

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 596; 574.3
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-1-47-56>

Поступила в редакцию 10.05.2023
Received 10.05.2023

Е. В. Корзун, Е. А. Куликова

Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК ЗЕМНОВОДНЫХ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОГО ВОДОЕМА В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ БЕЛАРУСИ

Аннотация. Изучены динамика численности личинок земноводных и влияние факторов абиотического и биотического происхождения на их смертность в естественных условиях.

Научная новизна исследования заключается в изучении степени взаимодействия личинок земноводных между собой и с беспозвоночными хищниками в природных условиях. В основной части работы дан обзор литературы, описана методика проведения работы и представлены полученные результаты.

Установлено, что в природных условиях степень воздействия хищников на численность личинок земноводных не столь значима, как считалось ранее, и они не способны существенно влиять на регулирование численности головастиков. Абиотические факторы среды, находясь в границах оптимума, не оказывают влияние на смертность личинок, а количество пищи в природных водоемах не является лимитирующим численность фактором. Наиболее интенсивная гибель личинок происходит на ранних стадиях их развития. Несмотря на низкую общую плотность личинок земноводных в естественном водоеме, большинство из них периодически подвергается воздействию метаболитов и испытывает на себе влияние так называемого эффекта группы. Это выражается в угнетении роста и развития особей, в гибели или снижении жизнеспособности наиболее чувствительных особей. Кроме того, велика вероятность их гибели и от других факторов.

Ключевые слова: личинки земноводных, головастики, хищные водные беспозвоночные, эффект группы, метаболиты, взаимодействие хищник–жертва

Для цитирования: Корзун, Е. В. Динамика численности личинок земноводных и определяющие ее факторы в условиях искусственного водоема в центральной части Беларуси / Е. В. Корзун, Е. А. Куликова // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. навук. – 2024. – Т. 69, № 1. – С. 47–56. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-1-47-56>

Jahor V. Korzun, Alena A. Kulikova

*Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Republic of Belarus*

DYNAMICS OF CHANGE IN THE NUMBER OF AMPHIBIAN LARVAE IN POND CONDITIONS AND FACTORS DETERMINING IT IN THE CENTRAL PART OF BELARUS

Abstract. The aim of the work is to study the influence of factors of abiotic and biotic origin on abundance, growth rate and development of amphibian larvae in natural conditions.

The scientific novelty of the work lies in studying the degree of interaction of amphibian larvae with each other and with invertebrate predators, their interaction in natural conditions. The main part of the work contains a literature review, the work methodology and the result description.

In conclusion, it was noted that under natural conditions, the magnitude of impact of predators on the number of amphibian larvae is much lower than it has been previously thought; they are not able to provide a significant function of regulating the number of tadpoles. Abiotic environmental factors, being within the optimum limits, do not affect the mortality of larvae, and food in natural water bodies is not a factor limiting abundance. The most intensive death of larvae occurs in the early larval development stage. Despite a low overall density of larvae in a natural water body, most amphibian larvae are periodically exposed to metabolites and are affected by the “group effect”. This is expressed in the inhibition of growth and development of individuals, the death or decrease in the decline in the viability of the most sensitive individuals, and also increases the likelihood of their death from other factors.

Keywords: amphibian larvae, tadpoles, predatory aquatic invertebrates, group effect, metabolites, predator–prey interaction

For citation: Korzun Ja. V., Kulikova A. A. Dynamics of change in the number of amphibian larvae in pond conditions and factors determining it in the central part of Belarus. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 1, pp. 47–56 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-1-47-56>

Введение. Динамика численности популяции животных отражает их борьбу за существование, определяемую спецификой вида и условиями существования [1]. Изменение численности популяции зависит от соотношения плодовитости к гибели организмов на каждой стадии онтогенеза, а в критические периоды индивидуального развития имеет наибольшее значение [2]. Согласно этому, периоды, связанные с резкой морфологической перестройкой развивающегося организма и сменой экологии, характеризуются повышенной чувствительностью к внешним воздействиям, а следовательно, повышенной смертностью. Для земноводных такими критическими периодами считаются стадии гастрюляции [3] и метаморфоза [4, 5]. Гибель животных в это время может достигать 85–99 % от исходного числа икринок [6–10]. Наибольшая смертность личинок земноводных достигается в период эмбриогенеза и раннего постнатального развития, а в ходе онтогенеза постепенно снижается [11–13]. Кроме того, нами и другими авторами установлено, что на численность личинок амфибий оказывают воздействие биотические факторы (влияние хищников, взаимодействия между личинками) и абиотические условия жизни.

Цель настоящего исследования – изучение динамики численности личинок земноводных, влияния факторов абиотического и биотического происхождения на смертность личинок земноводных в естественных условиях. В результате работы изучены численность личинок земноводных, изменение их плотности в период личиночного развития в естественных условиях, дана оценка степени влияния хищных беспозвоночных на смертность личинок амфибий.

Влияние хищных беспозвоночных на популяцию амфибий на личиночной стадии развития многими авторами долгое время считалось основным фактором регуляции численности популяции в водоемах. Это обосновывалось высокой прожорливостью хищников (личинки и имаго стрекоз, жуков плавунцов, гладышей) в экспериментальных условиях [8, 14]. Однако концентрация хищников в естественных условиях значительно ниже, чем в экспериментальных, и они не способны существенно влиять на численность головастиков по сравнению с их естественной гибелью [15].

