

УДК 591.343:591.51

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ГОЛОВАСТИКОВ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*) НА ЭКСКРЕТЫ ВЗРОСЛЫХ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ

© 2011 г. Е. И. Киселева

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: eikis@yandex.ru

Поступила в редакцию 9.07.2010 г.

В экспериментах парного выбора исследовали поведенческие реакции головастика травяной лягушки на экскреты взрослых бесхвостых амфибий трех симпатрических видов (травяной лягушки – *Rana temporaria*, прудовой лягушки – *Rana lessonae* и серой жабы – *Bufo bufo*). Показано, что химические сигналы от взрослых особей всех трех видов, как правило, вызывают у головастика-реципиента увеличение латентного периода начала движения после стимуляции, снижение двигательной активности и увеличение или уменьшение суммарного времени нахождения в зоне стимула. В целом реакцию можно оценивать как избегательную. Показана зависимость реакции от концентрации стимула, вида-донора и его диеты. Наиболее сильную реакцию вызывали выделения голодных прудовых лягушек, которые для головастика являются естественными хищниками. Экскреты прудовых лягушек, поедавших червей, не вызывали реакции, тогда как аналогичный стимул от лягушек, поедавших головастика травяной лягушки, продолжал вызывать реакцию. Экскреты травяных лягушек, накормленных головастиками, были неэффективны. Обсуждается биологическое значение изменений поведения головастика при восприятии экскретов взрослых амфибий. Проводится сравнение с результатами исследований, проведенных автором на головастиках других видов того же амфибийного сообщества.

Ключевые слова: поведение, хемокоммуникация, головастики, Анига.

В течение длительного времени мы проводили исследования хемокоммуникации в сообществе бесхвостых амфибий. К настоящему времени исследовано взаимодействие головастика разных видов. Показана способность этих животных к восприятию соответствующих химических сигналов, проявляющаяся в различных поведенческих реакциях на воду, содержащую выделения кон- и гетероспецифичных особей. Выявлены также реакции головастика прудовой лягушки и серой жабы на экскреты взрослых амфибий, входящих в сообщество.

Настоящая статья посвящена хемосенсорно опосредованным поведенческим реакциям головастика одного из наиболее массовых видов – травяной лягушки – на экскреты взрослых особей симпатрических видов (травяной и прудовой лягушек, а также серой жабы), предъявленных в различных концентрациях. Предпринята попытка выявить роль рациона доноров стимулов в поведении реципиентов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в лабораторных условиях на гидробиологической станции Инсти-

тута проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН “Глубокое озеро”. Головастика травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) брали из озера, где проходит массовое размножение амфибий этого вида. В период тестирования головастики находились на 30–41-й стадиях развития по Госнеру (Gosner, 1960), в основном на 36–37-й стадиях, и имели массу тела 0.15–0.5 г. В каждом отдельном эксперименте использовали головастика, сходных по степени развития. В установке парного выбора исследовали поведенческие реакции головастика на экскреты взрослых симпатрических видов бесхвостых амфибий: травяной и прудовой (*Rana lessonae* Cam.) лягушек и серой жабы (*Bufo bufo* L.), собранных в естественных условиях. Прудовая лягушка является хищником, способным схватывать жертву на суше и в воде; амфибии двух других видов питаются только на суше.

Для получения исходных растворов химических тест-стимулов (экскретов) использовано 8 прудовых лягушек (масса тела 19.4–35.0 г, длина 53–65 мм), 5 травяных лягушек (масса тела 16.0–40.5 г, длина 50–72 мм) и 1 серая жаба (масса тела 30.6 г, длина 68 мм). Амфибии выделяют во внешнюю среду секреты кожных желез и содержимое

клоаки, включающее различные продукты жизнедеятельности. Разделить выделения различной природы трудно. На данном этапе эколого-физиологических исследований такая задача не ставилась. Поэтому в данной статье мы говорим об экскретах в целом. При изучении реакций на видоспецифические выделения мы использовали голодных животных-доноров после опорожнения кишечника. При изучении роли диеты выделения собирали от сытых амфибий, то есть они включали и экскременты. Животных сажали в емкость с водой (0.5–2 л) таким образом, чтобы вода покрывала большую часть их тела, на 4–22 ч (в зависимости от нужной концентрации стимула). Затем эту воду, содержащую выделения животных, пропускали через бумажный фильтр и добавляли профильтрованную через газ озерную воду, получая необходимое для проведения одной серии тестов количество стимула требуемой концентрации. Истинная концентрация экскретов в полученном растворе неизвестна, однако ее можно выразить в виде произведения веса животного-донора в граммах на время его экспозиции в часах, отнесенного к объему воды в литрах. Спектр концентраций использованных растворов экскретов приведен ниже. Стимулы, имевшие концентрацию 200–270 г ч/л, использованы в качестве базовых для выявления реакции, поскольку ранее мы установили, что у головастиков других видов (прудовой лягушки и серой жабы) в аналогичных условиях они вызывают изменение поведения (Киселева, 2005, 2009). Если такой стимул не вызывал ожидаемой реакции, использовали более концентрированный раствор (в опытах с использованием конспецифичных экскретов).

Для исследования влияния диеты взрослых амфибий на реакции головастиков пяти голодных прудовых лягушкам, сидевшим в отдельных аквариумах, в течение трех дней предлагали головастиков травяной лягушки, выпуская их в аквариумы к хищникам. Затем от этих лягушек, посаженных вместе, собрали экскреты описанным выше способом. Через несколько дней было проведено тестирование реакций головастиков на экскреты этих же прудовых лягушек, накормленных земляными червями. Четырех взрослых травяных лягушек, которые в природе никогда не питаются головастиками, кормили головастиками своего вида, пользуясь наличием у них автоматической поведенческой реакции схватывания движущихся стимулов — потенциальных пищевых объектов. Для этого головастиков подвешивали на проволочку и предъявляли лягушке. После окончания кормления от лягушек был получен стимул.

