

УДК 597.8:591.185.1:591.185.34:591.5

ПРОБЛЕМА МНОГОФАКТОРНОСТИ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ХЕМООРИЕНТАЦИИ СЕГОЛЕТОК СУХОПУТНЫХ ВИДОВ АМФИБИЙ

© 2012 г. С. В. Огурцов

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
Москва 119992, Россия
e-mail: compclass7@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.12.2011 г.

У сухопутных видов амфибий (*Rana temporaria*, *Bufo viridis*), как и у полуводных (*R. lessonae*), запоминание химических стимулов родного водоема возможно в ходе двух чувствительных периодов, в начале и конце личиночного развития. Обе группы амфибий способны избирательно реагировать на разные концентрации знакомого стимула. Пока сеголетки придерживаются родного водоема, они предпочитают его запах, а с началом расселения от водоема — отвергают этот запах или относятся к нему индифферентно. У сухопутных видов в одних и тех же условиях наблюдается большее разнообразие типов реакции на запах родного водоема. Отчасти это связано с существованием вблизи водоема “буферной” зоны, которую сеголетки определяют по оптимальным условиям влажности и сопряженному с ними градиенту запаха родного водоема. В этой зоне сеголетки задерживаются на короткое время до полного завершения метаморфоза. Именно в этой зоне амфибии проявляют предпочтение запаху своего пруда. Избыточная влажность у кромки воды в период выхода сеголеток сухопутных видов на сушу может формировать избегание запаха родного водоема и стимулировать дальнейший переход амфибий в “буферную” зону. Условия влажности в данный сезон могут сдвигать границы “буферной” зоны у конкретного водоема. Таким образом основными факторами, определяющими характер хемоориентационного поведения сеголеток сухопутных видов амфибий, являются градиент влажности почвы или воздуха вблизи родного водоема, а также внутренняя программа, регулирующая начало расселения сеголеток. Сочетание этих факторов может различаться в разных водоемах и в сезоны с разными погодными условиями, создавая видимость неопределенности хемоориентационного поведения этих видов.

Ключевые слова: амфибии, хемосенсорная ориентация, родной водоем, расселение, факторы.

В формировании поведения взрослого позвоночного животного важную роль играет такая форма раннего обучения, как импринтинг. В раннем возрасте в определенный чувствительный период в памяти надолго и без видимого подкрепления запечатлеваются различные стимулы, окружающие животное (Понугаева, 1973). Запечатленные стимулы формируют некий образ, служащий своеобразной точкой отсчета в освоении окружающего, пока незнакомого пространства. Для высших позвоночных (птиц, млекопитающих) такие стимулы ассоциируются с родителями, находящимися во время чувствительного периода вблизи новорожденного. В этом случае запечатленный образ в дальнейшем станет основой для выбора социального партнера (запечатление привязанности и половой импринтинг). У низших позвоночных (рыб, амфибий), покидающих в большинстве случаев свое потомство вскоре после откладки икры, объектом для запечатления является среда их обитания, например их родной водоем (Ogurtsov, 2004). У птиц подобная форма

обучения носит название “импринтинг территории” (Соколов, 1991).

Амфибии известны своей привязанностью к водоемам размножения. Взрослые из года в год возвращаются на нерест в один и тот же пруд. В популяциях жаб *Bufo americanus*, *B. woodhousei fowleri*, *B. calamita* и лягушек *Rana temporaria*, *R. lessonae* доля особей, переходящих в новые нерестовые пруды, составляет только 0.6–23.0% (Oldham, 1966; Хмелевская, 1985; Breden, 1987; Sjögren, 1994; Sinsch, 1997). Существует предположение, что связь с водоемом размножения может формироваться на ранних этапах онтогенеза амфибий, например, в ходе личиночного развития (Grubb, 1973). Согласно учетам меченых животных, доля особей, возвращающихся на нерест в родной водоем, составляет: у *R. temporaria* 46–68% (Хмелевская, 1989), у *B. woodhousei fowleri* 73% (Breden, 1987), у *B. valliceps* 80% (Blair, 1953). Возвращается в родной пруд для размножения и *R. sylvatica* (Waldman, 1991). Отмечается, что у *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *R. esculenta* и *B. bufo* 80–98% особей возвращаются на нерест в родной во-

доем (Pough et al., 2001). Это дает основания предполагать, что амфибии запоминают ориентиры родного пруда в раннем возрасте и сохраняют память о них длительное время. Среди таких ориентиров могут быть и химические стимулы, говоря образно, запах родного водоема.

Обоняние действительно используется бесхвостыми амфибиями в ориентации. Для личинок *Rana temporaria* продемонстрирована способность запоминать запах среды обитания, а головастики *Scaphiopus multiplicatus* могут различать воду из различных участков своего водоема. При нерестовых миграциях в водоемы или при возвращении на свои летние участки обитания взрослые особи также используют обонятельные ключи. Эту способность демонстрируют многие виды бесхвостых амфибий: *Rana lessonae*, *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*, *R. utricularia*, *Bufo viridis*, *B. valliceps*, *B. woodhousei*, *B. bufo*, *B. calamita*, *B. spinulosus*, *Pseudacris clarki* и *P. streckeri*, *Bombina variegata* и *Pelobates fuscus* (Ogurtsov, 2004).

Способность же амфибий запоминать химические стимулы в ходе личиночного развития изучается преимущественно не в контексте привязанности к своему водоему, а в рамках проблемы распознавания запаха родственников – особей из одной кладки. Такие исследования на *Rana temporaria*, *R. sylvatica*, *Scaphiopus multiplicatus* и *Bufo americanus* показали, что распознавание является результатом запоминания химических стимулов в чувствительный период между моментом гастрюляции и началом рассеивания личинок по водоему (моментом начала активного питания). Большую часть этого промежутка времени головастики сидят на остатках икрных оболочек или находятся в непосредственной близости от них. В результате эти стимулы становятся для головастика привлекательными (Waldman, 1981; Herper, Waldman, 1992; Pfennig, 1990). Реакция основана на обонятельной рецепции (Waldman, 1985), и данное явление, по-видимому, следует рассматривать как импринтинг (Waldman, 1991; Ogurtsov, 2004). Интересно, что сформировавшаяся у головастика *R. temporaria* реакция предпочтения на химический маркер сохраняется и у сеголеток, по крайней мере, до 2 недель после метаморфоза (Herper, Waldman, 1992). Поэтому в ряде публикаций выдвигается гипотеза, что запоминание химических стимулов окружающей среды в период личиночного развития может использоваться амфибиями не для распознавания родственников (в силу одиночного образа жизни взрослых амфибий), а для хоминга (Blaustein et al., 1984; Pfennig, 1990; Herper, Waldman, 1992).