К лимитирующим абиотическим факторам относятся температура, pH среды, содержание кислорода и углекислого газа в воде. Икра и личинки земноводных выдерживают очень широкие колебания температуры, оптимум для головастиков бурых лягушек лежит в пределах 21–25 °C [12]. Темпы их развития сильно зависят от температуры воды – в более прогреваемых водоемах выход сеголетков начинается раньше, чем в менее прогреваемых водоемах [7]. Кислотность воды влияет на развитие икры – с возрастанием кислотности увеличивается гибель зародышей [16]. Оптимум кислотности среды для головастиков лежит между 7,1 и 7,7. Ее влияние на выживаемость личинок отмечается при значении pH меньше 6,0 и выше 8,4 [17].

Выявленные географические различия между популяциями указывают на то, что имеется две стратегии роста и развития личинок. Особи из южных популяций (с менее ограниченной длительностью сезона активности) как в природе, так и в условиях опыта не только дольше развиваются до стадии метаморфоза, но и вырастают более крупными, при этом даже уступая в скорости роста. Особи из северных популяций, наоборот, минимизируют длительность предметаморфозного развития, даже в ущерб достигнутому ко времени выхода на сушу размерам [18].

Большое внимание уделяется исследователями вопросу о химической коммуникации личинок через выделяемые в водную среду продукты метаболизма, оказывающие воздействие на рост, состояние, поведение и численность животных. В строго контролируемых условиях эксперимента проявлением так называемого эффекта группы является метаболическая регуляция роста и развития личинок. В зависимости от плотности личинок в среде накапливается различное количество продуктов обмена веществ, представляющих собой биологически активные вещества, которые оказывают неодинаковое воздействие на рост и развитие животных разных стадий развития [19]. В случае повышенной плотности эффект группы проявляется и в естественных условиях обитания, оказывая воздействие на процессы роста, развития и смертности различных видов личинок амфибий [7, 20, 21]. Однако средняя плотность личинок в природных условиях существенно ниже (это подтверждается результатами данной работы и исследованиями других авторов [22, 23]), чем определенная опытным путем плотность, при которой начинается влияние эффекта группы [24].

Материалы и методы исследования. Изучение динамики численности и пространственного распределения личинок земноводных проводили в 2022 г. на территории Копыльского района Минской области в естественных условиях – небольшом постоянном водоеме, который 6 видов амфибий – обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758), краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761), обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), обыкновенная квакша *Hyla arborea* (Linne, 1758), травяная лягушка *Rana temporaria* (Linne, 1758), прудовая лягушка *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) – используют как стацию размножения и развития личинок. Кроме них в водоеме и прибрежной зоне отмечена зеленая жаба *Bufo viridis* (Laurenti, 1768).

Водоем расположен на сельскохозяйственных угодьях, представляет собой прямоугольный искусственный пруд глубиной до 1,0 м. Площадь водоема колебалась в течение года и зависела от количества осадков. Она составляла более 500 м² в апреле и постепенно сократилась до 90 м² в августе. Водоем хорошо прогревается солнцем, имеет богатую водную растительность, которая сильно разрастается в середине лета. В водоеме складывается благоприятный температурный и кислотный режим (значения не выходили за рамки оптимумов).

Видовое определение взрослых и личинок амфибий осуществляли при помощи определителей [25–27].

Плотность, пространственное распределение личинок земноводных и хищных беспозвоночных определяли при помощи биоценометра, численность – путем пересчета полученных данных на всю площадь водоема [28]. Учеты проводили с начала июня до середины августа с интервалом 14–16 дней. Температуру и жесткость воды определяли приборами – электронным термометром с точностью до 0,1 °С и портативным рН-метром Hanna Checker.

Результаты и их обсуждение. Икротетание в водоеме началось в первой декаде апреля при температуре воды 8,5–9 °С – появились первые кладки травяной лягушки, а также токующие самцы обыкновенной чесночницы. В середине апреля при температуре воды 14–15 °С обнаружены икра обыкновенного тритона, кладки чесночницы. В водоеме начали встречаться взрослые особи обыкновенной квакши, краснобрюхой жерлянки, прудовой лягушки. В начале мая при температуре воды 15–16 °С завершилось эмбриональное развитие травяной лягушки – головастики вышли из икряных оболочек и перешли к свободноплавающей стадии развития личинок.

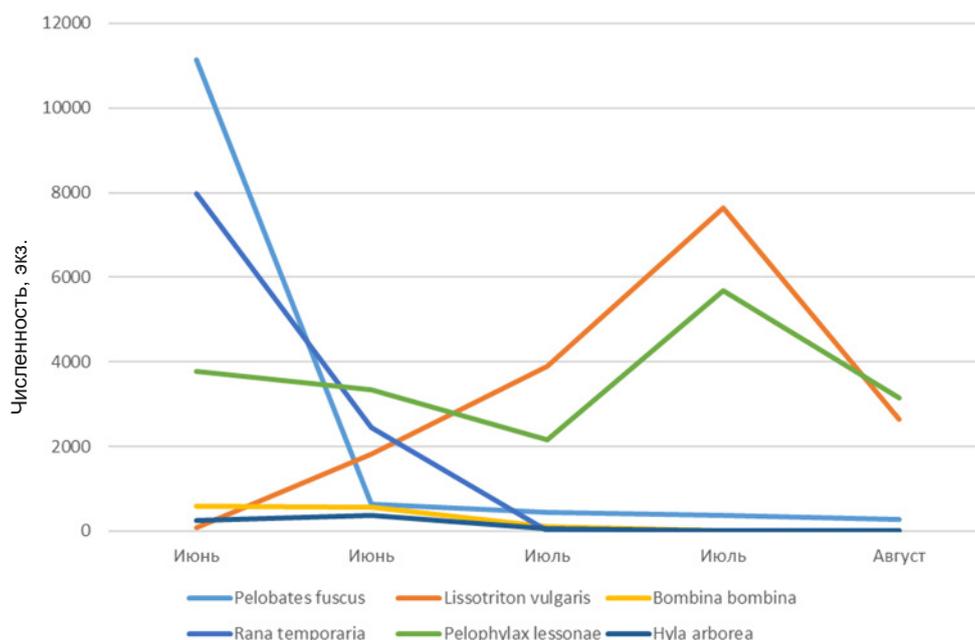


Рис. 1. Изменение численности различных видов земноводных в период их личиночного развития в естественных условиях