Тестирование проводили методом, стандартным для наших исследований (Киселева, 1995), в длинных и относительно узких тест-аквариумах с размерами 58 × 9 × 8 см, сделанных из пластика и

содержавших по 0.8 л воды (исходная глубина слоя воды около 1.5 см). Торцевые части каждого тест-аквариума длиной 5 см были отделены матовыми перфорированными перегородками и служили стимульными камерами. Средняя часть была разделена визирными линиями на три отсека (два стимульных концевых и центральный). Схема опыта была такова: одиночного головастика помещали в середину тест-аквариума, затем следовали 15–30 мин адаптации, после чего проводили контрольное тестирование, а за ним следовало тестирование реакции на стимул. При контрольном тестировании в обе стимульные камеры приливали по 100 мл профильтрованной озерной воды. При опытном тестировании в одну камеру приливали 100 мл такой же воды, а в другую — 100 мл тест-стимула (воду, содержащую экскреты). Температура контрольной воды и тест-стимула была равна температуре воды в тест-аквариуме. Через 1 мин после подачи стимулов в течение 10 мин каждые 10 с регистрировали местонахождение головастика-реципиента в средней части тест-аквариума, получая 60 отсчетов. Ранее в специальных экспериментах было показано, что реакция максимально проявляется в первые 10 мин после стимулирования, и за это время облако стимула медленно диффундирует в пределах стимульного отсека.

Одновременно использовали четырех головастиков, посаженных в разные тест-аквариумы и зрительно изолированных друг от друга. При каждом следующем тестировании сторону введения тест-стимула изменяли на противоположную. Между опытами аквариумы тщательно мыли без использования моющих средств. Каждый головастик использован в опыте один раз. Каждый стимул предъявляли 18–38 головастикам. Отбракованы данные, полученные на головастиках с низкой подвижностью в контроле (если головастик за 10 мин ни разу не перемещался из одного стимульного отсека в другой). Всего использованы данные по 374 головастикам. Опыты проходили при естественном боковом освещении в светлое время суток. О способности головастиков распознавать присутствие стимула и реагировать на него судили по изменению трех параметров поведения: 1) времени нахождения в зоне присутствия стимула, 2) уровня двигательной активности и 3) латентного периода двигательной реакции. При обработке данных оценивали среднее время, проведенное головастиком в стимульном отсеке аквариума (тест-отсеке), ближайшем к стороне введения тест-стимула, в контрольном и опытном периодах. Его выражали в процентах от суммарного времени, проведенного головастиком-реципиентом в обоих концевых отсеках. Этот показатель отражает характер использования головастиком пространства аквариума. Двигательную активность животных определяли по

Таблица 1. Реакции головастика *Rana temporaria* на выделения конспецифических лягушек в разной концентрации при объединении данных, полученных в разные годы

[К] (г ч/л)	<i>n</i>	Средние стадии развития	Показатели реакции	Контроль	Опыт	<i>p</i>
780	18	36.4 ± 1.2	Время нахождения в зоне стимула, %	51.5 ± 4.8	36.2 ± 4.5	0.048
			Двигательная активность	38.3 ± 4.6	37.3 ± 4.0	0.695
			Латентный период, с	68.3 ± 19.1	83.9 ± 16.7	0.296
270	18	37.4 ± 1.1	Время нахождения в зоне стимула, %	56.6 ± 5.0	59.1 ± 5.8	0.647
			Двигательная активность	35.1 ± 4.3	27.1 ± 3.7	0.084
			Латентный период, с	68.3 ± 13.4	96.7 ± 23.1	0.446
120	38	34.8 ± 2.6	Время нахождения в зоне стимула, %	46.8 ± 3.1	74.7 ± 3.4	0.000
			Двигательная активность	33.7 ± 2.5	14.4 ± 2.1	0.000
			Латентный период, с	55.6 ± 7.7	240.6 ± 35.6	0.000
12	19	36.7 ± 1.7	Время нахождения в зоне стимула, %	39.9 ± 5.6	40.2 ± 4.7	0.748
			Двигательная активность	62.1 ± 6.9	54.7 ± 5.7	0.126
			Латентный период, с	27.4 ± 5.6	50.0 ± 9.6	0.047

[К] – препаративная концентрация стимула.

Таблица 2. Реакции головастика *Rana temporaria* на выделения взрослых конспецификов в концентрации 120 г ч/л в разные годы

Год	<i>n</i>	Средние стадии развития	Показатели реакции	Контроль	Опыт	<i>p</i>
1996	20	33.3 ± 2.6	Время нахождения в зоне стимула, %	42.2 ± 3.8	56.3 ± 3.1	0.021
			Двигательная активность	55.6 ± 5.0	29.8 ± 3.2	0.000
			Латентный период, с	44.0 ± 8.0	172.5 ± 48.9	0.040
2009	18	36.4 ± 1.2	Время нахождения в зоне стимула, %	48.1 ± 5.1	75.4 ± 5.6	0.003
			Двигательная активность	38.9 ± 4.2	18.7 ± 4.0	0.000
			Латентный период, с	68.4 ± 13.1	316.1 ± 47.2	0.000

числу пересечений головастиком границ между отсеками за те же 10 мин. За латентный период принимали время от начала регистрации до первого выхода головастика из отсека, в котором он находился после окончания введения стимула.

В таблицах приведены средние значения показателей и их стандартные ошибки. Для оценки значимости различия реакции на контрольный стимул и раствор экскретов использовали критерий Вилкоксона для сопряженных пар. Все использованные в работе животные возвращены в природу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реакция на экскреты взрослых лягушек своего вида (*R. temporaria*)

Головастикам травяных лягушек предъявляли выделения конспецифичных взрослых особей в диапазоне препаративных концентраций от 12 до 780 г ч/л. Результаты тестирования представлены в табл. 1 и 2.