В.А. Бастаков первым обратил внимание на возможность запоминания амфибиями химических стимулов в период личиночного развития уже после перехода головастика на активное питание. Было показано, что в этот период живот-

ные могут запоминать химические стимулы, содержащиеся именно в окружающей среде, а не исходящие от особей своего вида, например запах корма головастика. Так, сеголетки прудовой лягушки (*R. lessonae*) после выхода на сушу предпочитают эти знакомые стимулы; в природных условиях они долгое время после метаморфоза придерживаются родного водоема. Таким образом, впервые появились основания рассматривать запоминание головастиками химических стимулов как один из механизмов привязанности сеголеток к родному водоему (Бастаков, 1986, 1992). С точки зрения понимания биологии амфибий такая концепция несомненно более перспективна.

Оказалось также, что характер реакции на знакомые стимулы определяется биологией вида. Так, сеголетки серой жабы (*B. bufo*) и травяной лягушки (*R. temporaria*) (сухопутные виды амфибий), покидающие родной водоем вскоре после метаморфоза, отвергают запах родного водоема. Напротив, сеголетки прудовой лягушки (полуводный вид амфибий), которые долгое время придерживаются родного водоема после метаморфоза, привлекаются перечисленными стимулами в течение 1.5 месяцев после выхода на сушу (Бастаков, 1991). Таким образом, запоминание химических стимулов в раннем онтогенезе амфибий может определять стратегию поведения сеголеток после метаморфоза.

На прудовой лягушке с хорошо выраженной поведенческой реакцией предпочтения своего родного водоема позднее было показано, что химические стимулы, маркирующие родной водоем (как естественные, так и искусственные, например, морфолин и фенилэтанол), запоминаются в ходе личиночного развития (Ogurtsov, Bastakov, 2001; Ogurtsov, 2005; Огурцов, 2007), причем существуют два периода, когда возможно формирование предпочтения к таким стимулам. Первый период запоминания продолжается несколько дней после вылупления, пока личинки еще не питаются, но у них уже работает обонятельный анализатор. Второй период связан с метаморфозом. Он длится гораздо дольше, и сложно сказать, присутствует при таком запоминании подкрепление или нет, поскольку головастики в это время активно питаются (рис. 1). В интервале между двумя указанными периодами сформировать предпочтение к химическим стимулам не удастся. Отметим, что сеголетки, никогда не контактировавшие в ходе личиночного развития с использованными химическими маркерами, относятся к ним индифферентно. Таким образом, можно рассматривать, по крайней мере, первый период запоминания в контексте импринтинга на химические стимулы (запах) родного водоема. Примечательно, что, как и при других вариантах импринтинга, наиболее эффективным для запо-



Рис. 1. Проявление реакции предпочтения на знакомый химический маркер у сеголеток прудовой лягушки *R. lessonae* в зависимости от периода экспозиции в маркере. (Стадии развития приведены по: Дабагян, Слепцова, 1975.)

минания оказывается комплексный стимул (образ объекта), в нашем случае состоящий из нескольких химических стимулов (Ogurtsov, Bastakov, 2001; Огурцов, 2007).

Опыты с выращиванием личинок в химически маркированной среде проводились и с представителями сухопутных видов. Оказалось, что первый чувствительный период для запоминания запаха родного водоема присутствует у таких видов, как зеленая жаба (*B. viridis*) и травяная лягушка (Огурцов, 2007). Для зеленой жабы была показана возможность запоминания и во второй период, в конце личиночного развития. В отличие от предполагавшейся реакции отвергания знакомого химического стимула (Бастаков, 1991), у сухопутных видов было зафиксировано предпочтение как на искусственные знакомые химические стимулы (морфолин), так и на естественные (прудовую воду) (Ogurtsov, 2005; Shakhparonov, Ogurtsov, 2005; Огурцов, 2007). Серая жаба оказалась индифферентна к знакомым стимулам (Ogurtsov, 2005).

Подобное расхождение с данными более ранних работ по реакции травяной лягушки и серой жабы на запах родного водоема частично можно попытаться объяснить на примере поведения зеленой жабы. Зеленая жаба отличается тем, что ее сеголетки несколько дольше, до недели, держатся у своего водоема, по сравнению с серой жабой и травяной лягушкой, чьи сеголетки уходят из места рождения, согласно нашим наблюдениям, в течение 2–4 дней. Таким поведением зеленая жаба напоминает прудовую лягушку, которая также склонна придерживаться родного пруда, хотя и более длительное время. Предлагая сеголеткам

зеленой жабы разные концентрации знакомого химического маркера, было показано, что так же как и сеголетки прудовой лягушки, они способны ориентироваться по градиенту концентрации запаха. Так, концентрации, равные или меньшие той, в которой находились животные в ходе личиночного развития, привлекали сеголеток обоих видов, а высокие концентрации вызывали реакцию избегания, причем поведенческую реакцию вызывали стимулы очень маленькой концентрации – 10^{-8} – 10^{-9} моль/л, что необычно для взрослых амфибий (Ogurtsov, Bastakov, 2001; Shakhparonov, Ogurtsov, 2005; Огурцов, 2007). Таким образом, характер реакции на запах родного водоема может зависеть от концентрации химического стимула. Несмотря на то, что концентрацией стимула можно объяснить смену у сеголеток реакции предпочтения знакомого стимула на его отвергание, остается непонятным, почему сухопутные виды (*B. viridis*, *R. temporaria*) все же предпочитают определенные концентрации запаха родного водоема, хотя вскоре после метаморфоза они покидают этот водоем?

