

УДК 597.851: 591.34

ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ СЕРОЙ ЖАБЫ (*Bufo bufo*) (AMPHIBIA, ANURA) С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

О. В. Ткаченко

Чернігівський державний педагогічний університет ім. Т. Г. Шевченко,
ул. Гетьмана Полуботка, 53, Чернігів, 14013 Україна
E-mail: oksana-tkachenko@mail.ru

Особенности личиночного развития серой жабы (*Bufo bufo*) (Amphibia, Anura) с территории Украины. О. В. Ткаченко. — Изучены морфологические особенности личинок серой жабы с территории Украины — изменение линейных параметров тела и сроки прохождения метаморфоза, строение ротовой присоски, наружных жабр, ротового аппарата. Сравнивали строение ротовой присоски и наружных жабр при их максимальном развитии у личинок серой жабы и бурых лягушек. Установлено, что для личинок серой жабы характерно два пика метаморфоза, размеры тела при этом зависят от плотности особей. Строение присоски и наружных жабр могут служить диагностическими признаками на ранних стадиях развития бесхвостых земноводных. Появление ветвистых наружных жабр и «шва» на брюшке после выхода передних конечностей может иметь диагностическое значение для определения семейства.

Ключевые слова: *Bufo bufo*, личинки, морфометрические параметры, метаморфоз, присоска, внешние жабры, зубная формула.

Peculiarities of common toad's larval development (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) (Amphibia, Anura) on the territory of Ukraine. Tkachenko O. V. — The article focuses on morphological peculiarities of common toad's larvae collected in Ukraine: body linear parameters' changes and terms of metamorphosis, structure of buccal sucker, external gills, mouthparts. Common toad's and brown frog's buccal sucker's, external gills' structures at their maximum development were compared. Common toad's larvae have proved to go through two peaks of metamorphosis while their body size depends on the species' density. Sucker's and external gills' structure function as diagnostic indices at batrachians' early development Stages. Branchy external gills and the "seam" on the abdomen are diagnostically significant after the front extremities' emergence while identifying the family.

Key words: *Bufo bufo*, larvae, morphometrical parameters, metamorphosis, a sucker, external gills, the dental formula.

Введение

Вопрос видовой идентификации личинок буфонид представляет особый интерес, так как морфологические структуры личинок ранних стадий развития изучены плохо и считалось, что определить видовую принадлежность головастика сразу или вскоре после выхода из икринки практически невозможно (Банников и др., 1977). Трудность представляет и диагностика личинок в период перехода к свободно плавающему головастику, когда происходит быстрое исчезновение аппарата прилипания и наружных жабр и начинается дифференциация ротового диска (Gosner, 1960). Существующие определители предлагают таблицы для определения личинок бесхвостых земноводных при максимальном развитии их ротового аппарата (Пашенко, 1955; Банников и др., 1977). Однако зубная формула личинок буфонид одинакова (Кузьмин, 1999), что также может затруднить определение вида.

Целью нашего исследования было изучение морфологических характеристик личинок серой жабы, обитающей на территории Украины, и их изменение в течение водного периода развития. Исследование личиночного развития бурых лягушек с территории Украины, проведенное нами ранее, дает возможность сравнить особенности строения некоторых морфологических структур личинок амфибий из разных семейств.



Рис. 1. Место ежегодного нереста серой жабы.

Fig. 1. Common toad's annual spawning site.

Материал и методы

Материалом для исследований послужили кладки икры, отобранные в природном водоеме 9.04.2008 г. (г. Чернигов, ур. Кордовка). Водоем представляет собой ложбину вдоль р. Десна, каждую весну заливаемую водой (рис. 1).

Икра была отложена на заросли ежевики и прошлогодней сухой травы. Глубина воды на месте нереста около 1 м, температура воздуха 20°C, температура воды у поверхности 15°C. Собранная икра сразу была перенесена в помещение и распределена примерно поровну в 2 пластиковых лотка, общий объем воды в которых составлял 18 л. Инкубацию икры и содержание личинок проводили в этих же лотках при температуре 23–25°C. Плотность личинок изменялась с 76–77 особей на 1 л воды в начале развития до 1 личинки на 1 л воды в конце. Полная замена воды осуществлялась 1 раз в сутки, в качестве корма использовали вареные листья одуванчиков.