Предъявление базового стимула 270 г ч/л не вызывало заметной поведенческой реакции, и ни один из регистрируемых параметров значимо не изменился. Однако при этом активность снизи-

Таблица 3. Реакции головастиков *Rana temporaria* на выделения прудовых лягушек *Rana lessonae* в разной концентрации при объединении данных, полученных в разные годы

[К] (г ч/л)	<i>n</i>	Средние стадии развития	Показатели реакции	Контроль	Опыт	<i>p</i>
250	19	36.6 ± 1.7	Время нахождения в зоне стимула, %	46.3 ± 4.5	69.2 ± 7.0	0.010
			Двигательная активность	22.7 ± 2.5	10.6 ± 2.5	0.002
			Латентный период, с	48.9 ± 11.6	281.6 ± 48.9	0.008
25	58	37.0 ± 0.2	Время нахождения в зоне стимула, %	53.9 ± 2.6	67.2 ± 3.2	0.000
			Двигательная активность	29.9 ± 2.7	20.2 ± 2.6	0.000
			Латентный период, с	82.6 ± 9.6	222.6 ± 27.8	0.000
2.5	39	36.9 ± 0.3	Время нахождения в зоне стимула, %	53.1 ± 2.9	58.3 ± 3.5	0.256
			Двигательная активность	41.6 ± 4.1	28.3 ± 3.7	0.000
			Латентный период, с	77.7 ± 12.3	163.6 ± 27.5	0.049
0.25	37	37.2 ± 0.2	Время нахождения в зоне стимула, %	56.0 ± 3.7	51.3 ± 4.4	0.536
			Двигательная активность	29.9 ± 3.5	23.2 ± 3.4	0.000
			Латентный период, с	55.4 ± 10.4	120.8 ± 22.4	0.006

[К] – препаративная концентрация стимула.

лась более чем на 20%, а латентный период увеличился в 1.4 раза (табл. 1). Поэтому проведено тестирование реакций на стимул, имеющий более высокую концентрацию.

Предъявление стимула 780 г ч/л привело к существенному изменению использования пространства пространства тест-аквариума: почти на 30% сократилось время нахождения реципиентов в тест-отсеке в опыте по сравнению с контролем ($p < 0.05$, табл. 1). При этом не наблюдали изменений в двигательной активности головастиков. Латентный период двигательной реакции незначительно (в 1.2 раза) вырос.

Наиболее выраженную реакцию вызывали выделения травяных лягушек в концентрации 120 г ч/л. После стимуляции головастики с большой задержкой начинали движение, меньше плавали по аквариуму, а после заплывания в “стимульное облако” часто останавливались; некоторые головастики переставали плавать вообще. В результате в 4.5 раза вырос латентный период реакции, на 60% снизилась двигательная активность и примерно так же увеличилось время, которое головастики проводили в тест-отсеке (табл. 1). В табл. 1 приведены суммарные результаты, полученные на двух группах головастиков в разные годы. В табл. 2 результаты этих одинаковых по условиям экспериментов представлены отдельно. В обоих опытах достоверно и однотипно изменились все три характеристики поведения: возросло время нахождения головастиков в тест-отсеке, снизилась их двигательная активность и увеличился латентный период начала движения. При этом в первом опыте использовали реципиентов, находившихся на более ранних стадиях развития, чем во втором

опыте (средние стадии развития достоверно различались, $p = 0.004$).

Предъявление экскретов взрослых лягушек в концентрации еще в 10 раз меньшей (12 г ч/л) не вызвало изменения времени нахождения в тест-отсеке в опыте по сравнению с контролем, двигательная активность снизилась незначительно (на 12%). Отмечено лишь достоверное, но меньшее по сравнению с реакцией на предыдущий стимул, увеличение латентного периода, который вырос вдвое ($p < 0.05$, табл. 1).

Реакция на экскреты взрослых прудовых лягушек *R. lessonae*

Головастикам травяной лягушки предъявляли экскреты прудовой лягушки в препаративных концентрациях 250, 25, 2.5 и 0.25 г ч/л. Результаты представлены в табл. 3 и 4.

Эксперименты проводили в разные годы на головастиках разных поколений. Уже первая серия экспериментов, проведенная в 1996 г., выявила высокую чувствительность головастиков травяной лягушки к выделениям взрослых прудовых лягушек: реакции наблюдались на стимулы 250, 25 и даже 2.5 г ч/л. По нашим данным, выделения взрослых амфибий в концентрации около 25 г ч/л не всегда вызывают достоверные реакции у головастиков других видов. Поэтому было проведено более тщательное исследование реакций головастиков травяной лягушки на стимул этой и более низких концентраций.

В табл. 3 суммированы данные, полученные во всех экспериментах.

Таблица 4. Реакции головастика *Rana temporaria* на одинаковые по концентрации выделения взрослых *Rana lessonae*, полученные в разные годы

[К] (г ч/л)	Год	n	Показатели реакции	Контроль	Опыт	p
25	1996	20	Время нахождения в зоне стимула, %	57.1 ± 4.1	74.2 ± 4.3	0.011
			Двигательная активность	17.0 ± 1.7	9.6 ± 1.4	0.005
			Латентный период, с	86.0 ± 14.1	194.5 ± 43.1	0.040
	1998	19	Время нахождения в зоне стимула, %	60.0 ± 4.2	76.5 ± 5.7	0.021
			Двигательная активность	13.4 ± 1.2	4.4 ± 1.0	0.000
			Латентный период, с	91.1 ± 18.1	272.6 ± 55.6	0.012
	2009	19	Время нахождения в зоне стимула, %	46.9 ± 5.3	59.3 ± 6.8	0.035
			Двигательная активность	40.5 ± 6.2	29.3 ± 5.9	0.015
			Латентный период, с	70.5 ± 17.9	202.1 ± 46.0	0.005
2.5	1996	20	Время нахождения в зоне стимула, %	53.6 ± 1.8	61.5 ± 3.6	0.042
			Двигательная активность	49.9 ± 5.6	37.5 ± 6.0	0.001
			Латентный период, с	65.0 ± 11.6	150.5 ± 35.1	0.033
	2009	19	Время нахождения в зоне стимула, %	52.6 ± 5.8	55.0 ± 6.3	1.000
			Двигательная активность	33.0 ± 5.6	18.7 ± 3.3	0.001
			Латентный период, с	91.1 ± 22.1	177.4 ± 43.4	0.024
0.25	1998	20	Время нахождения в зоне стимула, %	60.9 ± 4.3	60.6 ± 5.1	0.573
			Двигательная активность	13.5 ± 1.2	8.5 ± 1.2	0.003
			Латентный период, с	62.5 ± 14.4	166.0 ± 37.0	0.023
	2009	17	Время нахождения в зоне стимула, %	50.4 ± 6.2	40.4 ± 6.6	0.124
			Двигательная активность	49.2 ± 4.0	40.6 ± 4.5	0.020
			Латентный период, с	47.1 ± 15.2	67.6 ± 14.5	0.111

[К] – препаративная концентрация стимула.

