

УДК 597.851:591.34

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ В ХОДЕ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ НА ПОВЕДЕНИЕ СЕГОЛОТОК ТРЕХ ВИДОВ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА

С.В. Огурцов

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1*

E-mail: sk-ogurtsov@mtu-net.ru

Поступила в редакцию 10.02.2004 г.

ВВЕДЕНИЕ

Способность бесхвостых амфибий запоминать химические стимулы в ходе эмбрионального и личиночного развития изучается давно, но преимущественно в контексте теории распознавания родственников – особей из одной кладки (Waldman, 1981). Факт сохранения памяти об этих стимулах у сеголоток амфибий после метаморфоза в рамках данной теории теряет адаптивный смысл (Pfennig, 1990). Гипотеза же о том, что запоминание головастиками химических стимулов служит одним из механизмов, регулирующих привязанность сеголоток к родному водоёму, представляется более адекватной. Показано, что характер реакции на знакомые стимулы коррелирует со стратегией расселения сеголоток от родного водоёма. Так, относящиеся к группе сухопутных видов сеголетки серой жабы (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) и травяной лягушки (*Rana temporaria* (Linnaeus, 1758)), покидают водоём вскоре после метаморфоза и при этом отвергают источники его запаха. Сеголетки прудовой лягушки (*Rana lessonae* (Camerano, 1882)) как представители группы полуводных видов, после метаморфоза придерживаются родного водоёма и привлекаются его запахом в течение 1.5 месяцев после выхода на сушу (Бастаков, 1991). Однако наши исследования говорят о том, что до начала расселения от родного водоёма сеголетки как полуводных, так и сухопутных видов могут проявлять одну и ту же реакцию предпочтения на воду родного пруда (Ogurtsov, 2005).

Возможность запоминать искусственные химические стимулы в позднем эмбриональном развитии и формировать к ним после метаморфоза предпочтение показана для *R. temporaria* (Hepper, Waldman, 1992). Предполагается, что подобное запоминание имеет место и в ходе личиночного развития у *R. lessonae* (Бастаков, 1991). Первая задача настоящей работы – исследовать весь период личиночного развития на возможность запоминания искусственных химических стимулов и сохранения памяти о них у сеголоток *R. lessonae*. Вторая – выяснить, могут ли сухопутные и полуводные виды запоминать стимулы на сходных этапах личиночного развития и одинаковую ли реакцию на эти стимулы они проявляют сразу после метаморфоза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Способность амфибий запоминать химические стимулы исследовали на выращенных в лаборатории сеголетках, которых в ходе личиночного развития подвергали экспозиции в искусственном источнике запаха родного водоёма, химическом маркёре. Работу проводили на трёх видах: прудовой лягушке – *Rana lessonae*, травяной лягушке – *R. temporaria* и зелёной жабе – *Bufo viridis viridis* (Laurenti, 1768). Отнесение особей к *R. lessonae* производили по комплексу 5 морфологических индексов (Lada et al., 1995). Икру прудовой и травяной лягушек брали в 2 прудах площадью 150 и 300 м² в 1 км к северо-востоку от д. Каверино Ступинского района Московской области. Икру для выращивания сеголеток зелёной жабы брали в водоёме площадью 20 м², расположенном на юго-западе г. Москвы на территории Дворца творчества детей и юношества. В этом искусственном водоёме, полностью облицованном каменной плиткой, ежегодно нерестится зелёная жаба, обитающая в окрестностях Дворца.

В личиночном развитии выделяли 3 периода, когда в воду добавляли маркёр: период от вылупления до начала активного питания личинок (стадии 27(30) – 34(38), по: Дабагян, Слепцова, 1975), середина личиночного развития до начала дифференцировки почек задних конечностей (стадии 39 – 42(43)), период метаморфоза до начала укорочения хвоста (стадии 42(47) – 52). Первый период выделен на основании работ других исследователей (Pfennig, 1990). Выделение третьего периода связано с тем, что в начале метаморфоза происходит смена порогов чувствительности к химическим стимулам с личиночных на свойственные взрослым особям (Киселёва, 1991). У *R. lessonae*, представителя полуводных видов, изучался каждый из 3-х выделенных периодов. Экспозиция одной из групп охватывала всё личиночное развитие. Экспозицию личинок *B. viridis* и *R. temporaria*, принадлежащих к сухопутным видам, проводили только на стадиях 30 – 34(38). Экспериментальные группы и условия экспозиции приведены в табл. 1.