Снятие промеров и изучение морфологических характеристик проводили на фиксированных животных, при этом использовалась нумерация стадий развития, предложенная К. Госнером (Gosner, 1960) для американских пелобатид, буфонид, хилид и ранид. Для описания ротового аппарата использовали обозначения, предложенные С. Л. Кузьминым (1999).

Всего описано 1374 личинки *B. bufo*.

Результаты и обсуждение

Продолжительность развития личинок серой жабы с момента массового выхода из оболочек до завершения метаморфоза составила от 44 до 81 сут. В течение всего периода личиночного развития можно выделить два наибольших пика метаморфоза: первый — на 57-е сутки, второй — на 77–81-е сут. резкое уменьшение средней длины хвоста (рис. 2). При этом средняя длина тела сеголеток в первом пике несколько меньше, чем во втором, что может быть связано с повышенной начальной плотностью личинок. Такое явление, когда увеличение плотности ведет к уменьшению размеров тела сеголеток без

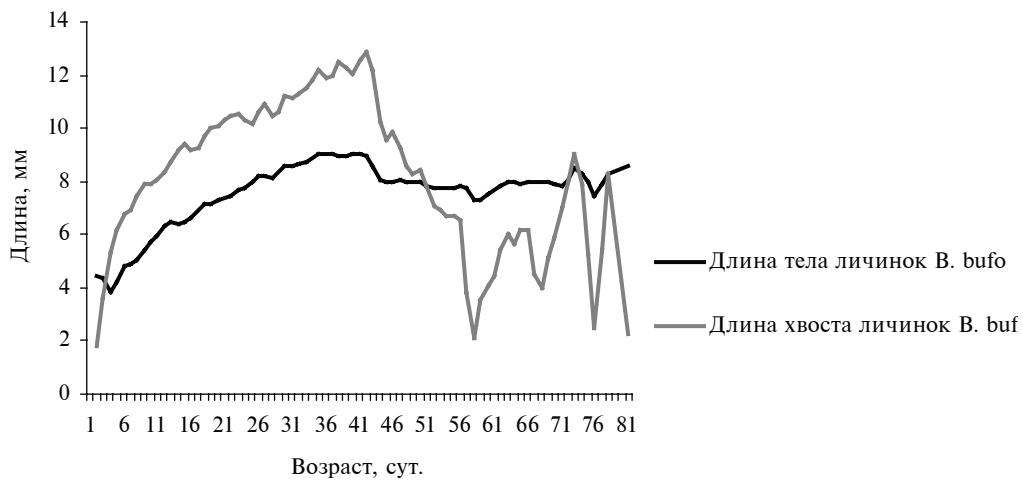
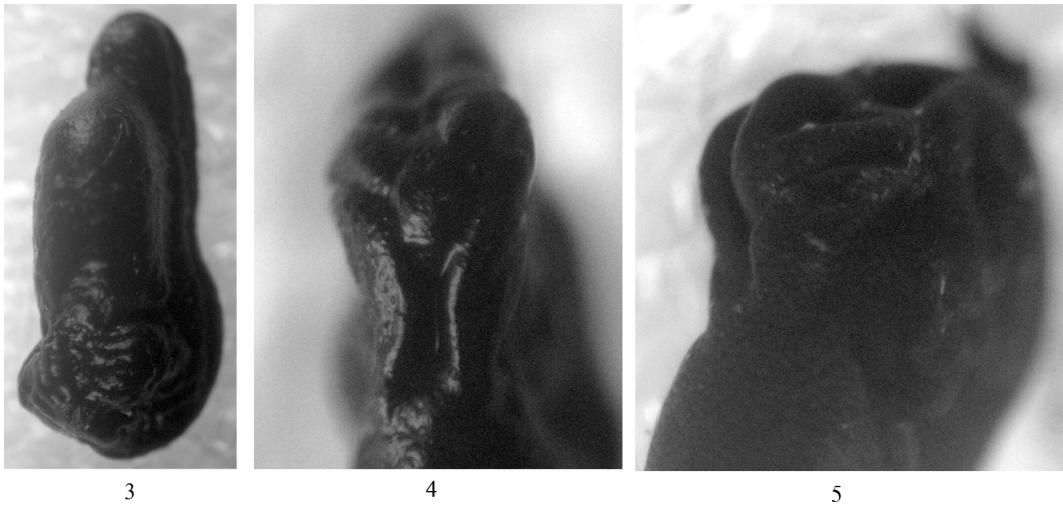
Рис. 2. Изменение средней длины тела и хвоста личинок *B. bufo*.Fig. 2. *B. bufo* larvae's average body and tail length changes.