Fig. 1. Change in the number of different species of amphibians during larval development in natural conditions

В середине мая начался период икротетания у краснобрюхой жерлянки, обыкновенной квакши, прудовой лягушки. Первые головастики и личинки обыкновенного тритона появились в начале июня. Во второй половине июня начался метаморфоз у головастика травяной лягушки, в июле головастики краснобрюхой жерлянки, обыкновенной квакши и травяной лягушки закончили метаморфоз и в водоеме не встречались. В середине июля начался метаморфоз у чесночницы и прудовой лягушки. Личинки обыкновенного тритона встречались в водоеме до середины сентября, однако их численность в это время была низкой.

Результаты учета численности личинок земноводных приведены на рис. 1. Наиболее интенсивные изменения численности и высокие показатели гибели личинок наблюдались на ранних стадиях их развития, в дальнейшем показатель смертности снизился.

Для видов с коротким периодом икротетания (обыкновенная чесночница, травяная лягушка) общая начальная численность высока и интенсивно снижается в начале личиночного развития из-за высокой смертности головастика. Изменение численности и плотности видов с длительным порционным икротетанием (обыкновенный тритон, краснобрюхая жерлянка, квакша, прудовая лягушка) происходит не так резко и носит плавный характер за счет постепенного появления новых личинок из отложенной икры (табл. 1, 2, рис. 2, 3). Сильное влияние на плотность оказывает изменение физических размеров водоема – под влиянием погодных условий его площадь интенсивно сократилась с 446 до 89 м².

Интенсивность смертности в генерации головастика травяной лягушки и обыкновенной чесночницы определяется начальной плотностью животных и только потом их возрастом и стадией развития. Зависимость смертности головастика от плотности подразумевает наличие факторов, действие которых снижается по мере уменьшения плотности земноводных. Такими факторами могут быть как биотические, так и абиотические условия жизни головастика, а также прямое внутри- и межвидовое взаимодействие между особями личинок.

Оптимальная кислотность среды для головастика лежит между 7,1 и 7,7, и ее значение начинает сказываться на выживаемости личинок при pH больше 8,4 и меньше 6,0 [17].

В процессе исследований значение кислотности воды в водоеме плавно снижалось с 8,2 до 7,2. Самые значительные колебания температуры воды отмечались в весенние месяцы под влиянием погодных условий (рис. 4).

Т а б л и ц а 1. Плотность (экз/л) земноводных в водоеме в период их личиночного развития

Table 1. Density (ind/l) of amphibian larvae in the reservoir during the development period

Номер/ месяц учета	Площадь водоема, м ²	Плотность, экз/л					
		<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Lissotriton vulgaris</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Pelophylax lessonae</i>	<i>Hyla arborea</i>
1/июнь 2022 г.	446	0,07	0,0004	0,004	0,05	0,024	0,001
2/июнь 2022 г.	350	0,004	0,013	0,004	0,017	0,023	0,002
3/июль 2022 г.	220	0,007	0,062	0,002	0	0,035	0,001
4/июль 2022 г.	188	0,007	0,144	0	0	0,108	0
5/август 2022 г.	89	0,022	0,215	0	0	0,257	0

Т а б л и ц а 2. Плотность (экз/м²) земноводных в водоеме в период их личиночного развития

Table 2. Density (ind/m²) of amphibian larvae in the reservoir during the development period

Номер/ месяц учета	Площадь водоема, м ²	Плотность, экз/м ²					
		<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Lissotriton vulgaris</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Pelophylax lessonae</i>	<i>Hyla arborea</i>
1/июнь 2022 г.	446	25,384	0,15	1,31	18,15	8,62	0,54
2/июнь 2022 г.	350	1,83	5,29	1,63	7,12	9,71	1,06
3/июль 2022 г.	220	2,0	18,0	0,46	0	10	0,31
4/июль 2022 г.	188	2,05	40,68	0	0	30,26	0
5/август 2022 г.	89	3,08	30,15	0	0	36,0	0