В качестве химических маркёров использовали морфолин, β -фенилэтанол или их смесь. Морфолин применяли в концентрации: в ходе экспозиции личинок – 10⁻⁷ моль/л, в тестах сеголеток – 10⁻⁷, 10⁻⁸, 10⁻⁹ моль/л. Фенилэтанол применяли в концентрации: в ходе экспозиции личинок – 10⁻⁷ и 10⁻⁸ моль/л, в тестах сеголеток – 10⁻⁴, 10⁻⁶, 10⁻⁷, 10⁻⁸, 10⁻⁹ моль/л. Известно, что головастики *R. temporaria* воспринимают морфолин, по крайней мере, в концентрации 10⁻⁶ моль/л, а β -фенилэтанол – 10⁻⁸ моль/л (Киселёва, 1984).

Головастиков содержали в ёмкостях из пластмассы с плотностью посадки 5 – 8 особ./л при температуре воздуха 20 – 25°C. На стадиях 34 – 52 в воду кроме маркёра добавляли корм (варёные листья крапивы – *Urtica dioica* L.). Добавление химического маркёра, корма и замену воды производили через 1 – 2 дня. После окончания экспозиции головастики и сеголетки не контактировали с маркёром. Сеголеток содержали при 18 – 23°C в террариумах с почвой в качестве грунта. Кормом служил мотыль.

В течение 1 – 1.5 недель после метаморфоза сеголеток тестировали в условиях парного выбора химических стимулов на распознавание маркёров, присутствовавших в воде в ходе личиночного развития. Контролем служили сеголетки, тоже

выращенные в лабораторных условиях, но никогда не контактировавшие с маркёрами (см. табл. 1). Контрольных животных тестировали на те же пары стимулов, что и опытных сеголеток. Интервал между повторными тестами одной и той же группы составлял не менее 1 дня.

Таблица 1

Условия экспозиции групп в химических стимулах, маркёрах

Вид	Группа	Период экспозиции, стадии развития	Маркёр (М – морфолин, ФЭ – фенилэтанол)	Концентрация маркёра при экспозиции, моль/л
<i>Rana lessonae</i>	М-1 А	27(29)–34	М	10^{-7}
	М-1 Б	27(29)–34	М	10^{-7}
	ФЭ-1 А	27(29)–34	ФЭ	10^{-7}
	ФЭ-1 Б	27(29)–34	ФЭ	10^{-8}
	М-2	39–42(43)	М	10^{-7}
	ФЭ-2	39–42(43)	ФЭ	10^{-7}
	М-3	42(43)–52	М	10^{-7}
	ФЭ-3	42(43)–52	ФЭ	10^{-8}
	МФЭ-3	42(43)–52	смесь М и ФЭ	М 10^{-7} , ФЭ 10^{-8}
	ФЭ-1+2+3	27(28)–52	ФЭ	10^{-7}
<i>Bufo viridis</i>	Контроль А	без экспозиции	без маркёра	без маркёра
	Контроль Б	без экспозиции	без маркёра	без маркёра
	М-1 – Bv	30–34	М	10^{-7}
<i>Rana temporaria</i>	ФЭ-1 – Bv	30–34	ФЭ	10^{-8}
	Контроль – Bv	без экспозиции	без маркёра	без маркёра
	М-1 – Rt	30–38	М	10^{-7}
<i>Rana temporaria</i>	ФЭ-1 – Rt	30–38	ФЭ	10^{-8}
	Контроль – Rt	без экспозиции	без маркёра	без маркёра