С серой жабой ситуация также остается непонятной. В одних работах регистрируется реакция отвергания на знакомый стимул (Бастаков, 1992), в других индифферентное отношение (Reshetnikov, 1996; Ogurtsov, 2005). При ближайшем рассмотрении оказывается, что все исследователи использовали в своих работах разных по зрелости животных, выросших к тому же в разных условиях. В одной работе сеголеток выращивали искусственно в лаборатории (Бастаков, 1992), в другой их отлавливали у кромки естественного водоема и сразу тестировали (Ogurtsov, 2005), а в третьей их

ловили вокруг пруда на расстоянии до 50 м, а опыты продолжали целый месяц (Reshetnikov, 1996). Объяснить наблюдаемый разброс в реакции животных можно, предложив гипотезу, согласно которой характер реакции на запах родного водоема зависит от поведения сеголеток в разные периоды онтогенеза. Например, пока сеголетки держатся у водоема, они предпочитают его запах, а с началом расселения от водоема — отвергают его или, по крайней мере, относятся к нему индифферентно.

Эта гипотеза нашла подтверждение при изучении травяной лягушки и зеленой жабы. Сеголетки этих видов, пойманные у кромки воды до начала расселения от водоема, предпочитали запах воды своего пруда в сравнении с водой чужого. С началом расселения от водоема, когда сеголетки массово уходили далее 2–6 м от пруда, отловленные животные проявляли отвергание или индифферентность к тому же стимулу (Архипова и др., 2005; Shakhparonov, Ogurtsov, 2005). Отметим, что подобные изменения в реакции происходили и у сеголеток, передержанных в лаборатории, что говорит о наличии у них некой внутренней программы, запускающей начало расселения (Грубман и др., 2006).

Кроме того, проводя многолетние учеты сеголеток травяной лягушки в различных прудах окрестностей Звенигородской биостанции МГУ, мы заметили, что в одни годы сеголетки после метаморфоза держатся у самой кромки воды, в другие годы предпочитают находиться в полосе прибрежной растительности, при этом еще не расселяясь. Возникло предположение, что вблизи водоема существует зона, в которой условия (например, влажность) более комфортны для сеголеток, и эта зона комфорта, возможно, располагается в разные годы на разном расстоянии от кромки воды в соответствии с погодными условиями. Эта гипотеза была успешно подтверждена для другого сухопутного вида, зеленой жабы (Shakhparonov, Ogurtsov, 2005). На расстоянии 5–8 м от водоема среди травы было обнаружено большое скопление сеголеток, которое В.В. Шахпаронов назвал “буферным” скоплением. В пределах “буферного” скопления сеголетки образуют группы по несколько десятков особей, они почти сидят друг на друге. Группирование, возможно, способствует поддержанию оптимальных условий влажности. К тому же “взрывающиеся” при приближении опасности скопления могут рассеивать внимание возможных хищников. Сеголетки с кромки воды переходят в “буферное” скопление, где задерживаются до недели. Особи из скопления проявляют в опыте предпочтение воде родного пруда в сравнении с водой чужого. Сеголетки, уходящие от водоема на расстояние более 50 м, уже демонстрируют индифферентность или отвергание того

же стимула (Архипова и др., 2005; Shakhparonov, Ogurtsov, 2005).

Таким образом, факторами, определяющими реакцию сеголеток в условиях опыта на запах родного водоема, являются: время, прошедшее после метаморфоза (как следствие существования внутренней программы, запускающей начало расселения); расстояние от водоема, где отловлены животные (как следствие существования “буферной” зоны), и, возможно, погодные условия (условия влажности почвы или воздуха), которые, вероятно, определяют расположение “буферной” зоны относительно водоема. В настоящей работе мы попытались объяснить разнообразие наблюдаемых реакций на запах родного водоема у сеголеток травяной лягушки и серой жабы с помощью перечисленных выше факторов. Основными задачами было следующее. Выяснить, существует ли у травяной лягушки и серой жабы “буферная” зона вблизи родного водоема, в которой сеголетки проявляют предпочтение запаху этого пруда? Зависит ли характер проявляемой реакции на запах родного водоема от влажности воздуха в период выхода сеголеток на сушу?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в июле 2001–2007 гг. Под наблюдением находилось 3 водоема вблизи Звенигородской биостанции МГУ (Одинцовский р-н Московской обл.), в которых происходил выход на сушу сеголеток травяной лягушки — Костин пруд (100 м²), Пожарный пруд (70 м²), Очистной пруд у д/о “Мирный” (350 м²), а также еще один водоем на территории биостанции, в котором развивались сеголетки серой жабы — Стерляжий пруд (800 м²). Вокруг каждого водоема условно выделяли 3 кольцевые зоны по удаленности от воды, в которых отлавливали сеголеток. Ближайшая зона располагалась у кромки воды, где влажность почвы была наибольшая. Затем шли зона, где в растительности концентрировались сеголетки, отошедшие от водоема в пределах 2–3 м, и зона, удаленная на расстояние более чем 2–3 м от пруда, где предположительно перемещались уже расселяющиеся от водоема сеголетки. Для каждого вида границы этих зон были разными. Отловили: 11 групп (395 экз.) травяной лягушки в зоне 0–1 м, 6 групп (159 экз.) в зоне 1–3 м, 7 групп (174 экз.) в зоне 3–6 м; серой жабы: 19 групп (344 экз.) в зоне 0–0.2 м, 8 групп (128 экз.) в зоне 0.5–2 м, 10 групп (161 экз.) в зоне 5–30 м.

Чтобы определить существует ли «буферная» зона, в которой сеголетки проявляют предпочтение запаху родного водоема, сеголеток, отловленных в каждой из трех зон, тестировали по методике альтернативного выбора химических стимулов в белой пластиковой камере размером 76 × 12 × 15 см, разделенной на 5 отсеков вертикальными перегородками.

родками высотой 5 мм. Съёмный потолок из прозрачного органического стекла имел вентиляционные отверстия на дальних концах. Тесты ставили в темное время суток. Камеру освещали сбоку лампой накаливания 40 Вт с расстояния 40 см от середины одной из длинных стенок камеры. Источники запахов (вода родного пруда и вода из чужого пруда) находились в чашках Петри с двух сторон в торцах тест-камеры. После каждого теста камеру промывали водой.