Рис. 3. Личинка серой жабы на 18 стадии развития.

Fig. 3. Common toad's larva at Stage 18 of development.

Рис. 4. Присоска личинки серой жабы на 18-й стадии развития. Вид снизу.

Fig. 4. Common toad's larva's sucker at Stage 18 of development. View from beneath.

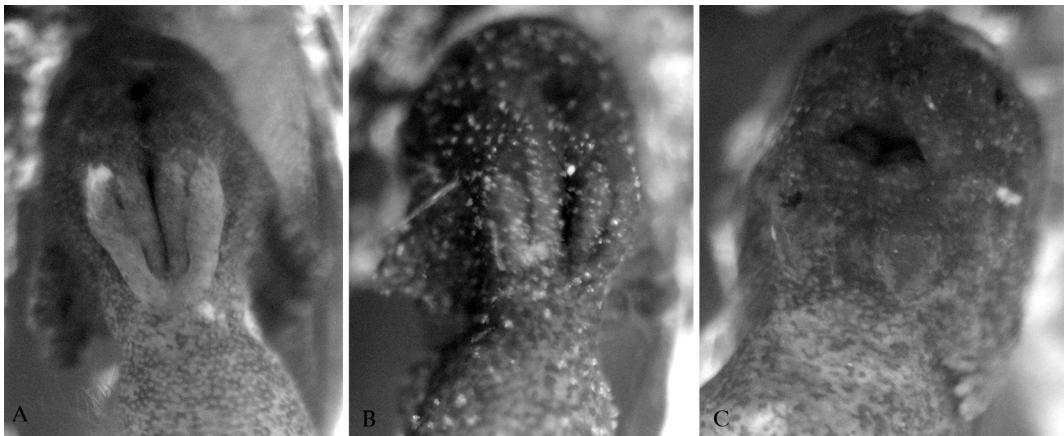
Рис. 5. Присоска личинки серой жабы на 19 стадии развития.

Fig. 5. Common toad's larva's sucker at Stage 19 of development.

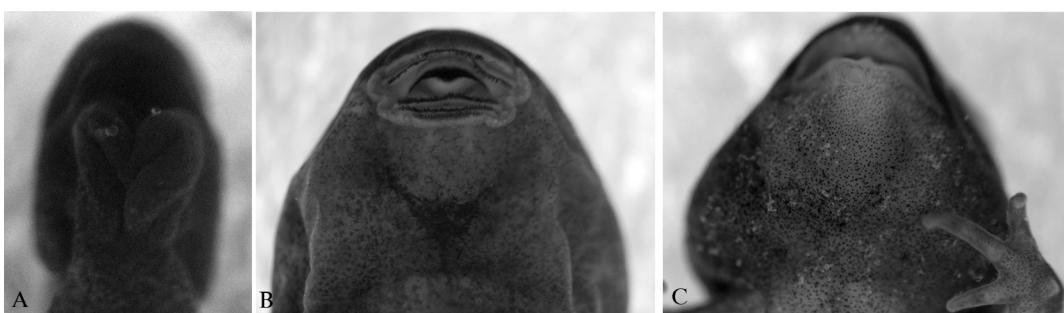
увеличения времени предметаморфического развития, отмечалось ранее у личинок зеленой жабы (Ляпков, 2005).

На 18-й стадии развития (Рис. 3) личинки серой жабы выходят из оболочек. Они имеют высокую присоску, состоящую из внутренней сердцевидной части с углублением, окруженную двумя более низкими валиками, сначала разобщенными (Рис. 4), потом смыкающимися.

Через сутки после массового выхода из оболочек, на 19-й стадии развития личинки имеют максимально развитую присоску. Над ней расположен зачаток рта в виде ромбовидной ямки (Рис. 5).



6



7

Рис. 6. Строение присоски личинок бурых лягушек при ее максимальном развитии (19-я стадия): А — травяная лягушка; В — остромордая лягушка; С — прыткая лягушка.

Fig. 6. Brown frog's larva's sucker's structure at its maximum development (Stage 19): A — common (grass) frog; B — moor frog; C — agile frog.

