

УДК 59.084:574.24

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СМЕРТНОСТЬ И ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ СЕРОЙ ЖАБЫ *BUFO BUFO*

Е.В. Дмитриева

(кафедра биологической эволюции; e-mail: dmitrieva@mail.bio.msu.ru)

В лабораторных условиях было исследовано влияние температуры на смертность и темпы развития серой жабы *Bufo bufo*. Было показано, что скорость эмбриогенеза при температуре +19°C увеличилась почти в 1,4 раза по сравнению с развитием при температуре +15°C. Влияние температуры на результирующую смертность эмбрионов к моменту вылупления сказывается в первую очередь в кладках с пониженной выживаемостью.

Ключевые слова: *Bufo bufo*, онтогенез, смертность, температура.

Температура является одним из наиболее важных факторов, влияющих на рост и развитие амфибий, о чем имеются многочисленные сведения в литературе [1–5]. Так, например, повышение температуры в лабораторных экспериментах до 25°C ускоряло личиночное развитие травяной лягушки по сравнению с развитием при 21°C, а также увеличивало смертность личинок до наступления метаморфоза [1].

Температурная толерантность у разных видов амфибий зависит от общих условий окружающей среды, в которых обычно происходит размножение этих видов [2]. Например, для нормального эмбрионального развития дальневосточной жабы (*Bufo gargari-zans*) характерны более высокие средние температуры воды по сравнению с дальневосточной (*Rana chensinensis*) и сибирской (*Rana amurensis*) лягушками. Для *R. chensinensis* и для *R. amurensis* наиболее благоприятная температура эмбрионального развития колеблется в пределах от 3,4 до 11,6°C, а для *B. gargari-zans* — 8,3–19,6°C [3].

По многочисленным данным, жабы начинают икрометание значительно позже лягушек. В частности, травяная и остромордая лягушки кладут икру раньше других амфибий в еще не прогретую после весеннего таяния воду, причем травяная нерестится первой. Серая жаба начинает икрометание, когда вода в водоемах уже хорошо прогрелась. Икрометание обычно проходит при температуре воды от +6 до +12°C [6], но температура может доходить и до +17°C [7]. В период эмбрионального развития температура может колебаться в очень больших пределах, но считается, что оптимальная температура для развития икринок серой жабы — 15–20°C.

Целью данной работы было выяснение влияния температуры на темпы развития и смертность эмбрионов серой жабы *B. bufo* в пределах температурного оптимума в лабораторных условиях.

Материалы и методы

Икра для экспериментов была получена в лабораторных условиях естественным путем от производителей, отловленных в период массового икрометания в Стерляжем пруду (50 км к западу от Москвы). Пруд расположен на территории Звенигородской биостанции МГУ им. С.Н. Скадовского в Одинцовском р-не Московской обл. Сразу после завершения процесса икрометания полученную икру раскладывали в экспериментальные емкости (стеклянные чашки Петри). Для каждого эксперимента использовались зародыши, являющиеся полными сибсами, что существенно снижало вклад генетической компоненты изменчивости. Для рассадки выбирались качественные участки кладки серой жабы (не смятые, не деформированные), что существенно снижало результирующую смертность поврежденных и неоплодотворенных эмбрионов.

Икра помещалась в чашки Петри по 30 и 120 икринок. Часть чашек была помещена в охлаждаемый термостат (ТСО-1/80 СПУ) и развивалась при температуре +15°C. Другая часть помещалась в комнатные условия и развивалась при температуре +19°C. Было проведено 4 повторности для каждого эксперимента и в каждом использовано по 2 кладки серой жабы. Всего в эксперименте было исследовано 2400 эмбрионов.

Во всех экспериментах через определенные промежутки времени (8–10 ч) подсчитывалось количество мертвых икринок, а также оценивалась стадия развития каждой икринки. Оценка стадий развития проводилась с помощью таблиц нормального развития для серой жабы R. Cambar и J. Girouloux [8]. Для сравнения между собой результатов различных экспериментов по темпам развития был использован показатель “уровень развития” [9].

Результаты экспериментов были обработаны с помощью пакета программ Statistica 6.0 for Windows,

StatSoft Company. Для оценки достоверности различий между экспериментами использовали непараметрический тест по методу U-критерия Манна—Уитни, различия считали достоверными при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

По данным многофакторного дисперсионного анализа, на выживаемость эмбрионов серой жабы оказывают влияние фактор температуры и фактор кладки (табл. 1). Плотность посадки (30 и 120 икринок на чашку) не оказала достоверного влияния на результаты эксперимента (табл. 1). Как видно из табл. 2, смертность в кладке № 1 при температуре 19°C несколько выше, чем при температуре 15°C. При плотности посадки 30 икринок на аквариум смертность различается достоверно ($p = 0,021$), а при плотности посадки 120 икринок на аквариум достоверной разницы не наблюдается ($p = 0,083$) из-за большой дисперсии по смертности в различных повторностях данного эксперимента. В кладке № 2 смертность в целом ниже, чем в кладке № 1, и не наблюдается достоверных отличий по смертности при разной температуре (табл. 2). Смертность между экспериментами с разной плотностью посадки достоверно не различается ни при температуре 15°C, ни при температуре 19°C. Таким образом, температура оказывает некоторое влияние на смертность эмбрионов серой жабы, но это влияние тесно связано с фактором кладки. То есть влияние температуры на результирующую смертность эмбрионов к моменту вылупления сказывается в первую очередь на кладке с пониженной выживаемостью.