Каждую опытную группу делили на две (серая жаба) или четыре (травяная лягушка) подгруппы, по 6–10 особей. Каждую подгруппу тестировали отдельно, изменяя положение стимулов в тест-камере. Всех сеголеток подгруппы помещали одновременно в середину тест-камеры под непрозрачный колпак, и через 5 с его убрали. Далее каждый тест длился 40 мин, в течение которых через 5-минутные интервалы подсчитывали сеголеток, находящихся в разных отсеках камеры. Объединяя результаты тестирования подгрупп, получали 8 повторных наблюдений за перемещением группы в тест-камере.

Выбор стимула оценивали по различию в распределении группы особей по противоположным отсекам, содержащим чашки Петри со стимулами. Для анализа временного ряда из повторных наблюдений применяли сравнение опытных данных с моделью случайного процесса. Для характеристики предпочтения знакомого стимула используется показатель стабильности распределения S , изменяющийся от 0 до 1. Чем ближе S к 1, тем большее время сеголетки проводят вблизи знакомого стимула. Показатель S , близкий к 0, наоборот, свидетельствует об избегании знакомого стимула. Вычисляется показатель стабильности распределения S следующим образом. Вычисляется ряд из повторных наблюдений, представляющий собой разности числа посещений двух противоположных отсеков. Разности (включая нулевые) ранжируются, и вычисляется сумма рангов отдельно для разностей каждого знака (положительной, отрицательной и нулевой). Доля, которую составляет сумма рангов разностей одного знака от общей суммы рангов, и есть показатель стабильности распределения (S). При генерации случайных значений S исходят из того, что каждая сеголетка способна оказаться в любом отсеке камеры в период времени между наблюдениями. На основе равномерного распределения в MS Excel 2000 генерируют ряд чисел в количестве, равном числу повторных наблюдений ($n = 8$). Случайные числа извлекаются с одинаковой вероятностью из интервала от $-N$ до $+N$, где N – размер группы. Случайные числа моделируют разности числа посещений противоположных отсеков. Из ряда случайных чисел вычисляется S для положительных разностей. Процедуру генерации чисел повторяют многократно. Выбирает-

ся односторонняя нулевая гипотеза: вычисленное в опыте значение S для данного отсека не превосходит случайного значения показателя. Определяются границы доверительного интервала на основании вычисления соответствующих процентилей (95%). Для восьми повторных наблюдений при размере группы три и более особей и числе итераций 225000 критическое значение S составило 0.83. Выделяли 3 типа реакции на стимул: предпочтение, отвергание и индифферентность. Реакция предпочтения (отвергания) стимула заключается в том, что распределение сеголеток в тест-камере сдвигается ближе к одному из стимулов и становится относительно постоянным во времени и пространстве. При индифферентной реакции распределение сеголеток носит хаотичный характер (Огурцов, 2007).

Кроме того, чтобы выяснить, влияет ли влажность сезона на проявляемую реакцию на запах родного водоема, сравнили поведение сеголеток травяной лягушки, вышедших на сушу в одном и том же водоеме (Костин пруд), но в годы с разными условиями влажности, в начале июля 2001 г. и начале июля 2002 г. Средние температуры в эти годы не различались: средняя температура воздуха в 2001 г. составила 21.5°C (17.5–26.0°C), в 2002 – 21°C (диапазон 19.5–23.0°C). Но в 2001 г. в течение почти 2 недель наблюдений не было дождей и почва у водоема подсохла. В 2002 г. за период наблюдений прошло три дождя и почва была влажная. В сравнении участвовало пять групп (115 экз.), отловленных в сухой год, и 11 групп (395 экз.), отловленных во влажный.

Для решения той же задачи о влиянии влажности на реакцию сеголеток на запах родного пруда провели лабораторный эксперимент с серой жабой. Отловили четырехногих головастиков серой жабы в Стерляжьем пруду и дали им возможность завершить метаморфоз в лабораторных условиях в террариуме размером 20 × 20 см, закрытом сверху плотной крышкой с вентиляционными отверстиями. В террариуме находилась плошка с водой размером 10 × 10 см и глубиной 2 см. Воду брали из того же самого Стерляжьего пруда. В остальной части террариума находилась почва со мхом. В одних террариумах почву умеренно увлажняли (влажность воздуха, измеренная электронным термогигрометром, составляла 89–91%), в других сильно переувлажняли до наличия небольших лужиц (влажность воздуха 95–96%). Когда через два дня в этих террариумах на сушу вышли сеголетки, их протестировали на распознавание воды своего пруда в сравнении с водой чужого. Всего выростили четыре группы (64 экз.) для условий влажности 89–91% и 6 групп (96 экз.) для влажности 95–96%.

Для попарного сравнения групп сеголеток, отловленных в разных зонах или выращенных при

разных условиях влажности, использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наблюдений за сеголетками травяной лягушки у Костиного пруда на территории Звенигородской биостанции МГУ было замечено, что в 2001 г. (5–9 июля) сеголетки травяной лягушки необычно долго, около недели, держались у водоема у самой кромки воды и не расселялись. В это время в течение почти двух недель совсем не было дождей, и почва вокруг водоема сильно подсохла, что, видимо, и препятствовало сеголеткам покинуть водоем. Все сеголетки, протестированные на распознавание воды своего пруда в сравнении с водой чужого, в сухой сезон в июле 2001 г. проявили предпочтение запаху родного водоема. Этот результат можно сравнить с поведением сеголеток у того же пруда в 2002 г. (8–11 июля), когда погода была более влажная, и несколько раз в неделю шел дождь. В этот год мы постоянно наблюдали уходящих от водоема сеголеток травяной лягушки, и в опыте сеголетки, отловленные у кромки воды, проявляли отвергание или индифферентность к запаху родного водоема (рис. 2). Эти факты натолкнули нас на мысль, что после метаморфоза сеголетки могут выбирать вблизи водоема некоторую зону с оптимальными условиями влажности, и эта зона необязательно должна располагаться вблизи кромки воды. Наоборот, судя по нашему опыту выращивания сеголеток травяной лягушки в неволе, избыток воды при выходе сеголеток на сушу губителен для них, а потому следует ожидать, что они попытаются уйти от кромки воды в зону прибрежной растительности. Различия в динамике расселения сеголеток от водоема в разные годы в зависимости от количества осадков отмечена и в работах других авторов (Bovbjerg, Bovbjerg, 1964).

