

А. Г. БАННИКОВ и М. Н. ДЕНИСОВА

СУТОЧНЫЙ ЦИКЛ АКТИВНОСТИ *RANA ESCULENTA* L.

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 5 V 1948)

Внешние абиотические факторы по-разному влияют на суточный цикл активности различных животных. В процессе эволюции абиотические факторы, очевидно, постепенно теряли свое значение. Большой интерес, с этой точки зрения, представляет познание цикла активности амфибий, как наиболее примитивных наземных животных. Сведения на этот счет еще далеки от желаемой полноты. В частности, активности водных амфибий, или, точнее, амфибий, постоянно связанных с водоемом, посвящена лишь одна работа⁽¹⁾, где мы анализировали активность *Rana ridibunda* в несколько специфических условиях южного Дагестана. В настоящем сообщении мы разбираем активность другого вида — *R. esculenta* как в период размножения, так и после его окончания. Работа проводилась в окрестностях Москвы (верхнее течение р. Пахры, Плесково) в 1946 и 1947 гг.

Места обитания *Rana esculenta* в плане интересующего нас вопроса схематично можно разбить на три категории: 1) дно водоема, где лягушки находятся в состоянии покоя, 2) поверхность водоема, где весной происходят процессы размножения, и 3) берег водоема, плавающие бревна, листья водных растений и т. д., где лягушки добывают пищу.

В течение суток происходят миграции со дна водоема на поверхность, далее на плавающие предметы или берег и обратно. Следовательно, лягушки на поверхности воды, на берегу, плавающих бревнах, листьях водяных растений и т. д. активны, мигрируя, размножаясь или добывая пищу. Подсчет числа активных особей в различные часы суток на одном и том же водоеме отдельно на поверхности воды, с одной стороны, и на плавающих предметах и на берегу, с другой, дает представление о характере суточного цикла активности вида.

Изменение числа активных особей *Rana esculenta* в течение суток в августе, т. е. вне периода размножения, представлено на рис. 1, А. Из этого рисунка видно, что ночью и на берегу или плавающих предметах лягушек нет, лишь отдельные особи всплывают на поверхность. Вылезают же на берег лягушки только к 8 час. и покидают его к 22 час. Наибольшее число особей активно между 12 и 16 час. В эти часы, как показали наблюдения, лягушки большую часть времени кормятся. Однако они не отыскивают пищу, как бурые лягушки или жабы, т. е. наземные виды, а ловят пролетающих или проползающих мимо животных. При этом значительную часть времени они сидят неподвижно на солнце, периодически уходя в воду. Вскрытие лягушек в августе в различные часы суток (32 экз.) показало, что в 6—8 час. вес содержимого желудка не превышает 1,1% от веса тела; максимум наполнения желудка падает на 12—16 час., когда содержимое же-

лудка достигает 14% от веса тела; начиная с 20 час., вес содержимого резко падает и к 22 час. не превышает 2%. Таким образом, активна *R. esculenta* днем. Период активности, связанной с питанием, исходя из приведенных данных, можно считать равным примерно 14 час. На поверхности воды, как видно из того же рисунка, все время находится незначительное число особей — это всплывающие со дна лягушки или лягушки, уходящие на дно, т. е. особи, находящиеся в процессе миграции. Естественно, что с возрастанием активности

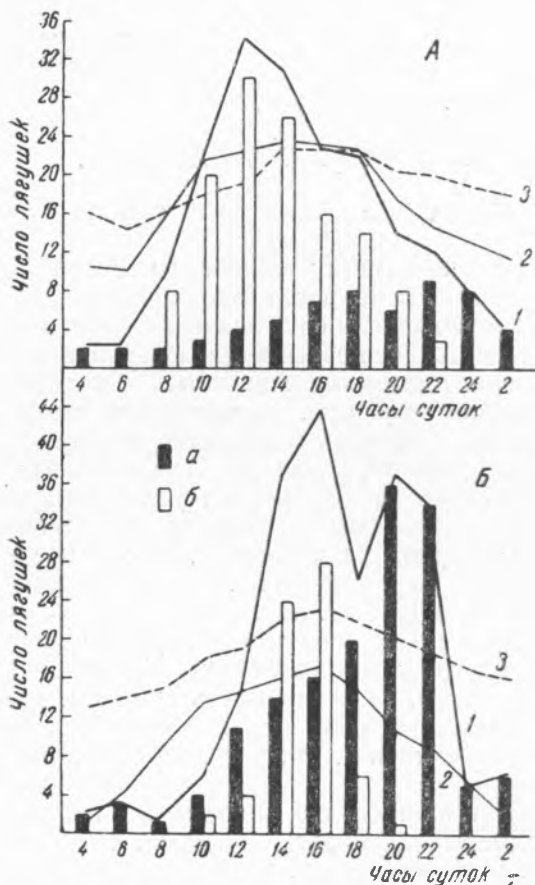


Рис. 1. Изменение числа активных особей *Rana esculenta* в течение суток. А — 10—11 августа 1946 г., Б — 29—30 мая 1947 г., а — число плавающих на воде особей; б — число особей, сидящих на берегу, бревнах, листьях и т. д.; 1 — общее число активных особей; 2 — температура воздуха, 3 — температура воды