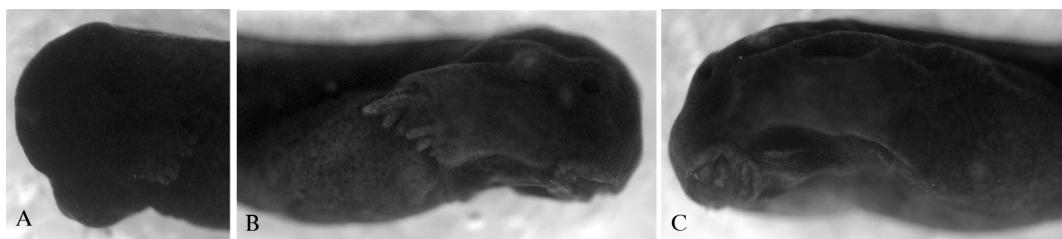
Рис. 7. Редукция присоски личинки серой жабы: А — 20-я стадия; В — 28-я стадия. С — 43-я стадия.

Fig. 7. Common toad's larva's sucker reduction: A — Stage 20; B — Stage 28; C — Stage 43.

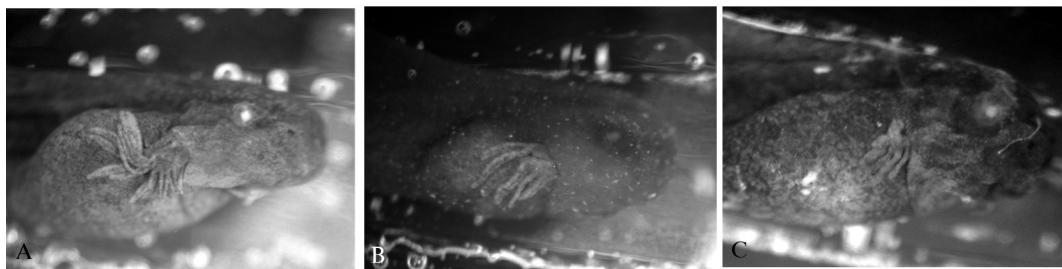
Личинки бурых лягушек имеют максимально развитую присоску также на 19-й стадии развития, которая наступает у них уже на момент массового выхода их оболочек. Хотя форма присоски отличается у каждого вида, ни у одного из них нет такой внутренней выступающей сердцевидной части, как у личинок серой жабы (Рис. 6).

Через 2 сут. после массового выхода, на 20-й стадии, присоска начинает немного уменьшаться в размерах, а ротовое отверстие углубляется и расширяется (рис. 7, А). При переходе к свободно плавающему головастику происходит значительная редукция присоски, и на 8-е сут. со времени массового выхода (28-я стадия) от нее остается только скопление пигментных клеток (рис. 7, В). Эти скопления пигментных клеток, в отличие от личинок бурых лягушек, могут остаться даже после выхода передних конечностей (рис. 7, С). У личинок травяной лягушки остатки присоски полностью исчезают между 29—40 стадиями, у личинок остромордой лягушки — после 28—29 стадий, у личинок прыткой лягушки — после 28-й стадии.

Наружные жабры развиваются на 17—21 стадиях. Они представляют собой два коротких широких основания, от которых отходят небольшие пальцеобразные отростки (рис. 8, А). На 21-я стадии (когда роговица становится прозрачной), в возрасте 4—5 сут., они достигают наибольшего развития (рис. 8, В).



8



9



10

11

Рис. 8. Наружные жабры личинки серой жабы на разных стадиях развития: А — 20-я стадия развития; В — 21-я стадия; С — 25-я стадия.

Fig. 8. Common toad's larva's external gills at various stages of development: A — Stage 20; B — Stage 21; C — Stage 25.

Рис. 9 Строение наружных жабр личинок бурых лягушек при их максимальном развитии (21-я стадия): А — травяная лягушка; В — остромордая лягушка; С — прыткая лягушка.

Fig. 9. Common toad's larva's external gills at its maximum development (Stage 21): A — common (grass) frog; B — moor frog; C — agile frog.

Рис. 10. Ветвистые жабры над передней конечностью. 43-я стадия.

Fig. 10. Branchy gills above the front extremity. Stage 43.

Рис. 11. Начало развития ротового диска. 20-я стадия.

Fig. 11. The beginning of mouth disc's development. Stage 20.