Показано, что выделения прудовых лягушек в концентрациях 250 и 25 г ч/л вызывали сильную реакцию, причем с высоким уровнем достоверности изменились все три регистрируемых параметра поведения: увеличилось время, которое реципиенты проводили в тест-отсеке со стимулом, и латентный период реакции и снизилась двигательная активность. Стимулы в концентрациях 2.5 и 0.25 г ч/л также вызывали значительное снижение двигательной активности и увеличение латентного периода, однако характер использования пространства (время нахождения головастика в различных зонах тест-аквариума) значимо не изменился.

В табл. 4 представлены данные, полученные в разные годы, которые позволяют судить о степени устойчивости реакций на одноименные стимулы. Стимул 25 г ч/л от прудовой лягушки у головастика травяной стабильно вызывал увеличение времени нахождения в тест-отсеке, снижение активности и увеличение латентного

периода движения с высоким уровнем достоверности. Стимул 2.5 г ч/л всегда вызывал снижение активности и увеличение латентности, но изменение времени нахождения в тест-отсеке наблюдали только в одном из двух экспериментов. Стимул 0.25 г ч/л вызывал достоверное снижение активности головастика обеих групп (в 1.6 и 1.2 раза), изменение латентного периода наблюдали только в одной группе, а время нахождения в тест-отсеке (т.е. использование пространства тест-аквариума) не менялось. Таким образом, параметры поведенческой реакции на два последних стимула варьировали для головастика разных поколений.

Реакция на экскреты взрослой серой жабы *B. bufo*

Выделения взрослой серой жабы предъявляли головастикам травяной лягушки в концентрациях 200 и 60 г ч/л. Стимул 200 г ч/л вызвал значимые изменения двух поведенческих показателей: на

Таблица 5. Реакции головастика *Rana temporaria* на выделения взрослых серых жаб *Bufo bufo* разной концентрации

[К] (г ч/л)	Средние стадии развития	Показатели реакции	Контроль	Опыт	<i>p</i>
200	36.4 ± 0.9	Время нахождения в зоне стимула, %	53.2 ± 3.7	56.7 ± 4.9	0.360
		Двигательная активность	19.3 ± 2.1	12.5 ± 1.5	0.000
		Латентный период, с	62.5 ± 13.9	124.0 ± 30.3	0.036
60	36.4 ± 0.9	Время нахождения в зоне стимула, %	52.8 ± 3.6	54.9 ± 5.2	0.778
		Двигательная активность	20.6 ± 1.7	14.3 ± 1.6	0.003
		Латентный период, с	51.0 ± 7.6	64.0 ± 14.8	0.672

[К] – препаративная концентрация стимула. В каждом опыте использованы 20 головастика.

37% снизилась двигательная активность реципиентов и вдвое увеличился латентный период реакции. Характер использования пространства аквариума (время нахождения в тест-отсеке) не изменился. Предъявление стимула меньшей концентрации вызвало достоверное снижение активности (на 31%), но другие два показателя существенно не изменились (табл. 5).

Реакция головастика *Rana temporaria* на выделения взрослых амфибий, получавших различный корм

Поскольку прудовые лягушки являются водными хищниками, мы постарались определить влияние их рациона на чувствительность головастика к экскретам этой лягушки. Для этого прудовых лягушек кормили головастиками травяной лягушки и, для сравнения, земляными червями. Чтобы оценить относительное влияние специфического химизма водного симпатрического хищника и наличия в его экскретах продуктов переваривания конспецификов независимо от вида-консумента, провели также тестирование реакций головастика на выделения травяных лягушек после их кормления головастиками своего вида. Эти эксперименты проведены с использованием стимулов низкой концентрации, при которой эффективность экскретов голодных доноров была невысокой и действие новых факторов должно было быть более заметно.

Прудовые лягушки, находившиеся в аквариуме, заметно активизировались движениями плавающих в соседнем аквариуме головастика. При запуске головастика в аквариумы с лягушками последние начинали охоту и довольно успешно схватывали и поедали головастика травяной лягушки. Однако интенсивность поедания была различной у разных особей и ниже, чем при корм-

лении червями: пять лягушек за 3 дня съели только 14 головастика с общей массой не более 4.5 г, тогда как эти же лягушки через несколько дней охотно съели за 1 ч 18 червей с общей массой около 7 г.

Экскреты прудовых лягушек, питавшихся головастиками травяной лягушки, предъявленные в концентрации 2.5 и 0.25 г ч/л, вызывали достоверную поведенческую реакцию у головастика-реципиентов в виде снижения активности; другие регистрируемые параметры поведения значимо не изменились. Выделения прудовых лягушек, накормленных земляными червями, в концентрации 0.25 г ч/л не вызывали значимых изменений поведения, хотя активность реципиентов снизилась на 14%, причем уровень значимости был близок к 0.05 (табл. 6).

Сравнение поведения головастика, которым предъявляли экскреты голодных прудовых лягушек и лягушек, накормленных головастиками и червями, показывает, что наиболее выраженную реакцию вызывали выделения голодных лягушек в концентрации 2.5 и 0.25 г ч/л: достоверно изменились два поведенческих параметра (снижалась активность и увеличивался латентный период; использование пространства не менялось).

Одновременно проведено тестирование реакций головастика на выделения травяных лягушек, накормленных головастиками-конспецификами. Среди видов лягушек, использованных в данной работе, только прудовые лягушки, ведущие полуводный образ жизни, могут питаться в воде и поедают головастика. Остальные взрослые анауры являются преимущественно наземными зрительными хищниками, которые питаются любой движущейся добычей подходящего размера, обычно схватывая ее языком (Мантейфель, 1977). Мы воспользовались этим их свойством, чтобы искусственно накормить травяных лягушек голо-

Таблица 6. Реакции головастика *Rana temporaria* на выделения прудовых лягушек *Rana esculenta*, питавшихся разной пищей