Для проверки этой гипотезы в 2002–2007 гг. мы отловили сеголеток травяной лягушки у трех водоемов (Костин пруд, Пожарный пруд, Очистной пруд у д/о “Мирный” вблизи Звенигородской биостанции МГУ) в трех зонах по удаленности от пруда. Первая зона – это открытый участок влажной почвы на расстоянии 0–1 м у кромки воды (наиболее влажный участок). Здесь преимущественно встречаются сеголетки с рудиментами хвоста, еще не завершившие метаморфоз. Вторая зона – полоса прибрежной растительности на расстоянии 1–3 м от воды. Здесь часто наблюдаются большие скопления сеголеток в траве. Третья зона – кольцевая учетная тропинка вокруг водоема на расстоянии 3–6 м от воды (открытый, наиболее сухой участок). В этой зоне сеголетки появляются с началом массового расселения от пруда. Протестировав сеголеток на распознавание воды своего пруда в сравнении с водой чужо-

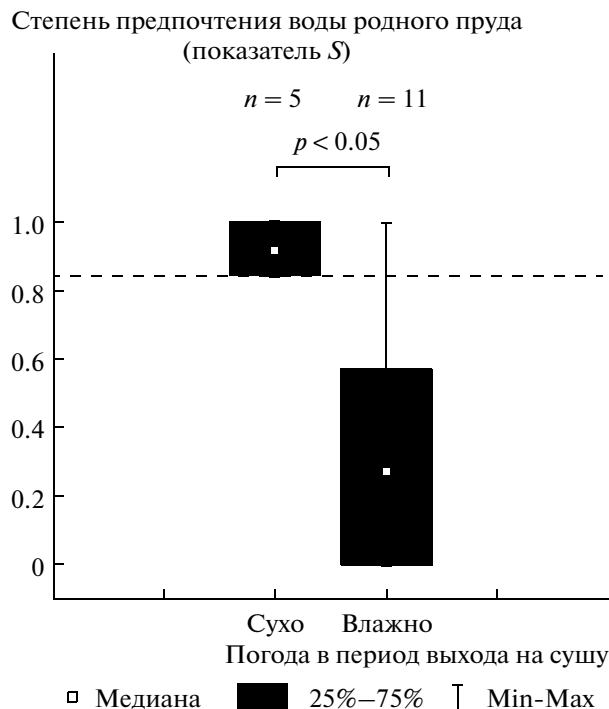


Рис. 2. Реакция на воду родного пруда у сеголеток *R. temporaria*, отловленных в 0–1 м от воды, в сухой и влажный годы. Приведено сравнение по критерию Манна-Уитни (n – число групп). Пунктир – критическое значение показателя S , выше которого наблюдается статистически значимое предпочтение знакомого стимула.

го, выяснили, что сеголетки у кромки воды склонны отвергать запах родного водоема, что должно, предположительно, стимулировать их переходить в следующую зону в 1–3 м от воды. В этой зоне сеголетки уже предпочитают запах родного водоема, что позволяет им, по-видимому, задержаться в этой зоне до окончательного завершения перестроек в организме, связанных с метаморфозом. Сеголетки, ушедшие дальше от пруда, на расстояние 3–6 м от воды, видимо, предпринимают попытку расселения, в связи с чем в опыте мы наблюдаем у них стремление к избеганию запаха родного водоема (рис. 3). Таким образом, поведение сеголеток травяной лягушки по наличию «буферной» зоны сходно с поведением другого сухопутного вида – зеленой жабы (Shakhparonov, Ogurtsov, 2005).

Принимая во внимание предложенную выше схему «буферной» зоны, попытаемся разобраться с разнообразием наблюдаемого поведения у сеголеток серой жабы. В июле 2006–2007 гг. мы проводили наблюдения за расселением сеголеток серой жабы у Стерляжьего пруда на Звенигородской биостанции МГУ. Мы выделили три зоны по удаленности от воды. Первая – в непосредственной близости от кромки воды. В этой зоне шири-

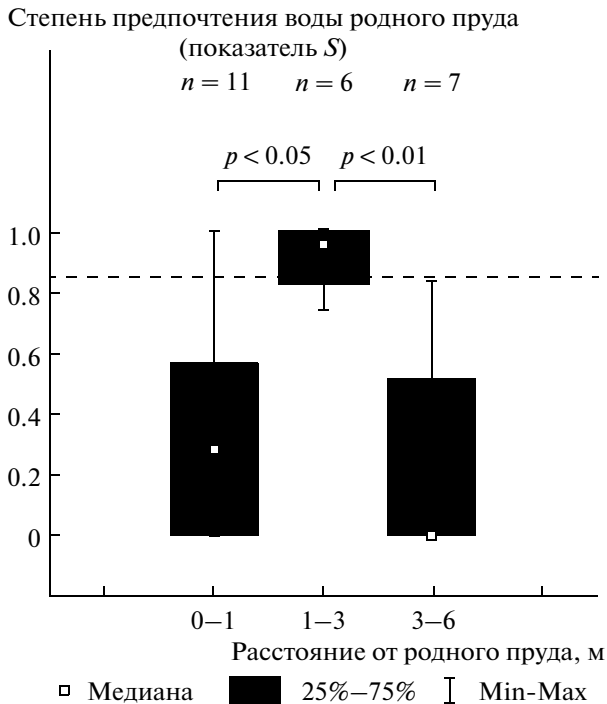


Рис. 3. Реакция на воду родного пруда у сеголеток *R. temporaria* на разном расстоянии от водоема. Приведено сравнение по критерию Манна-Уитни (n – число групп). Пунктир – критическое значение показателя S , выше которого наблюдается статистически значимое предпочтение знакомого стимула.