этом же возрасте встречаются личинки, у которых жабры уже полностью скрыты под оперкулярной складкой (стадия 25) (рис. 8, С).

У личинок бурых лягушек, как и в случае с присоской, максимальное развитие наружных жабр наступает на той же стадии, что и у личинок серой жабы, но в более раннем возрасте: у личинок травяной лягушки — на 2–3 сут., у личинок остромордой лягушки — на 2–3 сутки, у личинок прыткой лягушки — на момент массового выхода личинок из оболочек. Основания наружных жабр при их максимальном развитии у личинок бурых лягушек не так сильно прикрыты нарастающей оперкулярной складкой, как у личинок серой жабы (Рис. 9).

Для личинок серой жабы характерно явление, которое не встречалось у личинок бурых лягушек. Через короткое время после выхода передних конечностей, на 43-й стадии, из отверстий над ними вырастают ветвистые жабры (Рис. 10). Такие жабры отсутствуют сразу после выхода передних конечностей (42-я стадия) и постепенно исчезают при дальнейшем прохождении метаморфоза.

Развитие ротового диска личинок начинается на 20-й стадии, в возрасте 2 сут., с формирования верхней и нижней губ и роговых челюстей (Рис. 11).

На 23-й стадии, в возрасте 3 сут., сформированы основания лабиальных зубных рядов, на которых едва заметны зачатки роговых зубчиков. Зубная формула выглядит как $1:1 + 1 / 1 + 1:2$, и на 24–30 стадиях, в возрасте 3–11 сут., она четко выражена (рис. 12, А). Такая же формула встречается и у личинок бурых лягушек на разных этапах развития / редукции ротового диска: у личинок травяной лягушки — на 26–28 стадиях в возрасте 2–7 суток (рис. 12. В), у

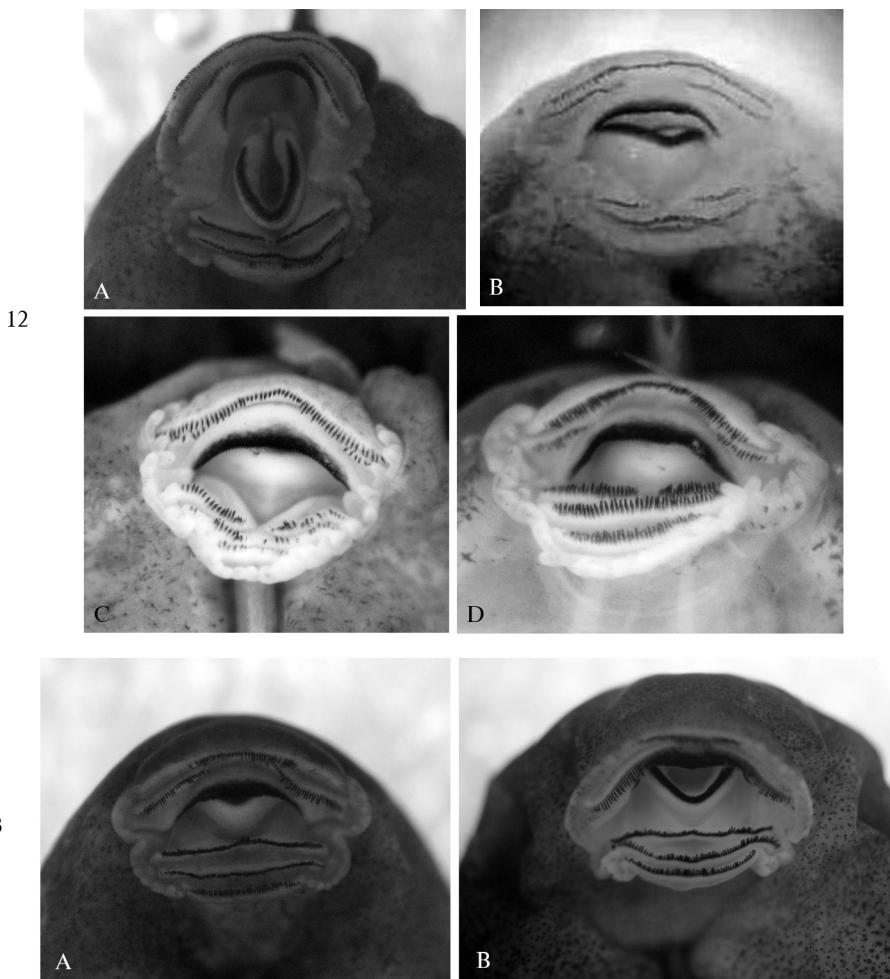


Рис. 12. Строение ротового диска личинок при зубной формуле $1:1 + 1 / 1 + 1:2$. А — серая жаба; В — травяная лягушка; С — остромордая лягушка; Д — прыткая лягушка.