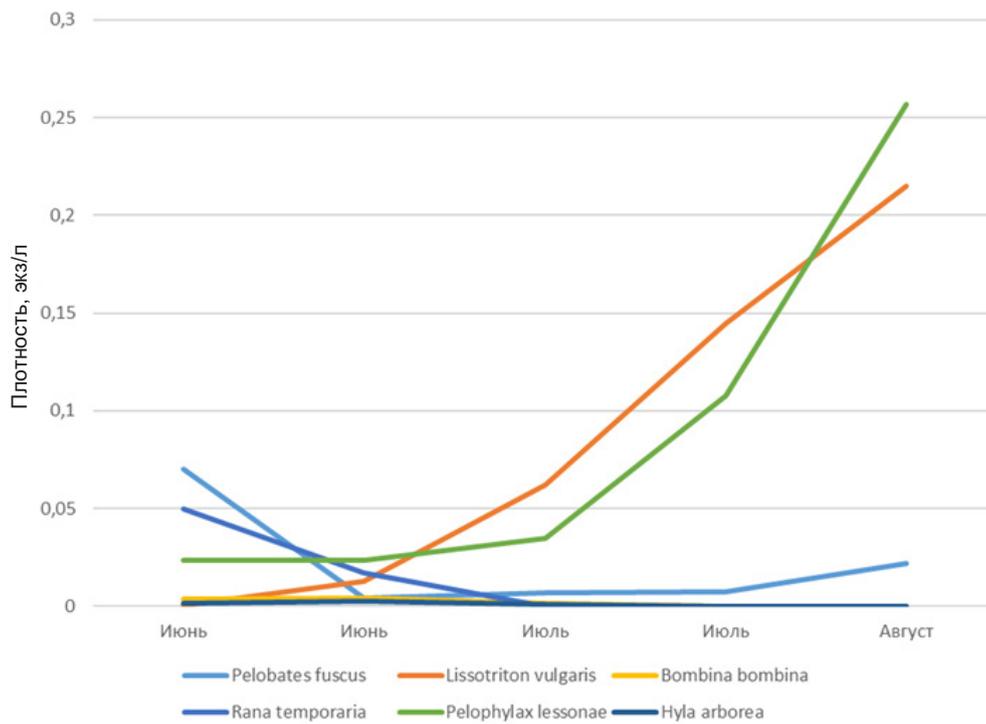


Рис. 2. Изменение плотности (экз/л) различных видов земноводных в период их личиночного развития в естественных условиях

Fig. 2. Change in the density (ind/l) of different species of amphibians during larval development in natural conditions

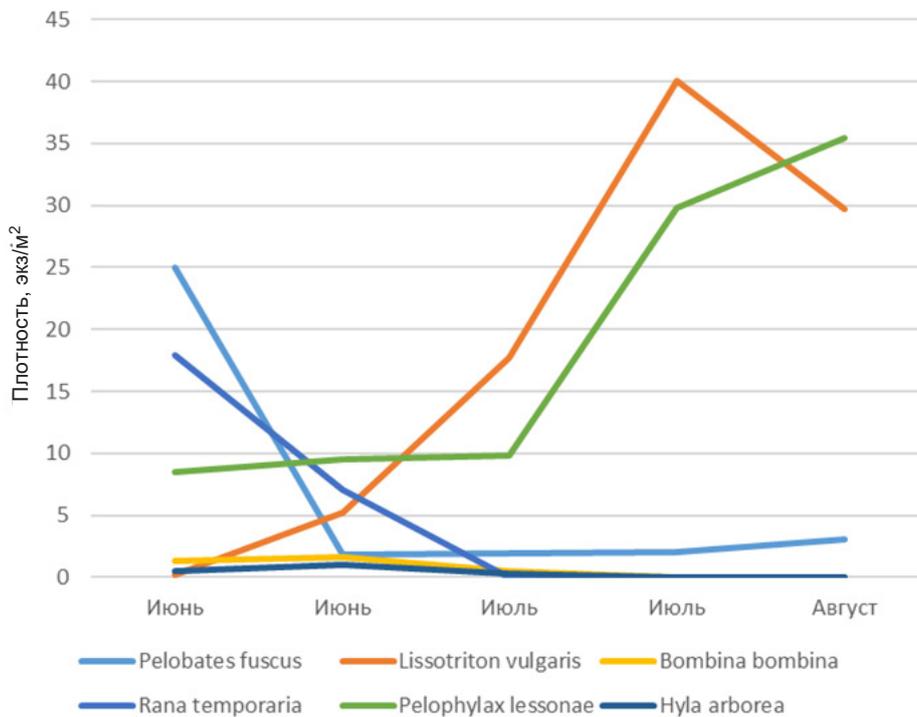


Рис. 3. Изменение плотности (экз/м²) различных видов земноводных в период их личиночного развития в естественных условиях

Fig. 3. Change in the density (ind/m²) of different amphibian species during the larval development period in natural conditions

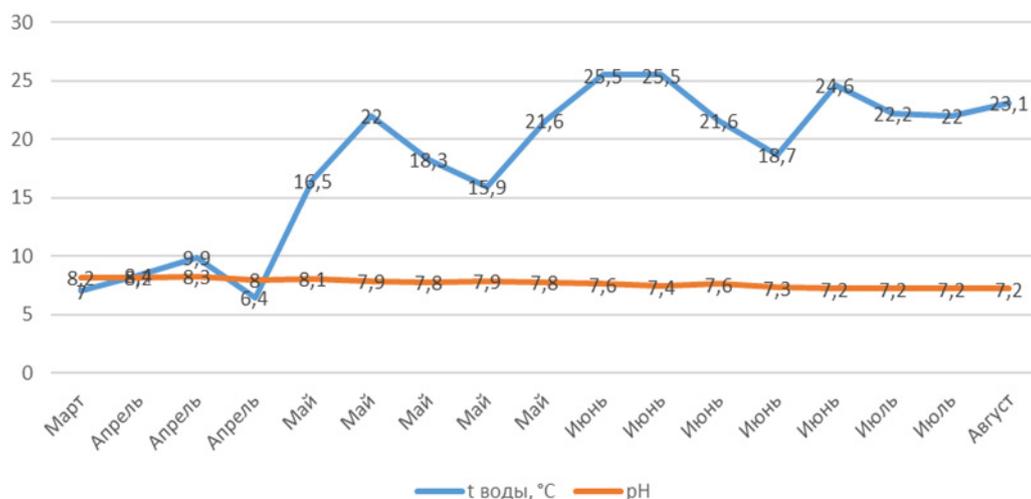


Рис. 4. Параметры абиотических факторов среды (температура и pH воды) с марта по август
Fig. 4. Parameters of abiotic environmental factors (water temperature and pH) from March to August