Сеголеток тестировали в белой пластиковой камере размером 76×12×15 см, разделенной на 5 отсеков вертикальными перегородками высотой 5 мм (рис. 1). Съёмный потолок из прозрачного органического стекла имел вентиляционные отверстия на дальних концах. Тесты ставили в тёмное время суток. Камеру освещали сбоку лампой накаливания 40 Вт с расстояния 40 см от середины одной из длинных стенок камеры. Источники запахов находились в чашках Петри с двух сторон

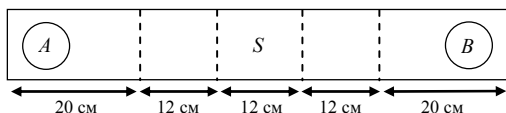


Рис. 1. Схема тест-камеры (вид сверху): А и В – чашки Петри с химическими стимулами; S – место высадки сеголеток в начале теста

равного размера по 3 – 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 количество сеголеток, находящихся в разных отсеках камеры. Объединяя результаты тестирования подгрупп, получали 8 повторных наблюдений за перемещением группы в тест-камере.

в торцах тест-камеры в виде водных растворов по 20 мл. В одном конце камеры предлагали химический стимул, в другом – дехлорированную водопроводную воду. После каждого теста камеру промывали водой.

Каждую опытную группу делили на 2 или 4 подгруппы примерно

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

Продолжительный тест моделирует ситуацию, когда в природе сеголетки свободно перемещаются в пространстве, при этом оставаясь вблизи родного водоёма – источника знакомых химических стимулов. Нахождение в группе можно считать естественным условием, так как в природе сеголетки не изолированы друг от друга. Находясь в группе, сеголетки постоянно перемещались по камере, а не затаивались, что наблюдали в индивидуальных тестах. На примере *R. lessonae* анализ индивидуальных траекторий движения особей в группе с использованием видеосъёмки не выявил каких-либо взаимодействий между особями: они не следуют друг за другом, не передвигаются скоплениями, не проявляют стремления держаться вблизи оформленного скопления сеголеток. Поэтому характер распределения сеголеток в камере мы объясняем только влиянием предлагаемых химических стимулов. Тестирование амфибий в группе использовалось в подобных работах (Grubb, 1973).

Продолжительность теста (40 мин) выбрана как период стабильного распределения сеголеток по противоположным отсекам тест-камеры в ответ на знакомый стимул высокой концентрации (рис. 2, а). После этого периода перемещения сеголеток начинали носить хаотичный характер. При меньшей концентрации стимула период стабильного распределения был более продолжительным. Чтобы показать, что пятиминутный интервал между наблюдениями не обладает предвзятой периодичностью, провели ежеминутные наблюдения за перемещением каждой особи, используя видеосъёмку 2 групповых тестов, в которых предъявляли два одинаковых стимула (дехлорированную водопроводную воду). Были проанализированы траектории движения 11 особей *R. lessonae*. В программе MS Excel 2000 из полученных траекторий движения, каждая из которых состояла из 40 точек (номеров последовательно посещаемых отсеков), сгенерировали периодическую (каждое 5-е значение) и случайную выборки и сравнили их между собой с помощью критерия Вилкоксона для сопряжённых пар. Различий выявлено не было, т.е. выбранный интервал (5 мин) между наблюдениями объективно характеризует пространственные предпочтения особей.