[К] (г ч/л)	n	Содержимое желудков доноров	Показатели реакции	Контроль	Опыт	p
2.5	39	Пустые	Время нахождения в зоне стимула, %	53.1 ± 2.9	58.3 ± 3.5	0.256
			Двигательная активность	41.6 ± 4.1	28.3 ± 3.7	0.000
			Латентный период, с	77.7 ± 12.3	163.6 ± 27.5	0.049
2.5	19	Головастики <i>R. temporaria</i>	Время нахождения в зоне стимула, %	46.3 ± 5.5	52.9 ± 7.1	0.459
			Двигательная активность	50.1 ± 3.9	28.5 ± 3.5	0.000
			Латентный период, с	43.2 ± 10.6	64.7 ± 16.0	0.433
0.25	37	Пустые	Время нахождения в зоне стимула, %	56.0 ± 3.7	51.3 ± 4.4	0.536
			Двигательная активность	29.9 ± 3.5	23.2 ± 3.4	0.000
			Латентный период, с	55.4 ± 10.4	120.8 ± 22.4	0.006
0.25	22	Головастики <i>R. temporaria</i>	Время нахождения в зоне стимула, %	54.0 ± 4.7	60.8 ± 5.2	0.299
			Двигательная активность	52.2 ± 5.7	34.2 ± 3.3	0.003
			Латентный период, с	45.9 ± 12.3	84.5 ± 18.6	0.126
0.25	20	Земляные черви	Время нахождения в зоне стимула, %	52.5 ± 5.6	46.8 ± 5.6	0.391
			Двигательная активность	41.4 ± 5.2	35.5 ± 5.2	0.067
			Латентный период, с	88.0 ± 19.5	86.5 ± 27.7	0.663

[К] – препаративная концентрация стимула.

Таблица 7. Реакции головастика *Rana temporaria* на выделения конспецифических лягушек в концентрации 12 г ч/л в зависимости от содержимого желудков доноров

n	Содержимое желудков доноров	Показатель реакции	Контроль	Опыт	p
19	Пустые	Время нахождения в зоне стимула, %	39.9 ± 5.6	40.2 ± 4.7	0.748
		Двигательная активность	62.1 ± 6.9	54.7 ± 5.7	0.126
		Латентный период, с	27.4 ± 5.6	50.0 ± 9.6	0.047
27	Головастики <i>R. temporaria</i>	Время нахождения в зоне стимула, %	44.2 ± 4.0	48.0 ± 4.3	0.361
		Двигательная активность	49.5 ± 4.1	45.3 ± 4.5	0.221
		Латентный период, с	45.2 ± 8.8	44.1 ± 6.3	0.795

вастиками-конспецификами. Головастик, подвешенный на проволочке, вызывал активные охотничьи реакции лягушек: поворот к объекту, приближение к нему и последующее схватывание и заглатывание добычи. Следует сказать, что головастик довольно неудобная добыча: он покрыт слизью и не прилипает к языку, так что лягушки должны были схватывать добычу челюстями. Случаи неудачного схватывания были довольно часты, и повторные попытки обычно повторя-

лись не сразу. Поведение отдельных особей различалось. После первых реакций схватывания добычи активность некоторых лягушек снизилась: одна лягушка после первого пищевого акта перестала охотиться; у двух других реакция постепенно угасла, хотя долго сохранялась ориентировочная реакция поворота к объекту. Еще одна особь пыталась схватить потенциальную добычу, несмотря на неудачи. Интенсивность поедания головастика была значительно слабее, чем обычно

наблюдаемая при кормлении лягушек мухами или червями. Четыре лягушки за 5 ч съели 14 головастиков (каждая от 1 до 8). Стимул, полученный от этих лягушек и имеющий концентрацию 12 г ч/л (наименьшую из использованных в опытах с экскретами голодных лягушек) не вызвал никаких изменений поведения головастиков-реципиентов. Сравнение реакций головастиков на выделение голодных конспецифичных взрослых особей и тех же лягушек после кормления их головастиками показало, что более сильную реакцию вызывали выделения голодных лягушек. Наличие в экскретах химических признаков конспецификов не усилило реакцию; напротив, реакция исчезла (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные эксперименты показывают, что головастики травяной лягушки воспринимают химические сигналы взрослых особей симпатрических видов бесхвостых амфибий и реагируют на них, изменяя свое поведение. Наблюдали следующие изменения поведения: 1) только увеличение латентного периода реакции (на конспецифический стимул 12 г ч/л, табл. 1) без изменения других параметров; реакция свидетельствует о восприятии стимула и возникновении некоторой настороженности, но стимул, по-видимому, не является значимым сигналом; 2) только снижение двигательной активности (один из опытов на стимул 0.25 г ч/л от голодных *R. lessonae*, табл. 4; стимул 60 г ч/л от *B. bufo*, табл. 5; и стимулы 2.5 и 0.25 г ч/л от *R. lessonae*, поедавших головастиков, табл. 6); это восприятие незнакомого, неприятного или связанного с опасностью стимула невысокой концентрации, и реакция на него, вероятно, в виде затаивания; 3) задержка реакции и снижение двигательной активности (в разные годы на стимулы 2.5 г ч/л и 0.25 г ч/л от голодных *R. lessonae*, табл. 4; и стимул 200 г ч/л от *B. bufo*, табл. 5) без изменения использования пространства; стимул сразу вызывает настороженность (выраженный латентный период) и далее оценивается как негативный (снижение активности можно рассматривать как слабо выраженную реакцию затаивания); 4) увеличение времени нахождения в стимульной зоне, сопровождающееся задержкой начала движения и снижением активности; такую реакцию вызывали наиболее эффективные стимулы (конспецифичный 120 г ч/л, табл. 1, 2; выделения *R. lessonae* 250, 25 и иногда 2.5 г ч/л, табл. 3 и 4); это явно выраженная реакция затаивания при попадании в “стимульное” облако; 5) уменьшение времени нахождения в зоне присутствия стимула без изменения активности и задержки реакции, то есть головастики быстро обнаруживали стимул и активно избегали его; эта реакция наблюдалась при предъявлении конспецифично-

го сигнала большой концентрации (780 г ч/л, табл. 1).