Икра и головастики травяной лягушки выдерживают очень широкие колебания температуры – от $-1,1$ до $33-35$ °C [4, 12]. Колебания температуры в пределах 15 °C не оказывают существенного влияния на развитие эмбрионов [29], а температурный оптимум для головастиков составляет $21-25$ °C [12]. В процессе наблюдений колебания температуры не выходили за пределы нормы. Таким образом, значения изученных абиотических факторов в течение всего периода личиночного развития не выходят за пределы нормы и не могут вызывать повышенную смертность личинок земноводных.

Влияние биотических факторов заключается в уничтожении хищниками и обеспеченностью пищей [7]. Личинки земноводных всеядны, но основным источником их питания являются водоросли [30, 31]. Головастики питаются в любое время суток, по мере переваривания пищи, а в природных водоемах нет недостатка пищи. Таким образом, пища не может лимитировать численность генерации [7].

Долгое время считалось, что влияние хищников на регуляцию численности личинок земноводных довольно значимо, однако эксперименты в искусственных условиях и наблюдения в естественных условиях опровергли это предположение [7, 15, 32].

Из хищных беспозвоночных в водоеме встречаются имаго и личинки жука плавунца окаймленного *Dytiscus marginalis* (Linnaeus, 1758), личинки стрекоз, имаго и личинки клопов гладышей *Notonecta glauca* (Linnaeus, 1758). Эти хищники используют в пищу не только головастиков, но и других беспозвоночных – личинок комаров, мелких низших ракообразных, моллюсков и т. д.

Экспериментальные работы в искусственных и естественных условиях показали, что основными хищными беспозвоночными, использующими головастиков в пищу, являются имаго и личинки жука-плавунца [7, 15, 32]. В табл. 3 представлены соотношения числа особей личинок земноводных на одного хищника в изученном водоеме. Количество головастиков на одного имаго и одну личинку плавунца в водоеме довольно сильно колеблется, но все равно остается высоким.

Т а б л и ц а 3. Соотношение имаго и личинок плавунца с личинками земноводных

T a b l e 3. Ratio of adults and larvae of the swimmer with larvae of amphibians

Показатель	1/июнь 2022 г.	2/июнь 2022 г.	3/июль 2022 г.	4/июль 2022 г.	5/август 2022 г.
Число личинок земноводных на 1 плавунца	58,7	23,1	6,45	61	2,9
Число личинок земноводных на 1 личинку плавунца	8,3	5,1	18,2	213,5	–

При наличии в водоемах большого объема воды и разнородности мест обитания могут меняться как способы охоты хищников, так и тактика избегания хищника жертвами. Кроме того, головастики не единственный источник пищи хищных беспозвоночных.

Установлено, что в естественных условиях плотность хищников и личинок земноводных существенно ниже, чем в описанных выше экспериментах по изучению влияния беспозвоночных хищников на численность головастика земноводных (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Количественные показатели имаго, личинок плавунца и личинок земноводных в естественных условиях

Table 4. Quantitative indicators of adults, swimmer larvae and amphibian larvae in natural conditions

Номер/месяц учета	Площадь водоема, м ²	Плотность, экз/л		Плотность, экз/м ²	
		Личинки земноводных	Хищники	Личинки земноводных	Хищники
1/июнь 2022 г.	446	0,15	0,02	54,15	7,46
2/июнь 2022 г.	350	0,06	0,013	26,63	6,34
3/июль 2022 г.	220	0,11	0,02	30,76	6,46
4/июль 2022 г.	188	0,26	0,005	72,99	1,54
5/август 2022 г.	89	0,49	0,17	69,232	23,69

Из полученных результатов учета численности, изменения кислотности и температурного режима водоема следует, что каждый из изученных факторов, таких как температура и кислотность среды, доступность и обеспеченность пищей, влияние хищников, сам по себе не обуславливает массовую гибель личинок земноводных в естественных условиях. Роль хищников в регуляции численности может по-прежнему быть неоднозначной, однако в водоеме, где они отсутствовали, численность генерации головастика травяной лягушки убывала [7]. Это подразумевает наличие какого-то зависящего от плотности популяции фактора, имеющего сильное влияние на жизнеспособность животных. Таким фактором является взаимодействие головастика через выделяемые ими в воду экзометаболиты, которые регулируют рост, развитие и жизнеспособность личинок земноводных. Чем выше общая или локальная плотность, тем медленнее растут и развиваются животные и тем больше вероятность их гибели во время личиночного развития.

Личинки амфибий свободно перемещаются по всей акватории водоема и могут образовывать массовые скопления с повышенной (по сравнению с общей) плотностью – на прогреваемых участках, в местах скопления пищи и рядом с укрытиями. Кроме того, они по-разному распределяются в пространстве и на глубине. Головастики чесночницы и квакши проводят больше времени в пелагиале и предпочитают более глубоководные участки водоема. Личинки обыкновенного тритона, краснобрюхой жерлянки держатся в основном в придонном слое воды и предпочитают более мелководные, с богатой водной растительностью участки водоема. Головастики травяной и прудовой лягушек встречаются как в мелководной, так и в глубоководной зоне водоема.