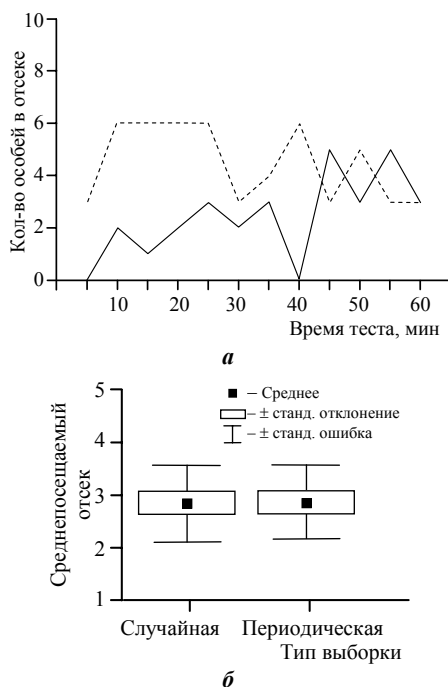


Рис. 2. Временные рамки теста: а – динамика распределения по отсекам 10 сеголеток *R. lessonae* в тесте на знакомый маркер, фенилэтанол высокой концентрации, 10^{-4} моль/л; б – сравнение случайной и периодической выборки из 40 точек индивидуальных траекторий движения 11 сеголеток *R. lessonae* при двух одинаковых стимулах (отсек №3 – центральный в камере)

Поскольку мелкий размер сеголеток и слабая освещённость во время теста не позволяли индивидуально идентифицировать особей, выбор стимула оценивали по различию в распределении группы особей по противоположным отсекам (по крайним парам отсеков). Для анализа временного ряда из повторных наблюдений применяли сравнение опытных данных с моделью случайного процесса (Gotelli, 2000). Нами введён показатель стабильности распределения (S). Вычисляется ряд из повторных наблюдений, представляющий собой разности числа посещений двух противоположных отсеков. Разности ранжируются (включая нулевые разности), и вычисляется сумма рангов отдельно для разностей каждого знака (положительного, отрицательного и нулевого). Доля, которую составляет сумма рангов разностей одного знака от общей суммы рангов, и есть показатель стабильности распределения (S). Он изменяется от 0 до 1. Чем чаще особи находятся в данном отсеке и, чем больше разница в количестве особей, находящихся в данном отсеке, чем в противоположном, тем больше значение S для положительных разностей. Если же S будет иметь высокое значение для отрицательных разностей, это будет свидетельствовать о стремлении животных «избегать» данный отсек. При генерации случайных значений S исходят из того, что каждая сеголетка способна оказаться в любом отсеке камеры за интервал между наблюдениями (согласно анализу видеосъёмки, средняя скорость движения сеголеток составляет 5 переходов из отсека в отсек за 5 мин). 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. Выбирается односторонняя нулевая гипотеза: вычисленный в опыте S для данного отсека не превосходит случайного значения показателя. Определяются границы доверительного интервала на основании вычисления соответствующих процентилей (95% и т.д.). Для 8 повторных наблюдений при размере группы 3 и более особей и числе итераций 225000 критические значения S равны 0.83 ($p = 0.05$), 0.94 ($p = 0.01$) и 1 ($p = 0.001$).

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 (рис. 3, а). При индифферентной реакции распределение сеголеток носит хаотичный характер (рис. 3, б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе тестов было обнаружено, что сеголетки *R. lessonae* по-разному реагируют на разные концентрации знакомого химического стимула. Высокие концентрации маркёра, например 10^{-4} моль/л фенолэтанола, вызывают реакцию отвергания. На концентрации маркёра, близкие или ниже той, в которой осуществляли экспозицию личинок, сеголетки одних групп реагировали тоже отверганием, в других группах проявилось предпочтение (табл. 2).