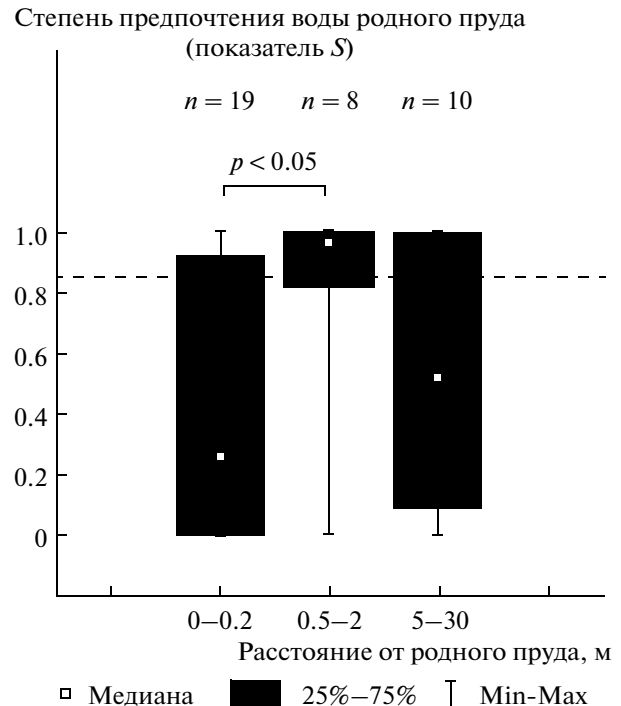


Рис. 4. Реакция на воду родного пруда у сеголеток *B. bufo*, отловленных на разном расстоянии от водоема. Приведено сравнение по критерию Манна-Уитни (n – число групп). Пунктир – критическое значение показателя S , выше которого наблюдается статистически значимое предпочтение знакомого стимула.

ной всего 20 см наблюдается очень большое скопление выходящих на сушу сеголеток. Они прячутся в узкой полосе прибрежной травы и покидают ее только ночью или во время дождя. Вторая зона находится на расстоянии 0.5–2 м за тропинкой, опоясывающей пруд. В этой зоне растет высокая и густая трава. Третья зона располагается на расстоянии 5–30 м. Покидая Стерляжий пруд, сеголетки расселяются в этой зоне преимущественно по оврагу, вдоль которого течет ручей, вытекающий из пруда. Растительность здесь не такая густая по сравнению с предыдущей зоной, много мха и укрытий в виде пней и валежника. При тестировании сеголеток серой жабы на распознавание воды родного пруда в сравнении с водой чужого, бросается в глаза большее разнообразие реакций, которые проявляют эти амфибии в отличие от того, что мы наблюдали у травяной лягушки и зеленой жабы. Во всех выделенных зонах одни группы сеголеток предпочитают запах родного пруда, другие отвергают этот запах или относятся к нему индифферентно (рис. 4). Возможно, это связано с тем, сеголетки серой жабы какое-то время после метаморфоза периодически перемещаются то от водоема, то к водоему (Агаронян и др., 2011). Подобные перемещения известны для сеголеток бесхвостых амфибий (Ferguson et al.,

1968). Тем не менее обобщенные данные по реакции сеголеток серой жабы на запах родного водоема свидетельствуют, что ситуация напоминает поведение двух других представителей сухопутных видов (травяной лягушки и зеленой жабы). А именно, сеголетки серой жабы, отловленные в 0.5–2 м от воды, склонны проявлять предпочтение запаха родного пруда, в то время как в остальных зонах они индифферентны к тому же стимулу (рис. 4). Это похоже на наличие «буферной» зоны в 0.5–2 м от водоема, однако по скоплению животных она выделяется далеко не так явно, как у зеленой жабы или травяной лягушки.

Таким образом, мы видим, что в отличие от представителя полуводных видов (прудовая лягушка, сеголетки которой после метаморфоза более месяца держатся в непосредственной близости от водоема и предпочитают его запах), представители сухопутных видов (травяная лягушка, зеленая и серая жабы) после выхода на сушу проявляют более сложное поведение. Они также некоторое время держатся у родного водоема, предпочитая его запах. Однако находиться сеголетки этих видов могут не только в непосредственной близости от воды, но часто на удалении нескольких метров, где, вероятно, существуют оптимальные условия влажности. Поэтому в разные года, с

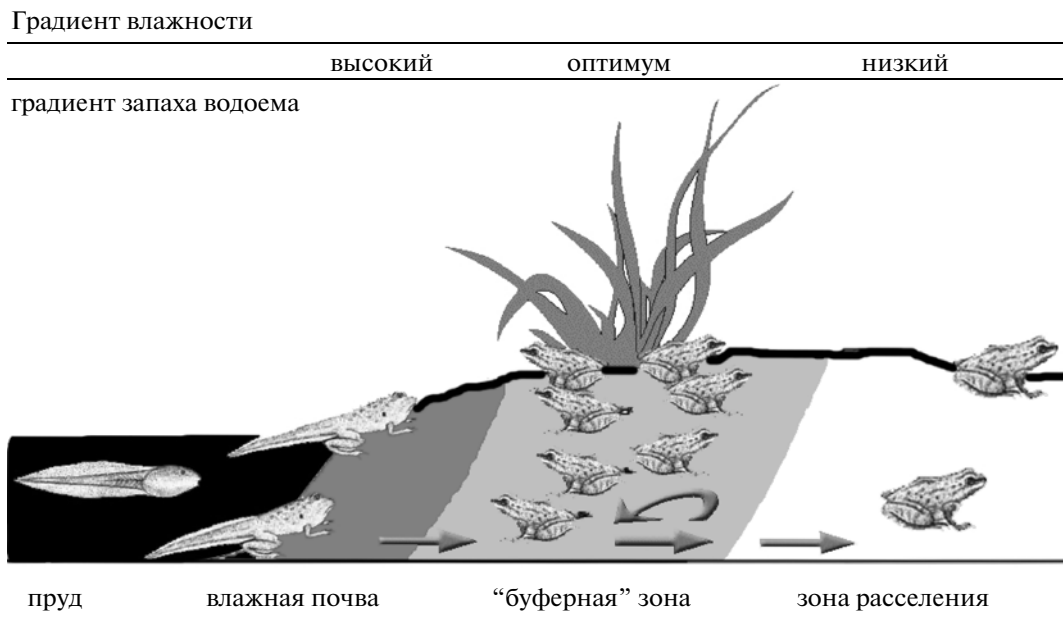


Рис. 5. Схема перемещений сеголеток вблизи родного пруда.