Выживаемость эмбрионов является важным показателем развития особей и их физиологического состояния. Соответственно в кладках, где выживаемость особей понижена, повышается чувствительность к различным факторам окружающей среды, в частности к повышению температуры. Постоянно повышенная температура, даже в пределах температурного оптимума, оказывает негативное воздействие на выживаемость таких кладок.

Как показали результаты экспериментов, при разнице температуры в 4°C (15°C и 19°C соответственно) различия в темпах развития являются существенными. При более высокой температуре (19°C) время развития эмбрионов от момента оплодотворения до момента вылупления составляет примерно 95 ч (рисунок), тогда как при температуре 15°C это время увеличивается до 130 ч. Такая картина наблюдается как при плотности эмбрионов 30 икринок на аквариум, так и при плотности 120 в обеих исследованных кладках. Таким образом, скорость эмбриогенеза

Таблица 1

Результаты многофакторного дисперсионного анализа по влиянию различных факторов на выживаемость эмбрионов серой жабы

Факторы	SS	Ст. свободы	MS	F	p
Выживаемость	1523,980	1	1523,980	24,94165	0,000028
Плотность	13,563	1	13,563	0,22198	0,641186
Температура	664,605	1	664,605	10,87701	0,002654
Фактор кладки	576,584	1	576,584	9,43645	0,004699
Ошибка	1710,851	28	61,102		

серой жабы при температуре 19°C увеличилась почти в 1,4 раза по сравнению с развитием при температуре 15°C, и темпы развития не зависят от плотности посадки икры. Увеличение темпов онтогенеза связано с генетически заложенной программой, по которой особям, обитающим в пересыхающих водоемах с высокой температурой, необходимо в короткие сроки закончить метаморфоз для более длительного периода последующего развития до первой зимовки [10]. Ту же картину мы наблюдаем в лаборатории: в стабильных условиях повышение температуры приводит к увеличению темпов онтогенеза серой жабы.

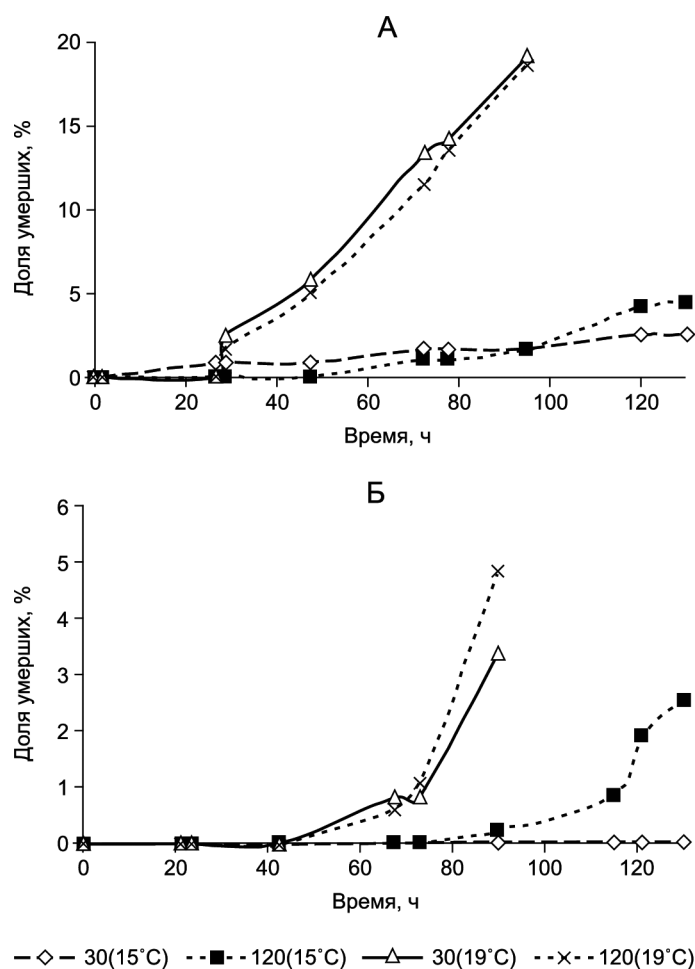
В кладке № 1 смертность в целом выше, чем в кладке № 2 (табл. 2), и гибель отдельных эмбрионов начинается раньше по времени (рисунок, А), т.е. на более ранних стадиях развития. В кладке № 1 гибель эмбрионов возникает на стадии 2₉—2₁₁ (образование нервной трубки) при температуре 15°C и 19°C, а в кладке № 2 на стадиях 2₁₃—3₁ (нервный желоб сформирован, стадия хвостовой почки) [8]. Таким образом, на динамику смертности эмбрионов влияет в первую очередь фактор кладки, а фактор температуры не изменяет эту динамику.