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

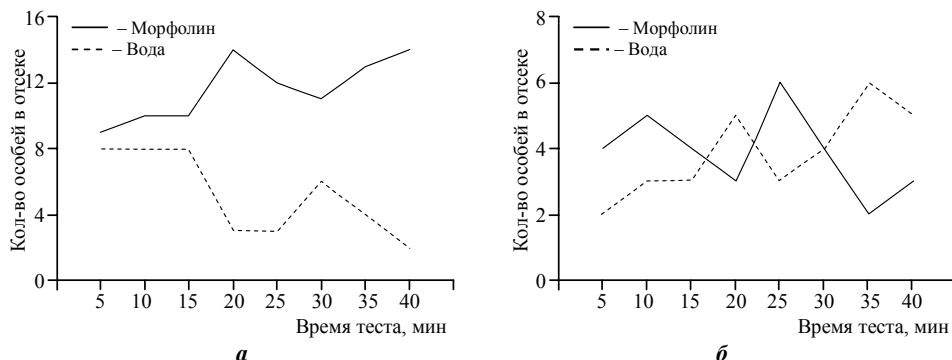


Рис. 3. Типы реакции на химический стимул (морфолин, 10^{-8} моль/л, в сравнении с дехлорированной водопроводной водой) у сеголеток *Bufo viridis*: *а* – реакция предпочтения (для отсека с морфолином: $S = 1, p < 0.01, n = 18$); *б* – индифферентная реакция (для отсека с морфолином: $S = 0.58$, распределение не отличается от случайного, $n = 14$)

Таблица 2

Реакция опытных и контрольных групп *Rana lessonae* на разные концентрации маркёров

Группа	Маркёр (М-р)	[C], моль/л	Распределение сеголеток по крайним парам отсекам		S для отсеков		p	n
			Маркёр	Вода	М-р	Вода		
ФЭ-1 А	ФЭ	10^{-4}	9 (7–11)	21 (18–22)	0	1	< 0.01	40
Та же	ФЭ	10^{-6}	14 (9–20)	12 (4–14)	0.89	0.09	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-7}	16 (8–20)	13 (7–17)	0.85	0.12	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-8}	18 (15–24)	14 (5–17)	0.91	0.06	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-9}	15 (7–20)	11 (10–19)	0.59	0.38	н.р.	40
ФЭ-1+2+3	ФЭ	10^{-4}	8 (4–11)	18 (12–27)	0	1	< 0.01	40
Та же	ФЭ	10^{-6}	13 (10–16)	18 (13–24)	0.09	0.91	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-7}	11 (9–18)	16 (13–19)	0.14	0.86	< 0.05	40
«	ФЭ	10^{-8}	14 (8–18)	16 (13–25)	0.30	0.70	н.р.	40
«	ФЭ	10^{-9}	16 (8–24)	13 (7–19)	0.73	0.27	н.р.	40
Контроль А	ФЭ	10^{-4}	5 (1–7)	2 (1–6)	0.78	0.22	н.р.	15
Та же	ФЭ	10^{-6}	2 (0–6)	4 (2–9)	0.21	0.76	н.р.	13
«	ФЭ	10^{-7}	4 (3–6)	5 (2–7)	0.39	0.55	н.р.	13
«	ФЭ	10^{-8}	4 (2–9)	5 (3–6)	0.42	0.55	н.р.	14
«	ФЭ	10^{-9}	3 (1–6)	3 (0–4)	0.45	0.45	н.р.	7
Контроль Б	М	10^{-7}	14 (8–20)	17 (7–21)	0.35	0.65	н.р.	32
Та же	М	10^{-8}	14 (11–18)	14 (9–19)	0.59	0.38	н.р.	32
«	М	10^{-9}	13 (9–20)	15 (11–22)	0.24	0.76	н.р.	32

Примечание. [C] – концентрация маркёра при тестировании; ФЭ – фенилэтанол; М – морфолин; «вода» – дехлорированная водопроводная вода; S – показатель стабильности распределения; n – число сеголеток в группе; p – достоверность отличия от случайного распределения (по модели); н.р. – недостоверные различия. Приводится медиана распределения с указанием в скобках минимального и максимального числа сеголеток группы, заходивших в отсек.