Таким образом, в целом реакция на экскреты голодных взрослых анур была негативной, и мы рассматриваем ее как реакцию избегания источника стимула. В зависимости от вида-донора и концентрации стимула выделено несколько форм этого поведения: ориентировочная реакция (1); затаивание разной степени выраженности (2, 3 и 4) и прямое избегание зоны концентрированного стимула или бегство (5). При рассмотрении характера реагирования на конкретные стимулы обнаруживается следующая динамика изменения реакции на конспецифичный стимул: от выраженного бегства (стимул 780 г ч/л) через безразличие (270 г ч/л) к затаиванию (120 г ч/л) и далее к исчезновению реакции избегания и сохранению только ориентировочной реакции (стимул 12 г ч/л, табл. 1). Можно предположить, что стимулы больших концентраций не являются экологически адекватными. Стимул 780 г ч/л слишком насыщен и избегается просто как сильный раздражитель, тогда как стимул 270 г ч/л слабее и более нейтрален. Стимул же 120 г ч/л, стабильно вызывающий изменение всех трех параметров поведения с высокой степенью достоверности ($p < 0.0001$), вероятно, несет наиболее биологически адекватные значимые сигналы и поэтому вызывает наиболее сильную реакцию.

Следует сказать, что экскреты конспецифичных взрослых амфибий, имеющие сопоставимые концентрации, вызывали очень сильную реакцию избегания у головастиков *B. bufo*, выражавшуюся в появлении характерного паттерна поведения (резкого торможения движения, названного нами “эффekten стенки”), избегании стимульного отсека и снижении двигательной активности. Чувствительность к конспецифичному сигналу была очень высока: реакцию избегания тест-отсека вызывал даже стимул, имеющий концентрацию 5×10^{-3} г ч/л (Киселева, 2001). У головастиков *R. lessonae* также обнаружена реакция избегания экскретов взрослых лягушек своего вида, однако значительно слабее и только в базовой концентрации 250 г ч/л. Как правило, уменьшались значения одного из двух параметров (времени нахождения в зоне стимула или активности) (Киселева, 2009). В обоих случаях реакция избегания носила черты как бегства (снижение времени, проводимого головастиками в тест-отсеке), так и затаивания (снижение двигательной активности). Эффективность этих стимулов при разведении снижалась: для головастиков *B. bufo* постепенно, а у головастиков *R. lessonae* реакция пропала при первом разведении на порядок.

Экспериментально выявлена высокая хемосенсорно опосредованная чувствительность головастиков травяной лягушки к выделениям взрослых особей прудовой лягушки и хорошая

реактивность на эти сигналы: они реагировали на экскреты *R. lessonae* во всем диапазоне использованных препаративных концентраций вплоть до десятых долей г ч/л (табл. 3). Реальная чувствительность была выше, поскольку при прохождении стимульного раствора через перфорированную перегородку имеет место дополнительное разведение стимула. Наиболее сильную реакцию вызывал стимул 250 г ч/л (время нахождения в тест-отсеке выросло в 1.5 раза, активность снизилась в 2.1 раза и латентный период увеличился в 5.8 раза); стимул 25 г ч/л вызывал сходные, но более слабые изменения всех параметров реакции (в 1.2, 1.5 и 2.7 раза, соответственно). При дальнейшем разведении интенсивность реакции падала: после предъявления стимула 2.5 г ч/л головастики не задерживались в стимульной зоне, хотя сохранялись снижение активности (в 1.5 раза) и увеличение латентного периода; предъявление стимула 0.25 г ч/л вызывало меньшее изменение активности (в 1.3 раза) при сохранении уровня латентности реакции (табл. 3). Следует отметить, что динамика реакции на стимулы 2.5 и 0.25 г ч/л различалась в разные годы (табл. 4). Иными словами, при снижении концентрации стимула реакция теряет стабильность. Таким образом, реакция избегания в виде затаивания, наблюдаемая при предъявлении двух первых стимулов, постепенно уменьшается и при дальнейшем ослаблении стимула, вероятно, переходит в ориентировочную реакцию.

Предъявление экскретов серой жабы в концентрациях 200 и 60 г ч/л вызывало достоверные изменения, по крайней мере, двух параметров поведения головастика – снижалась двигательная активность и увеличивался период времени, предшествующий началу движения; это свидетельствует о восприятии головастиками травяной лягушки химических признаков взрослых жаб. Снижение активности возникало при предъявлении стимулов в обеих концентрациях, тогда как задержка реакции исчезала при снижении концентрации стимула. В целом реакция носила характер затаивания. Возможно, повышение концентрации привело бы к более значительным изменениям в поведении головастика. Известно, что в коже серых жаб содержатся ядовитые железы, а головастики многих видов амфибий, в том числе и травяной лягушки, избегают растворов секрета паротидных желез серых жаб (Киселева, Мантейфель, 1982).

В целом наиболее эффективным стимулом для головастика травяной лягушки оказались выделения взрослых прудовых лягушек: полная реакция с изменением всех трех параметров (времени нахождения головастика в тест-отсеке, двигательной активности и латентности реакции) наблюдалась на предъявление трех стимулов из четырех и даже предъявление самого слабого стимула привело к изменению двух параметров

(активности и латентного периода). Выделения травяных лягушек вызывали полную реакцию только в концентрации 120 г ч/л. На стимулы от жаб полной реакции не наблюдали: стимул 200 г ч/л вызвал изменения только активности и латентности, а 60 г ч/л – только латентности. При этом чувствительность к выделениям прудовых лягушек была также самой высокой – пороговая концентрация ниже 0.25 г ч/л.

Такой результат представляется естественным. Из всех симпатрических видов только взрослые прудовые лягушки представляют реальную угрозу для головастика травяной лягушки. Будучи полуводными хищниками, они способны поедать головастики и сеголеток (Мантейфель, 1982; Ляпков, 1989). Остальные амфибии (травяные лягушки и жабы) являются наземными хищниками, и можно предположить, что их выделения могут вызывать негативную реакцию, если содержат некие химические факторы, сигнализирующие о присутствии любого хищника. Избегание выделений травяных лягушек и жаб может быть и результатом наличия в них неспецифических компонентов, связанных с состоянием голода. Возможна также реакция на незнакомый химический сигнал – такой эффект часто интерпретируют как неophobia или избегание слабо защищенными животными всех относительно сильных стимулов (Мантейфель, Жушев, 1998). В последние годы показано, что у головастика ряда бесхвостых амфибий функцию феромона беспокойства может выполнять аммиак, являющийся конечным продуктом азотистого обмена животных; он активно избегается головастиками по крайней мере четырех видов (Kiesecker et al., 1999; Мантейфель и др., 2006). На сегодняшний день это практически единственный простой компонент выделений, действие которого может быть изучено экспериментально. Показано, что это вещество избегается при весьма высоких дифференциальных порогах 100–200% для головастика травяной лягушки и в 2–5 раз выше для головастика серой жабы (Мантейфель, Киселева, 2008, 2009).