Fig. 12. Larva's mouth disc's structure with $1:1 + 1 / 1 + 1:2$ dental formula. A — common toad;. В — common (grass) frog; С — moor frog;. Д — agile frog.

Рис. 13. Основная зубная формула серой жабы $1:1 + 1 / 3$: А — 28-я стадия, 8 сутки; В — 40-я стадия, 56 сутки. Видна редукция зубчиков в наружном верхнегубом ряду.

Fig. 13. Common toad's basic dental formula $1:1 + 1 / 3$: A — Stage 28, day 8; B — stage 40, day 56. Denticles' reduction in the outer supralabial row is observed.

личинок остромордой лягушки — на 26–28 стадиях в возрасте 10–24 сут. и является основной формулой (рис. 12, С), у личинок прыткой лягушки — на 21–29 стадиях в возрасте 4–11 суток (рис. 12, Д).

На 26–27 стадиях, в возрасте 5 сут., формируется основная зубная формула $1:1 + 1/3$, которая характерна и для других видов рода *Bufo* (рис. 13).

Дальнейшие изменения ротового аппарата связаны с редукцией роговых зубчиков и оснований рядов губных зубов. Начало редукции зубчиков отмечено уже на 8-е сут. с момента массового выхода личинок из оболочек (рис. 13, А).

Всего насчитали 30 вариантов зубных формул, связанных с изменениями ротового аппарата (табл. 1).

Варианты зубных формул рассматриваются в таблице не в хронологической последовательности, а по принципу уменьшения количества зубных рядов и прерывистости их оснований.

Когда роговые зубчики почти полностью исчезают, наступает редукция роговых челюстей, которая начинается с нижней челюсти (Рис. 14).

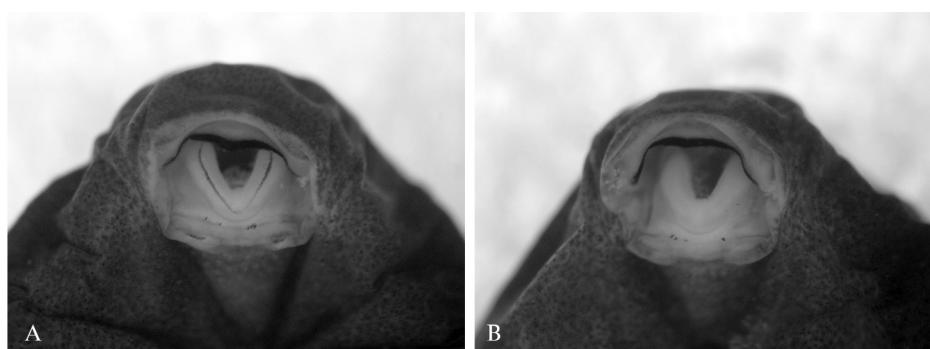


Рис. 14. Редукция нижней роговой челюсти на 41-й стадии.

Fig. 14. Lower corneous jaw's reduction at stage 41.

Таблица 1. Изменения структуры ротового диска личинок серой жабы, связанные с недоразвитием и/или редукцией ротового аппарата

Table 1. Changes in common toad's larvae's mouth discs caused by underdevelopment and/or reduction of mouthparts.