Различия в характере реакции, по-видимому, не связаны с концентрацией маркёра, а скорее со сроками экспозиции. Группы, проявившие предпочтение мар-

кёру, все проходили экспозицию на стадиях 27(29) – 34, которая продолжалась 5 – 7 дней. Отвергавшие маркёр группы экспозировали либо на стадиях 39 – 42(43), либо 42(43) – 52, либо 27(28) – 52 (см. табл. 2 и 3). Продолжительность экспозиции в этих случаях составляла от 15 до 60 дней. Различия также могут быть связаны с тем, что после 34-й стадии личинки начинают питаться, и находящиеся в окружающей среде некоторые химические вещества, возможно, отрицательно влияют на их пищеварительный тракт. Самая низкая концентрация маркёров (10^{-9} моль/л) у всех групп, кроме одной («М-1 Б»), вызывала индифферентную реакцию, что, видимо, характеризует пороговую чувствительность сеголеток данного вида к используемым химическим веществам (см. табл. 2 и 3). Сеголетки контрольных групп, незнакомые с химическими маркёрами, на все предложенные им концентрации реагировали индифферентно.

Таблица 3

Минимальные концентрации маркёров, вызывающие реакцию, отличную от индифферентной в опытных группах *Rana lessonae*

Период экспозиции, стадии	Группа	[С], моль/л	Распределение по крайним парам отсеков		S для отсеков		p	n
			Маркёр	Вода	Маркёр	Вода		
27(29)–34	М-1 А	10^{-8}	8 (3–9)	3 (2–4)	0.97	0.03	< 0.01	12
27(29)–34	М-1 Б	10^{-9}	15 (12–21)	11 (8–15)	0.85	0.15	< 0.05	32
27(29)–34	ФЭ-1 Б	10^{-8}	5 (4–6)	1 (1–2)	1	0	< 0.01	12
39–42(43)	М-2	10^{-8}	7 (3–10)	10 (9–14)	0.03	0.97	< 0.01	22
39–42(43)	ФЭ-2	10^{-7}	5 (2–6)	7 (3–9)	0.15	0.85	< 0.05	16
42(43)–52	ФЭ-3	10^{-8}	2 (0–3)	4 (2–6)	0.09	0.85	< 0.05	10

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 2.

Одна из групп сеголеток *R. lessonae*, проходившая экспозицию на стадиях 42(43) – 52 в морфолине, на концентрации этого вещества, равные и ниже экспозиционной, реагировала индифферентно. Однако добавление к маркёру знакомого головастиков корма – варёной крапивы (лист варёной крапивы помещали в 200 мл дехлорированной водопроводной воды и выдерживали его там в течение 30 мин, после чего лист удаляли из раствора), вызвало предпочтение такого комплексного стимула. Известно, что сеголетки могут запоминать запах корма, которым они питались в ходе личиночного развития на стадиях 34 – 52 (Бастаков, 1991). Поэтому представляла интерес группа «МФЭ-3», которая содержалась в смеси двух маркёров: морфолина и фенилэтанола. Эта группа относилась индифферентно к отдельным компонентам смеси, но сама смесь вызывала реакцию предпочтения. Контрольная группа к смеси маркёров относилась индифферентно (табл. 4). Сходный результат был получен нами ранее с использованием в качестве маркёров естественных стимулов: прудовой воды в сочетании со знакомым кормом. Только комплексный стимул (наиболее точно отражающий химический состав среды обитания в ходе экспозиции), а не отдельные его компоненты, вызывал реакцию предпочтения у сеголеток *R. lessonae* (Ogurtsov, 2005).

Сеголетки *B. viridis* и *R. temporaria*, прошедшие экспозицию в морфолине на стадиях 30 – 34(38), на его концентрации, равные или ниже экспозиционной, про-

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

явили предпочтение. Высокие концентрации маркёра сеголетки *B. viridis* отвергали (табл. 5). Подобная избирательная реакция (отвергание высоких концентраций маркёра и предпочтение низких) сходна с поведением сеголеток *R. lessonae*, экспонировавшихся в маркёрах на стадиях 27(29) – 34. Контрольные группы *B. viridis* и *R. temporaria* относились к предложенным концентрациям морфолина индифферентно. Другой маркёр, фенилэтанол, сеголетки *B. viridis* и *R. temporaria* отвергали не только в опытных группах, но даже в одной из контрольных групп (см. табл. 5). Возможно, фенилэтанол отрицательно влияет на личинок, и в некоторых случаях на сеголеток этих видов.