разными погодными условиями эта зона, называемая нами "буферной" зоной, может располагаться на разном расстоянии относительно одного и того же водоема. Нахождение в этой зоне сопряжено с предпочтением запаха родного водоема, вероятно, помогающего животным сориентироваться в пространстве относительно пруда. С началом расселения сеголетки сухопутных видов покидают "буферную" зону и начинают проявлять индифферентность или отвергание запаха родного водоема (рис. 5).

Что еще может быть причиной непостоянства реакции сеголеток серой жабы на запах родного водоема? Данные по травяной лягушке свидетельствуют, что уровень влажности у водоема в разные годы сказывается на характере проявляемой сеголетками реакции. Можно предположить, что при высокой влажности, например после сильного дождя, сеголетки, выходящие на сушу, будут испытывать переобводненность, которая в период завершения метаморфоза, по нашим наблюдениям, для них губительна. Потому в переувлажненных условиях окружающей среды жабыта будут стремиться как можно скорее покинуть водоем и, вероятно, станут отвергать его запах, а при малой влажности будут придерживаться пруда и предпочитать его запах.

Для проверки этой гипотезы мы дали головастикам возможность завершить метаморфоз в террариумах с разными условиями влажности. Оказалось, что те, кто вышел на сушу в условиях повышенной влажности (95–96%), отвергали запах родного водоема. Те, кто завершил метаморфоз в условиях меньшей влажности (89–91%), в

большей степени проявляли предпочтение того же стимула (рис. 6). Таким образом, локальные условия влажности в месте выхода сеголеток на сушу могут изменить характер их реакции на запах родного водоема. Не исключено, что именно по этой причине мы и наблюдаем вариации в характере реакции на запах родного водоема у сеголеток серой жабы, отловленных в разных участках вокруг водоема. Это делает серую жабу самым сложным для изучения хемоориентации видом среди рассмотренных нами представителей сухопутных амфибий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными факторами, определяющими характер хемоориентационного поведения сеголеток сухопутных видов амфибий, являются градиент влажности почвы или воздуха вблизи родного водоема, а также внутренняя программа, регулирующая начало расселения сеголеток. Сочетание этих факторов может различаться в разных водоемах и в сезоны с разными погодными условиями, создавая видимость неопределенности хемоориентационного поведения этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

В сборе материала принимали участие студенты Биологического факультета МГУ: Ю.А. Штыря, В.В. Федорин, П.Н. Флегонтов, Г.О. Кагарлицкий, П.К. Головатенко-Абрамов, Д.О. Кириухин, В.В. Кожевникова, Н.А. Логинова, Е.А. Чудинова, О.В. Щербакова, Е.С. Мехова, В.В. Бори-

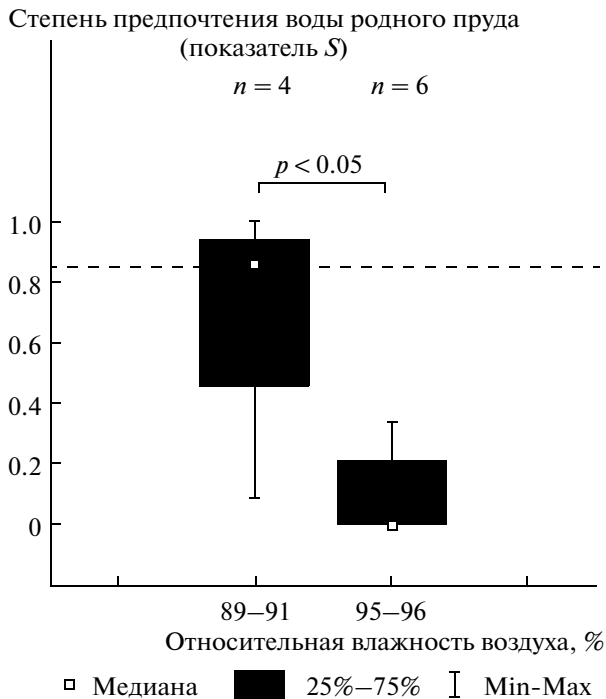


Рис. 6. Реакция на воду родного пруда у сеголеток *B. bufo* при разной влажности воздуха во время выхода на сушу. Приведено сравнение по критерию Манна-Уитни (n – число групп). Пунктир – критическое значение показателя S , выше которого наблюдается статистически значимое предпочтение знакомого стимула.

сов, А.С. Казаков, К.В. Минин, К.А. Архипова, О.В. Нильмаер, Т.А. Скворцов, Ю.А. Третьякова, С.С. Уколова, Ван Юаньван, Го Даньян, М.А. Грубман, Н.С. Карпова, О.И. Малолеткина, О.Б. Мацелла, Е.В. Усова, Е. Дайниченко, К. Маликина, П. Еремин, К. Танаева, О. Минаева, И. Савинкова, Н. Дмитрусенко, Е. Василенко, Е. Синько, К.М. Агаронян, Т.В. Аксенова, С.Н. Калабушев, Монем Соруш, И.С. Поваров, Е.М. Савина. Всем им автор выражает благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаронян К.М., Калабушев С.Н., Савина Е.М., Поваров И.С., Монем С. и др., 2011. Динамика реакции на запах родного водоема у сеголеток серой жабы *Bufo bufo* L. // Флора и фауна западного Подмосковья. Вып. 6. М.: Изд-во Московского Университета. С. 116–125.
- Архипова К.А., Борисов В.В., Ван Юаньван, Го Даньян, Казаков А.С. и др., 2005. Параметры, определяющие тип реакции на запах родного водоема у сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria*) и зеленой жабы (*Bufo viridis*) // Флора и фауна западного Подмосковья. Вып. 3. Издание Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского, под ред. В.М. Гаврилова. М.: Изд-во Московского Университета. С. 131–141.

Бастаков В.А., 1986. Предпочтение сеголетками прудовой лягушки (комплекс *Rana esculenta*) запаха грунта своего водоема // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 12. С. 1864–1868. – 1991. Хемосенсорная ориентация бесхвостых амфибий на местности // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С. 256–263. – 1992. Экспериментальное исследование запоминания запаха водоема в процессе личиночного развития у двух видов *Anura* // Зоол. журн. Т. 71. № 10. С. 123–127.