Скопления головастика травяной, прудовой лягушек образовывались в прибрежной части водоема, на глубине до 20 см. Головастики располагались плотным слоем на расстоянии 1–3 см друг от друга. Учет их скоплений показал, что плотность головастика травяной и прудовой лягушек достигает 20 и 23 экз/л соответственно и существенно превышает их среднюю плотность в водоеме.

Таким образом, несмотря на низкую общую плотность, личинки в течение дня периодически находятся в скоплениях и испытывают на себе воздействие эффекта группы. Однако состав личинок в них не постоянен: особи могут свободно входить и выходить из них, минимизируя влияние метаболитов.

Выводы

1. Наиболее интенсивные изменения численности и высокие показатели гибели личинок земноводных наблюдаются на ранних стадиях личиночного развития, в дальнейшем показатель смертности снижается.

2. Абиотические факторы среды, такие как температура, кислотность воды, находясь в границах оптимума, не являются факторами, определяющими высокую смертность личинок.

3. Воздействие хищников не способно оказывать существенного влияния на численность личинок земноводных. В естественных условиях обитания (большой объем воды в водоеме, наличие другого корма, растительности, малые плотность хищников и соотношение хищник–жертва) влияние хищников на численность смягчается и не способно изменять структуру личиночных популяций амфибий.

4. Общая плотность личинок земноводных в водоеме в процессе развития колебалась в пределах от 0,06 до 0,49 экз/л. Личинки некоторых видов земноводных образовывали локальные скопления, в которых плотность головастиков была существенно выше, чем в остальном водоеме, и достигала 23 экз/л. Головастики в таких скоплениях подвергаются воздействию вырабатываемых ими продуктов метаболизма и испытывают на себе их негативное влияние. Это выражается в угнетении роста и развития особей, снижении жизнеспособности наиболее чувствительных из них, повышении смертности, увеличении вероятности их гибели от других факторов.

В разнообразной обстановке естественного водоема личинки всегда могут выбрать наиболее благоприятные условия, но полностью избежать влияния факторов среды и их последствий им не удается, а главным регулирующим численность фактором являются внутри- и межвидовые взаимодействия личинок земноводных посредством вырабатываемых ими продуктов метаболизма.

Список использованных источников

- Северцов, С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С. А. Северцов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – 316 с.
- Светлов, П. Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез / П. Г. Светлов // Вопросы цитологии и общей физиологии : сб. ст., посвящ. памяти Д. Н. Насонова / редкол.: Ю. И. Полянский (отв. ред.) [и др.]. – М.; Л., 1960. – С. 263–274.
- Нейфах, А. А. Сравнительное радиационное исследование морфогенетической функции ядер в развитии животных / А. А. Нейфах // Журн. общ. биологии. – 1961. – Т. 22, № 1. – С. 42–57.
- Дастюг, Г. Личинки амфибий как биологические реагенты / Г. Дастюг, Ж. Сукиер; под ред. Е. Н. Павловского. – М.: Изд-во иностр. лит., 1949. – 160 с.
- Щупак, Е. Л. К развитию головастиков остромордой лягушки в естественных водоемах / Е. Л. Щупак // Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных / отв. ред. В. Н. Большаков. – Свердловск, 1969. – Вып. 3. – С. 17–19.
- Ищенко, В. Г. Пространственная структура и продуктивность популяции малоазиатской лягушки (*Rana macroscymis*) / В. Г. Ищенко, Ж. Н. Молов // Популяционные механизмы динамики численности животных: тр. Ин-та экол. раст. и жив. УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1979. – С. 61–74.
- Северцов, А. С. Гибель личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) и факторы, ее определяющие / А. С. Северцов, Г. С. Сурова // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, вып. 3. – С. 393–411.
- Calef, G. W. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora* / G. W. Calef // Ecology. – 1973. – Vol. 54, N 4. – P. 741–758. <https://doi.org/10.2307/1935670>
- Licht, L. E. Palatability of *Rana* and *Hyla* eggs / L. E. Licht // Am. Midland Naturalist. – 1969. – Vol. 82, N 1. – P. 296–298. <https://doi.org/10.2307/2423845>
- Cecil, S. G. Survival rate, population density and development of naturally occurring anuran larva (*Rana catesbeiana*) / S. G. Cecil, J. J. Just // Copeia. – 1979. – Vol. 1979, N 3. – P. 447–453. <https://doi.org/10.2307/1443221>
- Банников, А. Г. О колебании численности бесхвостых амфибий / А. Г. Банников // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 61, вып. 1. – С. 131–134.
- Терентьев, П. В. Лягушка / П. В. Терентьев. – М.: Совет. наука, 1950. – 346 с.
- Молов, Ж. К. О биологической продуктивности популяции малоазиатской лягушки / Ж. К. Молов, В. Г. Ищенко // Экология. – 1973. – Вып. 3. – С. 95–97.
- Brockelman, W. Y. An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles / W. Y. Brockelman // Ecology. – 1969. – Vol. 50, N 4. – P. 632–644. <https://doi.org/10.2307/1936252>
- Сурова, Г. С. Действие хищников на личинок бурых лягушек в условиях эксперимента / Г. С. Сурова, А. С. Северцов // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 10. – С. 1509–1518.
- Сурова, Г. С. Влияние кислой среды на жизнеспособность икры травяной лягушки (*Rana temporaria*) / Г. С. Сурова // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 5. – С. 608–616.
- Costa, H. N. Avoidance of anoxic water by tadpoles of *Rana temporaria* / H. N. Costa // Hydrobiologia. – 1967. – Vol. 30, N 3–4. – P. 374–384. <https://doi.org/10.1007/bf00964023>
- Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек / С. М. Ляпков [и др.] // Совр. герпетология. – 2009. – Т. 9, № 3/4. – С. 103–121.

19. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология / С. С. Шварц [и др.]. – М.: Наука, 1976. – 152 с.
20. Пикулик, М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок амфибий в природе / М. М. Пикулик // Вопросы герпетологии : автореф. докл.: четвертая всесоюз. герпетол. конф., Ленинград, 1–3 февр. 1977 г. / Акад. наук СССР, Зоол. ин-т; отв. ред. И. С. Даревский. – Л., 1977. – С. 169–170.
21. Астрадамов, В. И. К экологии и поведению бесхвостых амфибий / В. И. Астрадамов, Г. И. Алышева // Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР: межвуз. сб. науч. тр. / Мордов. гос. ун-т им. Н. П. Огарева; редкол.: Душин А. И. (отв. ред.) [и др.]. – Саранск, 1979. – С. 64–76.
22. Ищенко, В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) / В. Г. Ищенко, Е. Л. Шупак // Популяционные механизмы динамики численности животных: сб. ст. / отв. ред. Л. Н. Добринский, Л. М. Сюзюмова. – Свердловск, 1979. – С. 49–60. – (Тр. Ин-а экологии растений и животных / Акад. наук СССР, Урал. филиал; вып. 126).
23. Ищенко, В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и ее возможные экологические последствия / В. Г. Ищенко // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий: сб. ст. / АН СССР, Урал. науч. центр; отв. ред. Л. Н. Добринский. – Свердловск, 1982. – С. 23–49.
24. Шварц, С. С. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия / С. С. Шварц, О. А. Пястолова // Экология. – 1970. – № 1. – С. 77–82.
25. Пикулик, М. М. Земноводные Белоруссии / М. М. Пикулик. – Минск: Наука и техника, 1985. – 189 с.
26. Земноводные Беларуси: распространение, экология и охрана / С. М. Дробенков [и др.]. – Минск: Белорус. наука, 2006. – 215 с.
27. Кузьмин, С. Л. Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – Изд. 2-е, перераб. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 369 с.
28. Хейер, В. Р. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Р. В. Мак Дайермид [и др.]; под ред. С. Л. Кузьмина. – М.: Изд-во КМК, 2003. – 380 с.
29. Bachmann, K. Temperature adaptation of *Amphibia* embryos / K. Bachmann // Am. Nat. – 1969. – Vol. 103, N 930. – P. 115–130.
30. Кузьмин, С. Л. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты / С. Л. Кузьмин. – М.: Наука, 1992. – 168 с.
31. Корзиков, В. А. Трофология пяти видов личинок бесхвостых амфибий из разных местообитаний северо-запада Верхнего Поочья / В. А. Корзиков, А. М. Глущенко, А. Б. Ручин // Совр. герпетология. – 2014. – Т. 14, № 3–4. – С. 119–125.
32. Сурова, Г. С. Действие хищников на личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в естественных условиях / Г. С. Сурова // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, вып. 10. – С. 86–97.

References

- Severtsov S. A. *Population dynamics and adaptive evolution of animals*. Moscow, Leningrad, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1941. 316 p. (in Russian).
- Svetlov P. G. The theory of critical periods of development and its significance for understanding the principles of the action of the environment on ontogenesis. *Voprosy tsitologii i obshchei fiziologii: sbornik statei, posvyashchennyi pamyati D. N. Nasonova* [Questions of cytology and general physiology: a collection of articles dedicated to the memory of D. N. Nasonov]. Moscow, Leningrad, 1966, pp. 263–274 (in Russian).
- Neyfakh A. A. Comparative radiation study of the morphogenetic function of nuclei in the development of animals. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of general biology], 1961, vol. 22, no. 1, pp. 42–57 (in Russian).
- Dastugue G., Souquière J. *Les larves de batraciens, réactif biologique*. Paris, Maloine, 1942. 167 p.
- Shchupak E. L. *Development of moor frog tadpoles in natural reservoirs*. Sverdlovsk, 1969, vol. 3, pp. 17–19 (in Russian).
- Ishchenko V. G., Molov Zh. N. Spatial structure and productivity of the Asia Minor frog (*Rana macrocnemis*) population. *Materialy otchetnoi sessii Laboratorii populyatsionnoi ehkologii pozvonochnykh zhivotnykh. Vypusk 3* [Materials of the reporting session of the Laboratory of population ecology of vertebrate animals. Issue 3]. Sverdlovsk, 1979, pp. 61–74 (in Russian).
- Severtsov A. S., Surova G. S. The death of larvae of the common frog (*Rana temporaria*) and the factors that determine it. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 1979, vol. 58, no. 3, pp. 393–411 (in Russian).
- Calef G. W. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*. *Ecology*, 1973, vol. 54, no. 4, pp. 741–758 (in Russian). <https://doi.org/10.2307/1935670>
- Licht L. E. Palatability of *Rana* and *Hyla* eggs. *American Midland Naturalist*, 1969, vol. 82, no. 1, pp. 296–298. <https://doi.org/10.2307/2423845>
- Cecil S. G., Just J. J. Survival rate, population density and development of naturally occurring anuran larva (*Rana catesbeiana*). *Copeia*, 1979, vol. 1979, no. 3, pp. 447–453. <https://doi.org/10.2307/1443221>
- Bannikov A. G. The fluctuations in the number of tailless amphibians. *Doklady Akademii nauk SSSR* [Reports of the USSR Academy of Sciences], 1948, vol. 61, no. 1, pp. 131–134 (in Russian).
- Terent'ev P. V. *The frog*. Moscow, Sovetskaya nauka Publ., 1950. 346 p. (in Russian).