Таблица 4

Реакция сеголеток *Rana lessonae* на смесь маркёров

Группа	Маркёры	Распределение сеголеток по отсекам		S для отсека		p	n
		Маркёр	Вода	Маркёр	Вода		
М-3	М, 10 ⁻⁷ моль/л	6 (3–10)	3 (0–6)	0.82	0.12	н.р.	12
Та же	Смесь М и Кр	7 (4–10)	3 (0–5)	0.91	0	< 0.05	13
МФЭ-3	М, 10 ⁻⁷ моль/л	3 (1–3)	2 (1–5)	0.44	0.53	н.р.	7
Та же	ФЭ, 10 ⁻⁸ моль/л	3 (0–6)	3 (1–6)	0.45	0.48	н.р.	7
«	Смесь М и ФЭ	4 (2–6)	1 (0–3)	0.97	0	< 0.01	7
Контроль А	Смесь М и ФЭ	4 (3–8)	4 (2–6)	0.65	0.32	н.р.	11

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 2; Кр – настой крапивы.

Таблица 5

Результаты тестов опытных и контрольных групп *Bufo viridis* и *Rana temporaria*

Группа	Маркёр	[С], моль/л	Распределение по крайним парам отсеков		S для отсеков		P	n
			Маркёр	Вода	Маркёр	Вода		
М-1 – Bv	М	10 ⁻⁷	5 (3–7)	10 (7–10)	0	0.97	< 0.01	14
Та же	М	10 ⁻⁸	12 (9–14)	5 (2–8)	1	0	< 0.01	18
ФЭ-1 – Bv	ФЭ	10 ⁻⁸	3 (2–6)	11 (9–11)	0	1	< 0.01	16
та же	ФЭ	10 ⁻⁹	3 (1–5)	7 (4–8)	0.04	0.96	< 0.01	16
М-1 – Rt	М	10 ⁻⁷	8 (4–9)	3 (2–4)	1	0	< 0.01	15
ФЭ-1 – Rt	ФЭ	10 ⁻⁸	12 (7–14)	19 (15–22)	0	1	< 0.01	35
Контроль – Bv	М	10 ⁻⁷	10 (6–11)	6 (3–11)	0.79	0.21	н.р.	18
	М	10 ⁻⁸	4 (2–6)	4 (2–6)	0.50	0.47	н.р.	14
Та же	ФЭ	10 ⁻⁸	1 (0–2)	6 (2–8)	0	0.97	< 0.01	18
«	ФЭ	10 ⁻⁹	5 (0–8)	3 (1–6)	0.75	0.25	н.р.	18
Контроль – Rt	М	10 ⁻⁷	10 (8–11)	11 (9–12)	0.26	0.74	н.р.	21
Та же	ФЭ	10 ⁻⁸	9 (7–10)	9 (9–12)	0.27	0.63	н.р.	21

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 2.

Согласно другим исследованиям, «чувствительный» период запоминания химических стимулов и формирования к ним предпочтения у бесхвостых амфибий приходится на время с момента откладки икры до начала активного питания личинок (Pfennig, 1990, Herper, Waldman, 1992), т.е. до стадии 34. Сформировавшаяся реакция предпочтения не подвергается модификации в середине личиночного развития, по крайней мере, до момента появления пальцев на задних конечностях головастика (Waldman, 1981). Однако в конце личиночного развития модификация