Характер редукции зубных рядов	Полный набор зубных рядов	Полный набор зубных рядов в верхней губе и редукция в нижней	Полный набор зубных рядов в нижней губе и редукция в верхней	Редукция зубных рядов в верхней и нижней губе
Варианты зубных формул, встречающиеся у личинок <i>B. bufo</i>	$1:1 + 1/1 + 1:2$ $1:1 + 1/2:1 + 1$ $1:1 + 1/2 + 2:1$ $1:1+1/1:2 + 2$ $1:1 + 1/3 + 3$ $1:1 + 1/1: 1 + 1:1$ $1:1 + 1/1 + 1:1:1 + 1$ $2 + 2/3$ $2 + 2/1:2 + 2$ $2 + 2/2 + 2:1$ $2 + 2/1:1 + 1:1$	$1:1 + 1/1:1 + 1$ $1:1 + 1/1 + 1:1$ $1 + 1/1:2 + 2$ $1 + 1/1 + 1:2$ $1 + 1/2:1 + 1$ $1 + 1/3 + 3$ $1 + 1/1:1 + 1:1$ $1 + 1/1 + 1:1:1 + 1$ $(1 + 1)*/3$ $0/3$	$1 + 1/3$ $1 + 1/2 + 2:1$ $1 + 1/1:2 + 2$ $1 + 1/1 + 1:2$ $1 + 1/2:1 + 1$ $1 + 1/3 + 3$ $1 + 1/1:1 + 1:1$ $1 + 1/1 + 1:1:1 + 1$ $(1 + 1)*/3$ $0/3$	$1 + 1/2$ $1 + 1/1 + 1:1$ $1 + 1/1:1 + 1$ $1 + 1/1 + 1$ $1 + 1/1 + 1$ $0 + 1/1:(2)$

*Круглые скобки показывают отсутствие зубчиков на хорошо развитых основаниях лабиальных зубных рядов.