Ранее мы исследовали реакции головастика серой жабы и прудовой лягушки на экскреты взрослых особей симпатрических видов анур. Головастики серой жабы воспринимают такие стимулы от взрослых прудовой и травяной лягушек (концентрации 200–300 г ч/л) и реагируют на них активным избеганием, проводя меньше времени в стимульной зоне (Киселева, 2005). Головастики прудовой лягушки также реагируют на присутствие в среде выделений взрослых амфибий симпатрических видов (травяной лягушки и серой жабы) в аналогичных концентрациях: отмечено уменьшение времени нахождения без снижения двигательной активности в зоне экскретов *R. temporaria*, а также избегание зоны экстрактов *B. bufo*,

сопровождавшееся снижением двигательной активности (Киселева, 2009).

Таким образом, головастики всех изученных видов реагировали на присутствие выделений взрослых амфибий снижением двигательной активности. При этом в условиях наших экспериментов реакция головастика травяной лягушки отличалась от реакций головастика других видов на все стимулы тем, что эти личинки снижали активность, попав в зону стимула, и замирали в ней, в результате чего возрастало время, которое они проводили в “облаке” стимула. В отличие от головастика травяной лягушки, головастики других видов, заплыв в стимульную зону, ускоренно из нее выплывали и больше времени проводили в “чистой” зоне. В обоих случаях наблюдается изменение использования пространства аквариума. Возможно, это связано с различной стратегией защиты от хищничества: в виде бегства (головастики жаб и прудовых лягушек) и затаивания (головастики травяных лягушек). Обе реакции неоднократно описывались при исследовании реакции головастика разных видов на присутствие хищников, и их традиционно относят к специфическому защитному поведению — сложному комплексу реакций, направленных на снижение риска хищничества.

В работах, посвященных изучению антихищнического поведения головастика травяной лягушки, всегда отмечается снижение их двигательной активности в присутствии химических признаков хищника и, как правило, избегание зоны стимула (Мантейфель, Жушев, 1998; Laurila et al., 1998; Laurila, 2000). Есть сведения, что головастики *R. temporaria* могут по-разному реагировать на разные виды хищников (Nyström, Abjornsson, 2000; Van Buskirk, 2001). Исследования, проведенные на головастиках из разных популяций, показывают неизменность реакций на конкретных хищников (Laurila, 2000), что согласуется с нашими данными о стабильности реакций на определенные стимулы у головастика разных поколений.

Питание хищников головастиками может усиливать или модифицировать антихищнические реакции личинок разных видов семейств Ranidae и Bufonidae (Wilson, Lefcort, 1993; Laurila et al., 1998; Chivers, Mirza, 2001). Экскреты хищника могут даже влиять на морфологические и более общие биологические характеристики личинок-реципиентов. В частности, головастики *R. temporaria* в присутствии хищника, питавшегося головастиками, завершали метаморфоз позже и при более крупных размерах тела (Laurila et al., 1998; Laurila, 2000).

Мы исследовали экспериментально влияние диеты взрослых амфибий на хемосенсорно направляемые реакции головастика травяной лягушки. При этом использовали стимулы в кон-

центрациях, близких к пороговым, чтобы реакции были заметнее. Наиболее выраженную реакцию вызывали экскреты голодных прудовых лягушек: зарегистрировано снижение двигательной активности в сочетании с заметной задержкой реагирования. Выделения лягушек этого вида, питавшихся головастиками, предъявленные головастиком в тех же концентрациях, вызывали снижение активности реципиентов без изменения латентного периода. При этом выделения лягушек, накормленных червями, не вызывали какой-либо реакции (табл. 6). Казалось возможным, что именно наличие в экскретах продуктов переваривания головастика сохраняло реакцию избегания этого стимула реципиентами. Однако в экспериментах с травяными лягушками оказалось, что, если экскреты голодных лягушек могли вызывать ориентировочную реакцию у головастика-конспецифика, то экскреты лягушек, накормленных головастиками, имеющие сходную концентрацию, не вызывали никакой реакции. Таким образом, питание амфибий-доноров головастиками травяной лягушки повлияло лишь на реакцию головастика на выделения прудовой лягушки, являющейся естественным хищником в водоеме. Важным оказалось сочетание химических признаков хищника с признаками переваренной жертвы. Вероятно, в выделениях прудовых лягушек есть видоспецифическая составляющая, к которой головастики травяной лягушки более чувствительны, чем к аналогичным компонентам выделений других видов, и в данном случае имеет место врожденная адаптивная избегающая реакция на потенциального хищника, которая модифицируется составом экскретов. Отсутствие реакции на выделения травяных лягушек, накормленных головастиками, свидетельствует о том, что в их выделениях отсутствуют вещества, способные вызвать реакцию избегания (например, гипотетические общие признаки хищника или признаки голодной особи), а продукты переваривания головастика-конспецифика не подкреплены химическими признаками симпатрического хищника. Существует хемосенсорно опосредованный механизм, препятствующий каннибализму у травяных лягушек: показано, что несмотря на отмеченный выше автоматизм их пищедобывательных реакций, травяные лягушки в 50–80% случаев отвергают своих сеголетков после первых шлепков языком (Мантейфель, 1982).

Интересная динамика прослеживается в работе Оливье с соавторами при изучении реакций головастика травяных лягушек на экскреты водного хищника-интродукта, изначально не вызывавшего реакции: показано заметное снижение активности головастика на такие химические стимулы, если хищник питался головастиками (Olivier et al., 2004). Вероятно, важна экологиче-

ская адекватность хищника для того, чтобы у головастика формировалась адаптивная реакция, и наша попытка использовать в качестве модели хищника травяную лягушку подтверждает это.