Температурные условия — важнейший экологический фактор, влияющий на интенсивность обменных процессов амфибий. Температура относится к числу постоянно действующих факторов. Основное воздействие температуры на живые организмы выражается в ее влиянии на скорость обменных процессов. Колебания температуры влекут за собой изменения скорости обменных реакций, что в свою очередь приводит к изменению темпов развития. Кроме того,

Таблица 2

Смертность при различной температуре к моменту выклева

Номер кладки	Плотность	N	Температура, °C		U	Z	p
			15	19			
№ 1	30	4 + 4	2,50 ± 0,83	19,17 ± 4,59	0,000	2,309	0,021
	120	4 + 4	4,38 ± 3,03	18,54 ± 8,32	2,000	1,732	0,083
№ 2	30	4 + 4	0,00 ± 0,00	3,33 ± 3,33	6,000	0,577	0,564
	120	4 + 4	2,50 ± 1,32	4,79 ± 1,50	4,500	1,010	0,312



Графики зависимости доли умерших эмбрионов от времени развития при разной температуре и плотности. А — в кладке № 1, Б — в кладке № 2

при повышении температуры может увеличиваться интенсивность потребления кислорода. Известно, что повышенная смертность в кладках амфибий может возникать из-за недостатка кислорода [11]. В кладке с более высокой смертностью повышение температуры может увеличивать чувствительность отдельных стадий развития к недостатку кислорода, что в свою очередь приводит к увеличению смертности на этих стадиях при более высокой температуре (рисунок, а). При дальнейшем развитии в данной кладке это приводит к увеличению результирующей смертности к моменту выклева.

Выводы

Результаты проведенного эксперимента позволяют сделать следующие выводы.

1. Изменение температуры в рамках температурного оптимума влияет на выживаемость и темпы развития эмбрионов серой жабы.
2. Температура оказывает влияние на смертность эмбрионов серой жабы в первую очередь в кладках с пониженной выживаемостью.
3. Увеличение температуры на 4°C (от 15°C до 19°C) приводит к ускорению темпов развития в 1,4 раза.

* * *

Работа выполнена при поддержке гранта Минобрнауки в рамках ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (соглашение № 8818 от 14 ноября 2012 г.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ручин А.Б. Изучение влияния температуры и освещенности на рост и развитие личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 12. С. 1463—1467.
2. Moore J.A. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia // Ecology. 1939. Vol. 20. N 4. P. 459—478.
3. Флякс Л.Н. Влияние pH среды на выживаемость и развитие бесхвостых амфибий Сахалина // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 157. С. 152—165.
4. Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (*Anura*, *Amphibia*) // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 3. С. 279—301.
5. Martof B.S. Growth and development of the green frog, *Rana clamitans*, under natural condition // Amer. Midland Natur. 1956. Vol. 55. N 1. P. 101—117.
6. Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. Фауна европейско-северо-востока России. Амфибии и рептилии. Т. IV. СПб.: Наука, 1996. 130 с.
7. Яковлев В.А. К экологии серой жабы *Bufo bufo* (L.) в Алтайском заповеднике. Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. С. 132—136.
8. Cambar R., Gipouloux J. Table chronologique du development embryonnaire et larvaire du crapaud commun *Bufo bufo* L. // Bull. biol. de la France et de la Belgique. 1956. Vol. 90. P. 198—217.
9. Dmitrieva E.V. The effects of density on mortality and development rate of the *Bufo bufo* eggs and tadpoles // Herpetologia Petropolitana / Eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. St. Petersburg, 2005. P. 130—133.
10. Северцов А.С., Сурова Г.С. Гибель личинок *Rana temporaria* и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 3. С. 393—403.
11. Сурова Г.С., Северцов А.С. Гибель травяной лягушки (*Rana temporaria*) в раннем онтогенезе и вызывающие ее факторы // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 1. С. 61—71.

Поступила в редакцию
15.04.13

**EXPERIMENTAL STUDY OF TEMPERATURE ON MORTALITY
AND DEVELOPMENTAL RATE IN EARLY ONTOGENESIS
OF COMMON TOAD (*BUFO BUFO*)**

E.V. Dmitrieva

The influence of temperature on mortality and developmental rate of common toad *Bufo bufo* was investigated in the laboratory conditions. It was shown that the rate of embryogenesis at +19°C increased almost 1,4 times as compared with the development of a temperature of +15°C. The temperature affects the resulting embryo mortality at the time of hatching primarily in the clutches with low survival.

Key words: *Bufo bufo*, *ontogenesis*, *mortality*, *temperature*.

Сведения об авторе

Дмитриева Елена Владимировна — инженер кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-35-01; e-mail: dmitrieva@mail.bio.msu.ru