увеличили вес с 2161 мг до 2689 мг, а второй на 2342 мг и достигли 13400 мг. Самые крупные животные первой группы 5 раз превышали сеголеток, находившихся при + 5°C. Рост животных обеих групп и в дальнейшем различался.

Таким образом, наблюдения, проведенные за ростом и развитием сеголеток позволили установить следующее, непосредственно после метаморфоза они интенсивно растут, особенно заметно это на более крупных животных. В дальнейшем, к осени, рост их несколько замедляется и прекращается в период зимней спячки. Животные, содержащиеся при комнатной температуре и регулярном кормлении продолжают расти в течение всей зимы.

ВЫВОДЫ

1. На основании проведенных наблюдений за ростом и развитием личинок закавказской, малоазиатской, травяной, остромордой, дальневосточной лягушек, дальневосточной квакши, дальневосточной жерлянки, сирийской и обыкновенной чесночниц, представленных 10 популяциями была показана видоспецифичность скорости роста и развития и зависимость их от факторов внешней среды и плотности «популяции». В оптимальных условиях (три личинки в 2,5 литрах воды,

при температуре 18 — 20°C) максимальная скорость роста и развития наблюдалась у представителей семейства Discoglossidae (все личиночное развитие у дальневосточной жерлянки занимает 26 дней). Медленнее развиваются личинки закавказской и малоазиатской лягушек (личиночный период 48 и 62 дня).

2. Подтверждены и вновь получены на других видах амфибий данные о регулирующем влиянии плотности экспериментальных «популяций» на рост и развитие совместно обитающих животных. Головастики, содержащиеся «тройками» развиваются быстрее, чем «одиночки». По мере увеличения плотности «популяций» головастиков стимулирующий эффект исчезает и при высокой плотности рост животных значительно притормаживается. Однако в некоторых случаях в условиях чрезвычайно высокой плотности личинки заканчивают метаморфоз в рекордно короткие сроки. Исследования, проведенные на представителях очень далеких в таксономическом отношении *Rana arvalis* и *Pelobates fuscus* убедительно свидетельствуют о том, что ускорение развития при высокой плотности является характерным для всей группы в целом.

3. Изучен характер влияния повышенной плотности личинок хвостатых земноводных на скорость их роста и развития. Отмечены принципиальные различия между личинками хвостатых и бесхвостых амфибий. Показано, что высокая плотность имеет следствием увеличение продолжительности личиночного развития. В противоположность тому, что наблюдается у головастиков бесхвостых медленно развивающиеся личинки обыкновенной саламандры в конечном итоге дают сеголеток, отличающихся крупными размерами.

4. Изучена скорость роста сеголеток в первый период их жизни на суше. Установлена зависимость скорости их роста от температуры и других условий внешней среды. Установлено, что скорость роста сеголеток завершающих метаморфоз при более крупных размерах тела значительно превосходит скорость роста более мелких сеголеток. Минимальный вес сеголеток в первые дни после метаморфоза равен 198 мг, через месяц они увеличили вес до 246 мг, в то время, как максимальный вес возрос с 406 мг до 1050 мг.

5. Определена потребность в корме развивающихся личинок хвостатых и бесхвостых амфибий. Показаны пути использования полученных данных для оценки биоценологической роли, определены коэффициенты использования съеденного корма личинками разных видов и форм. Отмечен более высокий коэффициент утилизации корма головастиками северных форм амфибий.

**По материалам диссертации опубликованы
следующие работы:**

1. О росте и развитии личинок обыкновенной чесночницы в экспериментальных условиях. — «Экология» № 4, 1972.
2. Экспериментальное изучение развития обыкновенной чесночницы. — Тр. Третьей Всесоюзной герпетологической конференции. Л., 1973.
3. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры. — «Экология» № 2, 1974 (в соавторстве с О. А. Пястоловой).
4. Рост и развитие личинок земноводных в экспериментальных условиях.— Инф. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1974.
5. Сравнительное изучение скорости развития разных видов Апига в лабораторных условиях. — Инф. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1974.
6. Развитие личинок некоторых видов Апига в экспериментальных условиях, — В печати.

Материалы диссертации докладывались на:

1. Отчетных сессиях отдела зоологии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1971, 1972, 1973 и 1974 гг.
2. Конференциях молодых специалистов, Свердловск, 1972, 1973.
3. Третьей Всесоюзной герпетологической конференции, 1973 г., Ленинград.