сформировавшихся ранее предпочтений, по-видимому, возможна (Waldman, 1991). Полученные нами данные согласуются с такой схемой двухэтапного запоминания химических стимулов. До начала расселения от водоёма сеголетки трёх изученных видов (*R. lessonae*, *R. temporaria*, *B. viridis*), отловленные в природе, демонстрируют реакцию предпочтения воде родного пруда (Ogurtsov, 2005). Такая же реакция может наблюдаться у сеголеток этих видов при контакте с химическим стимулом, маркёром, на стадиях 27 – 38 (в начале личиночного развития). Если учитывать комплексность стимула, то у *R. lessonae* предпочтение формируется также к химическим стимулам, присутствующим в окружающей среде на стадиях 42 – 52 (в конце личиночного развития). Возможность образования подобной реакции у *R. lessonae* в середине личиночного развития, на стадиях 39 – 42, подвергается сомнению (Ogurtsov, 2005). По-видимому, механизмы запоминания и последующего распознавания запаха родного водоёма сходны у разных видов бесхвостых амфибий. Вопрос о том, могут ли сухопутные виды, так же как *R. lessonae*, запоминать химические стимулы в период метаморфоза, в настоящее время нами изучается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бастаков В.А.* Хемосенсорная ориентация бесхвостых амфибий на местности // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука, 1991. С. 256 – 263.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А.* Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442 – 462.
- Киселёва Е.И.* Изменение поведенческих реакций головастики *Rana temporaria* на химические стимулы в результате предварительного опыта // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 7. С. 1046 – 1054.
- Киселёва Е.И.* Восприятие головастиками поздних стадий трёх видов бесхвостых амфибий *L-аминокислот* // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука, 1991. С. 277 – 284.
- Gotelli N.J.* Null model analysis of species co-occurrence patterns // Ecology. 2000. Vol. 81, № 9. P. 2606 – 2621.
- Grubb J.C.* Olfactory orientation in *Bufo woodhousei fowleri*, *Pseudacris clarki* and *Pseudacris streckeri* // Animal Behaviour. 1973. Vol. 21. P. 726 – 732.
- Hepper P.G., Waldman B.* Embryonic olfactory learning in frogs // Quarterly Journal of Experimental Psychology, sec. B – Comparative and Physiological Psychology. 1992. Vol. 44B, № 3 – 4. P. 179 – 197.
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E.* Distribution, population system and reproductive behaviour of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the central Chernozem territory of Russia // Rus. J. of Herpetology. 1995. Vol. 2, № 1. P. 46 – 57.
- Ogurtsov S.V.* Basis of native pond fidelity in anuran amphibians: the case of chemical learning // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica / Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Saint-Petersburg, 2005. P. 198 – 200.
- Pfennig D.W.* Kin recognition among spadefoot toad tadpoles: a side-effect of habitat selection // Evolution. 1990. Vol. 44. P. 785 – 798.
- Waldman B.* Sibling recognition in toad tadpoles: the role of experience // Zeitschrift für Tierpsychologie (Journal of Comparative Ethology). 1981. Vol. 56, № 4. P. 341 – 358.
- Waldman B.* Kin recognition in amphibians // Kin recognition. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. P. 162 – 219.

ВЛИЯНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ В ХИМИЧЕСКИХ СТИМУЛАХ

**INFLUENCE OF CHEMICAL EXPOSITION DURING LARVAL DEVELOPMENT
ON POSTMETAMORPHIC BEHAVIOUR OF JUVENILES
OF THREE ANURAN SPECIES**

S.V. Ogurtsov

*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119992, Russia
E-mail: sk-ogurtsov@mtu-net.ru*

We reared larvae of *Rana lessonae*, *R. temporaria* and *Bufo viridis* in water with an artificial source of the native pond odour (markers: morpholine or β -phenylethanol, 10^{-7} – 10^{-8} mol / L), and after metamorphosis tested juveniles in binary choice conditions on the ability to recognize the marker. The preferred type of reaction that natural juveniles demonstrate towards water from the native pond soon after metamorphosis, formed in 3 species on stages 27 – 38, in the beginning of larval development. These juveniles rejected high and preferred low concentrations of the marker. Using a mixture of the markers we showed the possibility of preference formation in *R. lessonae* on stages 42 – 52, at the end of larval development. The juveniles of 3 species that had no contact with the markers showed indifference to the stimuli.

Key words: Anura, juveniles, chemical stimuli, learning.