13. Molov Zh. K., Ishchenko V. G. The biological productivity of the Asia Minor frog population. *Ekologiya* [Ecology], 1973, no. 3, pp. 95–97 (in Russian).
14. Brockelman W. Y. An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, 1969, vol. 50, no. 4, pp. 632–644. <https://doi.org/10.2307/1936252>
15. Surova G. S., Severtsov A. S. Effects of predators on brown frogs larvae under experimental conditions. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 1988, vol. 67, no. 10, pp. 1509–1518 (in Russian).
16. Surova G. S. Influence of acidic environment on the viability of eggs of common frog (*Rana temporaria*). *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 2002, vol. 81, no. 5, pp. 608–616 (in Russian).
17. Costa H. H. Avoidance of anoxic water by tadpoles of *Rana temporaria*. *Hydrobiologia*, 1967, vol. 30, no. 3–4, pp. 374–384. <https://doi.org/10.1007/bf00964023>
18. Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Serbinova I. A., Korzun E. V., Novitskii R. V. Formation of directed geographic variability of features of the life cycle of brown frogs. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology], 2009, vol. 9, no. 3/4, pp. 103–121 (in Russian).
19. Shvarts S. S., Pyastolova O. A., Dobrinskaya L. A., Runkova G. G. *Group effect in aquatic animal populations and chemical ecology*. Moscow, Nauka Publ., 1976. 152 p. (in Russian).
20. Pikulik M. M. Experimental study of the growth and development of amphibian larvae in nature. *Voprosy gerpetologii: avtoreferaty dokladov, dolozhennykh ili predstavlenykh na Chetvertuyu Vsesoyuznuyu gerpetologicheskuyu konferentsiyu, Leningrad, 1–3 fevralya 1977 goda* [Herpetology issues: abstracts of reports reported or presented at the Fourth All-Union herpetological conference, Leningrad, February 1–3, 1977]. Leningrad, 1977, p. 169–170. (in Russian).
21. Astradamov V. I., Alysheva G. I. On the ecology and behavior of tailless amphibians. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya v Nechernozemnoi zone RSFSR: mezhvuzovskii sbornik nauchnykh trudov* [Ecological and faunal research in the non-chernozem zone of the RSFSR: interuniversity collection of scientific papers]. Saransk, 1979, pp. 64–76 (in Russian).
22. Ishchenko V. G., Shchupak E. L. Intrapopulation variability in the rate of growth and development of moor frog larvae (*Rana arvalis* Nilss.). *Populyatsionnye mekhanizmy dinamiki chislennosti zhivotnykh: sbornik statei. Vypusk 126* [Population mechanisms of animal population dynamics: collection of articles. Issue 126]. Sverdlovsk, 1979, pp. 49–60 (in Russian).
23. Ishchenko V. G. Chronographic variability of the spatial structure of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) population and its possible ecological consequences. *Dinamika populyatsionnoi struktury mlekopitayushchikh i amfibi: sbornik statei* [Dynamics of the population structure of mammals and amphibians: a collection of articles]. Sverdlovsk, 1982, pp. 23–49 (in Russian).
24. Schwartz S. S., Pyastolova O. A. Regulators of growth and development of amphibian larvae. 1. Specificity of action. *Ekologiya* [Ecology], 1970, no. 1, pp. 77–82 (in Russian).
25. Pikulik M. M. *Amphibians of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1985. 189 p. (in Russian).
26. Drobenkov S. V., Novitskii R. V., Pikulik M. M., Kosova L. V., Ryzhevich K. K. *Amphibians of Belarus: distribution, ecology and conservation*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2006. 215 p. (in Russian).
27. Kuz'min S. L. *Amphibians of the former USSR*. Moscow, Partnership of scientific publications KMK, 2012. 369 p. (in Russian).
28. Mak Daiermid R. V., Kheiek L. E., Kramp M. L., Donnelly M. A. *Measurement and monitoring of biological diversity: standard methods for amphibians*. Moscow, Partnership of scientific publications KMK, 2003. 380 p. (in Russian).
29. Bachmann K. Temperature adaptation of *Amphibia* embryos. *American Naturalist*, 1969, vol. 103, no. 930, pp. 115–130.
30. Kuz'min S. L. *Trophology of tailed amphibians: ecological and evolutionary aspects*. Moscow, Nauka Publ., 1992. 168 p. (in Russian).
31. Korzikov V. A., Glushchenko A. M., Ruchin A. B. Trophology of five species of tailless amphibian larvae from different habitats of the north-west of the Upper Poochye. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology], 2014, vol. 14, no. 3–4, pp. 119–125 (in Russian).
32. Surova G. S. Effect of predators on the larvae of moor frog (*Rana arvalis*) under natural conditions. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 1990, vol. 69, iss. 10, pp. 86–97 (in Russian).

Информация об авторах

Корзун Егор Викторович – ст. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: natrrix109@gmail.com

Куликова Елена Александровна – ст. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Elen.Kulikova@gmail.com

Information about the authors

Jahor V. Korzun – Senior Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: natrrix109@gmail.com

Alena A. Kulikova – Senior Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Elen.Kulikova@gmail.com