Грубман М.А., Карпова Н.С., Малолеткина О.И., Мацелла О.Б., Усова Е.В. и др., 2006. Влияние условий содержания на характер реакции сеголеток травяной лягушки *Rana temporaria* на запах родного водоема // Флора и фауна западного Подмосковья. Вып. 4. Издание Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского, под ред. В.М. Гаврилова. М.: Изд-во Московского Университета. С. 65–77.

Дабаян Н.В., Слепцова Л.А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442–462.

Огурцов С.В., 2007. Влияние экспозиции в химических стимулах в ходе личиночного развития на поведение сеголеток трех видов бесхвостых амфибий после метаморфоза // Современная герпетология. Т. 7. Вып. 1/2. С. 88–97.

Понугаева А.Г., 1973. Импринтинг (запечатлевание). Л.: Наука. 104 с.

Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоологического института. Т. 230. 233 с.

Хмелевская Н.В., 1985. О полиморфизме некоторых элементов рисунка травяной лягушки Звенигородской популяции // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюз. совещания. М.: Наука. С. 171–173. – 1989. Пространственная структура популяции травяной лягушки, *Rana temporaria*, и ее временная динамика // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. Материалы совещания по герпетофауне Москвы и Московской области. М.: Наука. С. 124–133.

Blair W.F., 1953. Growth, dispersal and age at sexual maturity of the Mexican toad (*Bufo valliceps* Wiegmann) // Copeia. № 4. P. 208–212.

Blaustein A.R., O'Hara R.K., Olson D.H., 1984. Kin preference behaviour is present after metamorphosis in *Rana cascadae* frogs // Animal Behaviour. V. 32. P. 445–450.

Bovbjerg R.V., Bovbjerg A.M., 1964. Summer emigrations of the frog *Rana pipiens* in Northwestern Iowa // Iowa Academy of Science. V. 71. P. 511–518.

Breden F., 1987. The effect of post-metamorphic dispersal on the population genetic structure of Fowler's toad, *Bufo woodhousei fowleri* // Copeia. P. 386–394.

Ferguson D.E., McKeown J.P., Bosarge O.S., Landreth H.F., 1968. Sun-compass orientation of bullfrogs // Copeia. № 2. P. 230–235.

Grubb J.C., 1973. Olfactory orientation in the breeding Mexican toad, *Bufo valliceps* // Copeia. № 3. P. 490–497.

Hepper P.G., Waldman B., 1992. Embryonic olfactory learning in frogs // Quarterly J. of Experimental Psy-

- chology, sec.B – Comparative and Physiological Psychology. V. 44B. № 3–4. P. 179–197.
- Ogurtsov S.V., 2004. Olfactory orientation in anuran amphibians // Russian J. of Herpetology. V. 11. № 1. P. 35–40. – 2005. Basis of native pond fidelity in anuran amphibians: the case of chemical learning // Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen.Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg. Russ. J. Herpetol. V. 12(Suppl.). P. 198–200.
- Ogurtsov S.V., Bastakov V.A., 2001. Imprinting on native pond odour in the pool frog, *Rana lessonae* Cam. // Chemical Signals in Vertebrates IX. N. Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 433–438.
- Oldham R.S., 1966. Spring movements in the American toad, *Bufo americanus* // Canadian J. of Zoology. V. 44. № 1. P. 63–100.
- Pfennig D.W., 1990. Kin recognition among spadefoot toad tadpoles: a side-effect of habitat selection // Evolution. V. 44. P. 785–798.
- Pough F.H., Andrews R.M., Cagle J.E., Crump M.L., Savitzky A.H. et al., 2001. Herpetology. New Jersey: Prentice Hall. 612 p.
- Reshetnikov A.N., 1996. Hydrotactic and olfactory orientation in juvenile common toads (*Bufo bufo*) during the postmetamorphic period // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. № 1. P. 181–190.
- Shakhparonov V.V., Ogurtsov S.V., 2005. The role of the native pond odour in orientation of the green toad (*Bufo viridis*) young-of-the-year // Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen.Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg. Russ. J. Herpetol. V. 12(Suppl.). P. 209–212.
- Sinsch U., 1997. Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a *Bufo calamita* metapopulation // Oecologia. V. 112. № 1. P. 42–47.
- Sjögren P., 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae* // Ecology. V. 75. P. 1357–1367.
- Waldman B., 1981. Sibling recognition in toad tadpoles: the role of experience // Zeitschrift für Tierpsychologie (J. of Comparative Ethology). V. 56. № 4. P. 341–358. – 1985. Olfactory basis of kin recognition in toad tadpoles // J. of Comparative Physiology, A. V. 156. P. 565–577. – 1991. Kin recognition in amphibians // Kin recognition. Cambridge: Cambridge University Press. P. 162–219.

A PROBLEM OF MULTICOMPLEX INTERACTION IN STUDYING THE CHEMICAL ORIENTATION OF JUVENILES OF TERRESTRIAL AMPHIBIAN SPECIES

S. V. Ogurtsov

Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119992, Russia

e-mail: compclass7@yandex.ru

Both terrestrial (*Rana temporaria*, *Bufo viridis*) and semiaquatic (*R. lessonae*) species memorize pond odors during two sensitive periods – at the beginning and at the end of the larval development. These groups selectively respond to various concentrations of familiar chemical stimuli. For the time being close to the native pond, they prefer its odor, but with settling from the pond, they negatively or indifferently respond to the same stimuli. Terrestrial species, especially *Rana temporaria* and *B. bufo*, show more diverse behavioral reactions to the native pond odor due to the existence of a “buffer” zone near the pond, which is recognized by juveniles according to optimal moisture conditions and the gradient of the pond odor. In this zone, juveniles stay for a short time and prefer the native pond odor. Under excessive moisture at the water edge, amphibians may avoid the familiar odor, and juveniles start moving to the buffer zone. Thus, the main factors regulating the type of chemorientational behavior of terrestrial amphibians’ juveniles are the moisture gradient near the pond and the internal program that regulates the onset of dispersal. The interactions of these factors can vary between ponds and years with different weather conditions imitating the instability of chemorientational behavior of terrestrial amphibians.