Ранее мы установили более сильное влияние диеты хищника на поведение головастика серой жабы. Кормление прудовых лягушек этими головастиками привело к значительному усилению реакции избегания их выделений: пороговая препаративная концентрация стимула снизилась на порядок (до единиц г ч/л), причем имело значение количество съеденных головастика (Киселева, 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что головастики травяной лягушки чувствительны к использованным стимулам или их компонентам в предложенных концентрациях. Выделения взрослых бесхвостых амфибий трех симпатрических видов вызывают реакцию избегания разной степени интенсивности в зависимости от вида-донора и концентрации стимула. Состояние голода донора усиливает реакцию реципиента. Наиболее сильную реакцию вызывают выделения естественного врага головастика — прудовой лягушки. Питание хищников головастиками-конспецификами влияет на реактивность головастика-реципиента.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (10-04-00019а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Киселева Е.И., 1995. Химическое взаимодействие головастика остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. с конспецифичными и гетероспецифичными головастиками бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 56. № 1. С. 108–117. —2001. Поведенческие реакции головастика серой жабы *Bufo bufo* L. на химические экскреты конспецифической взрослой особи и их изменение в ходе личиночного развития // Журн. общ. биол. Т. 62. № 5. С. 43–436. —2005. Хемосенсорно направляемые поведенческие реакции головастика серой жабы *Bufo bufo* L. на химические экскреты гетероспецифичных взрослых бесхвостых амфибий // Сенсорные системы. Т. 19. № 1. С. 58–64. —2009. Хемосенсорно направляемые поведенческие реакции головастика прудовой лягушки *Rana lessonae* (Сам.) на экскреты взрослых бесхвостых амфибий симпатрических видов // Сенсорные системы. Т. 23. № 2. С. 137–144.
- Киселева Е.И., Мантейфель Ю.Б., 1982. Поведенческие реакции головастика серой жабы (*Bufo bufo*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*) на химические стимулы // Зоол. журн. Т. 61. № 11. С. 1669–1681.
- Ляпков С.М., 1989. Выедание зелеными лягушками головастика и сеголеток бурых лягушек // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. Материалы совещания по герпетофауне Москвы и Московской обл. М.: Наука. С. 156–162.
- Мантейфель Ю.Б., 1977. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М.: Наука. 266 с. —1982. Быстрое хеморецептивное тестирование качества добычи жабами *Bufo bufo* L. и лягушками *Rana temporaria* L. (*Bufo* и *Rana*) // Химические сигналы животных. М.: Наука. С. 219–235.
- Мантейфель Ю.Б., Жушев А.В., 1998. Поведенческие реакции личинок четырех видов бесхвостых амфибий на химические стимулы от хищников // Журн. общей биол. Т. 59. № 2. С. 192–208.
- Мантейфель Ю.Б., Марголис С.Э., Киселева Е.И., 2006. Феромон беспокойства у личинок серой жабы *Bufo bufo*: возможная коммуникативная роль экскретов, содержащих аммоний // ДАН. Т. 406. № 3. С. 428–429.
- Мантейфель Ю.Б., Киселева Е.И., 2008. Дифференциальная чувствительность хеморецепции головастика серой жабы *Bufo bufo* L.: определение посредством анализа поведения // Сенсорные системы. Т. 22. № 2. С. 155–161. —2009. Дифференциальная чувствительность хеморецепции головастика травяной лягушки *Rana temporaria* L. // Сенсорные системы. Т. 23. № 2. С. 145–150.
- Chivers D.P., Mirza R.S., 2001. Importance of predator diet cues in responses of larval wood frogs to fish and invertebrate predators // J. Chem. Ecol. V. 27. № 1. P. 4–51.
- Gosner K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. V. 16. № 2. P. 18–190.
- Kiesecker J.M., Chivers D.P., Marco F., Quilchano C., Blaustein A.R., 1999. Identification of a disturbance signal in larval red-legged frogs, *Rana aurora* // Anim. Behav. V. 57. № 6. P. 1295–1300.
- Laurila A., 2000. Behavioral responses to predator chemical cues and local variation in antipredator performance in *Rana temporaria* tadpoles // Oikos. V. 88. Iss. 1. P. 159–168.
- Laurila A., Kujasalo J., Ranta E., 1998. Predator-induced changes in life history in two anuran tadpoles: effects of predator diet // Oikos. V. 83. Iss. 2. P. 307–317.
- Nystrom P., Abjornsson K., 2000. Effects of fish chemical cues on the interactions between tadpoles and crayfish // Oikos. V. 88. Iss. 1. P. 181–190.
- Olivier M., Saglio F., Neveu A., 2004. Effects of predators and conspecific chemical cues on the swimming activity of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* tadpoles // Arch. Fr. Hydrobiologie. V. 160. № 2. P. 153–170.
- Van Buskirk J., 2001. Specific induced responses to different predator species in anuran larvae // J. of Evol. Biol. V. 14. P. 482–489.
- Wilson D.J., Lefcort H., 1993. The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *Rana aurora*, tadpoles // Anim. Behav. V. 46. № 5. P. 1017–1019.

BEHAVIORAL RESPONSES OF *RANA TEMPORARIA* TADPOLES TO EXCRETIONS OF ADULT SYMPATRIC ANURAN AMPHIBIA**E. I. Kiseleva***Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: eikis@yandex.ru*

The responses of *Rana temporaria* tadpoles (stages 36–37 after Gosner, 1960) to chemical cues of adult anuran amphibians (*Rana temporaria*, *R. lessonae*, and *Bufo bufo*) inhabiting the same territory were investigated in laboratory experiments. Chemical signals from individuals of all three species, as a rule, increased the time before the first movement of tadpoles, decreased locomotion and changed the total time of their presence in the zone of acting stimuli. On the whole such reaction is assessed as avoidance. The relations between the responses of tadpoles and the stimulus concentrations, donor species and their diet are shown. The strongest response was to cues of hungry *R. lessonae* – natural predators. Excreted of *R. lessonae* frogs fed on earthworms did not cause any reactions, whereas the same stimulus from the frogs fed on *R. temporaria* tadpoles affected in the same way. Cues of *R. temporaria* fed on tadpoles were ineffective. Biological importance of changes in the behavior of tadpoles under the influence of adult amphibians excreted is discussed. The results obtained are compared with those of investigations accomplished by the authors on other species of the same community of amphibians.