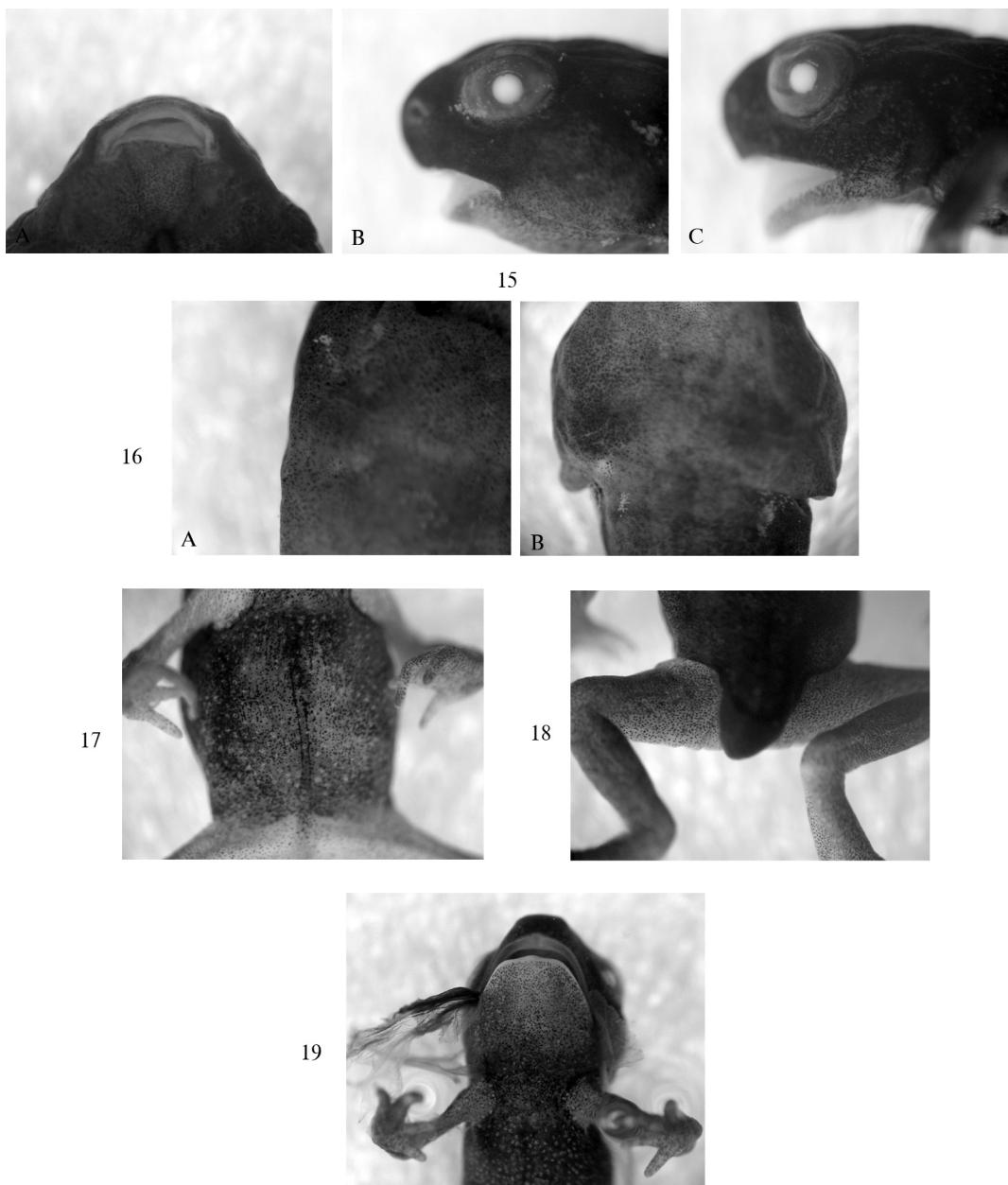


Рис. 15. Развитие рта в процессе метаморфоза: А — 42-я стадия; В — 44-я стадия; С — 45-я стадия.
Fig. 15. Mouth development in metamorphosis: A — Stage 42; B — Stage 44; C — Stage 45.

Рис. 16. Начало выхода передних конечностей. 41-я стадия. А — отверстие для выхода локтя правой конечности; В — выход двух локтей.

Fig. 16. The beginning of front extremities' emergence. Stage 41. A — foramen for the light extremity's elbow's coming out; B — two elbows' emergence.

Рис. 17. «Шов» на брюшке после выхода передних конечностей. 43-я стадия.

Fig. 17. The “seam” on the abdomen after the front extremities’ emergence. Stage 43.

Рис. 18. Распределение пигмента. 45-я стадия.

Fig. 18. Pigment’s distribution. Stage 45.

Рис. 19. Первая линька после метаморфоза.

Fig. 19. The first moulting after metamorphosis.

При полном отсутствии роговых элементов, на 42-й стадии, угол рта совпадает с вертикалью ноздри, в углах рта еще присутствуют небольшие остатки сосочеков, есть зачаток языка (рис. 15, А). На 44-й стадии угол рта совпадает с вертикалью середины глаза, личинки переходят к жизни на суше (рис. 15, В). На 45-й стадии угол рта совпадает с вертикалью заднего угла глаза (рис. 15, С).

Выходу передних конечностей предшествует образование на 41-й стадии отверстия для правой конечности, в котором виден ее локоть (рис. 16. А). Затем выходят оба локтя: правый — через образовавшееся отверстие, левый — через оперкулярное отверстие (рис. 16. В).

После выхода передних конечностей, на 43–45-й стадиях в возрасте 45–81 суток, на брюшке личинок образуется «шов», около которого сосредоточены пигментные клетки (рис. 17), на 46-й стадии он исчезает. У личинок травяной, остромордой и прыткой лягушек такой шов отсутствует.

На 45-й стадии личиночного развития, когда остаток хвоста незначителен, наблюдается контрастное распределение пигмента между туловищем и задними конечностями (Рис. 18).

После прохождения 46-й стадии развития только что завершившие метаморфоз жабки линяют (рис. 19).

Выводы

1. В течение периода личиночного развития *B. bufo* в лабораторных условиях наблюдается два пика метаморфоза. Меньшая средняя длина тела во время первого пика связана с повышенной начальной плотностью личинок.

1. Строение присоски и наружных жабр могут служить хорошими признаками для определения родов и видов на ранних стадиях личиночного развития бесхвостых земноводных.

2. Появление на 43-й стадии личиночного развития ветвистых наружных жабр и «шва» на брюшке отличают буфонид (*B. bufo*, по крайней мере) от ранид и могут иметь диагностическое значение при определении семейства.

3. На 23–40-й стадиях развития диагностическим признаком служит строение ротового диска при сочетании его с другими морфологическими характеристиками, например — особенностями пигментации, размерами и формой тела, высотой плавника и т. д.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М. : Просвещение, 1977. — С. 32–35.

Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 1999. — С. 190–211.

Пашенко Ю. Й. Визначник земноводних та плазунів УРСР. — К.: Рад. шк., 1955. — С. 42–46.

Gosner K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae // Herpetologica. — 1960. — **16**. — P. 183–190.

Ляяров S. M. Conservation and recovery of rare amphibian species of European Russia: development of basic principles and effective practical measures // Herpetologia Petropolitana. — St-Petersburg, 2005. — P. 183–186.