возрастает и число плавающих особей. Вечером, с падением активности, число плавающих особей на поверхности водоема еще несколько увеличивается, ибо лягушки некоторое время плавают, перед тем как скрыться на дне. На рис. 1, Б показано изменение числа активных особей того же вида в мае, т. е. в период размножения. Из рисунка видно, что на берегу или плавающих предметах лягушки бывают с 10 до 20 час. Вскрытие лягушек в это время (24 экз.) показало, что в утренние часы лягушки со свежим кормом в желудке встречаются к 8 час., когда вес содержимого желудка, однако, не превышает 0,41% веса тела. Так же как и в августе, желудки наполнены максимально в 12—16 час. (до 19,66% от веса тела). К 22—24 час. вес корма в желудке не превышает 3,75%. Таким образом, активность, связанная с питанием, в мае также дневная, но занимает меньший период времени по сравнению с августом. Из того же рисунка очевидно, что в мае по сравнению с августом значительно большая часть лягушек находится на поверхности воды, где у них происходит спаривание и откладка икры. При этом число плавающих особей не только больше в любое время суток, но и резко возрастает к концу активности, связанной с питанием. Другими словами, лягушки, перестав кормиться, не уходят постепенно на дно, как в августе, а остаются на поверхности. Наблюдения показали, что на эти часы, т. е. с 20 до 22 час., падает наибольшее число спаривавшихся особей. Необходимо отметить, что активность размножения начинается раньше того периода, когда прекращается активность питания. Эти активности накладываются одна на другую, однако пик активности размножения не совпадает с пиком активности питания.

Следовательно, из сопоставления рис. 1,А и 1,Б видно, что: 1) вне периода размножения активность определяется питанием и пик активности — один, падающий на дневные часы (линия 1 на рис. 1, А); 2) в период размножения активность определяется двумя факторами: питанием и размножением: в результате наложения активности питания на активность размножения общая кривая активности имеет два пика — дневной и вечерний (линия 1 на рис. 1,Б).

Обратимся теперь к температурам среды и значению этого фактора в активности. На рис. 1,А и 1,Б нанесены кривые изменения температуры воздуха (2) и воды (3). В августе, очевидно, существует зависимость активности от температуры, и лягушки, совершая миграции, оказываются в массе в наиболее теплом месте. Максимум активных особей на берегу или на плавающих предметах приходится на самые теплые часы суток. С понижением температуры воздуха, к вечеру, активность падает. Но не все лягушки покидают берег, когда температура воды становится выше температуры воздуха; некоторое число особей еще продолжает кормиться. В этот же период времени небольшое число лягушек плавает на поверхности воды, постепенно скрываясь на дне.

В мае максимальное число особей находится на берегу также в часы наиболее высоких температур воздуха, т. е. лягушки используют для питания наиболее теплое время. Однако начало активности — выход на берег — вызывается не разницей в температуре воды и суши, поскольку температура воды весной в течение круглых суток выше температуры воздуха. Далее, при резком падении температуры воздуха после 16 час., когда наземная активность затруднена или невозможна из-за низких температур, лягушки уходят в воду. Таким образом, сокращение периода активности питания весной связано с низкими температурами воздуха. В воде же температура в это время, т. е. после 16 час., в два раза выше температуры воздуха. На этот период и падает второй пик активности, связанный с размножением. Интересно отметить, что пик активности, связанный с размножением, не падает на время с максимальной температурой воды, на поверхности которой происходят процессы размножения, а несколько сдвинут, ибо в период максимальной температуры воды максимальна и температура воздуха, а на это время приходится пик активности питания. Другими словами, амфибии весной используют короткий период высоких температур воздуха в первую очередь, поскольку температура воды благоприятна для активности размножения более длительное время.

Температурные пределы активности у этого вида, как видно из рисунков, довольно широки. При этом нет четкой зависимости между абсолютной температурой и началом активности, как нет строгой зависимости между температурой и миграциями на берег и обратно. Например, в мае температура воздуха далеко не достигает таковой в августе, однако лягушки выходят на берег. Более того, весной лягушки покидают более теплую среду, выходя кормиться. Вместе с тем число активных особей правильно возрастает с повышением температуры воздуха.

Анализ приведенных данных показывает, что активность питания, как и активность размножения *Rana esculenta* зависит от температуры. Однако температура не является причиной перехода их в активное состояние. Температура среды является ограничивающим фактором, обуславливающим продолжительность активности, вызывают же активность питание и размножение.

Обсуждая значение абиотических факторов в активности амфибий, интересно провести сравнение между видами. Активность питания *Rana esculenta*, как и других видов амфибий, постоянно связанных с водоемом (1), т. е. не зависящих от влажности среды так, как назем-

ные виды, продолжительна. Водоем, делающий его обитателей независимыми от влажности среды, не только разрешает удлинять срок активности, но и позволяет использовать высокие температуры воздуха днем. Зеленые лягушки греются на солнце, что повышает температуру тела, а следовательно, и общую жизнедеятельность. При резком же падении температуры воздуха они уходят в воду, которая всегда теплее, особенно весной. Таким образом, амфибии, постоянно связанные с водоемом, как и рептилии, оказываются в некоторой степени „экологически гомойотермными“ животными. Иное у амфибий, не связанных с водоемом после конца периода размножения. Обитая на суше, а следовательно, резко завися от влажности, несмотря на ряд морфологических адаптаций, эта группа (бурые лягушки и жабы) активна ночью, т. е. в период высокой влажности, но низких температур. Краткость периода с повышенной ночной влажностью приводит к сокращению активности. Если период активности питания у *Rana esculenta*, как мы показали, равен примерно 12—14 час., то период активности такого наземного вида, как *R. temporaria*, равен всего 6—8 час. ⁽²⁾. Сокращение периода активности наземных видов влечет за собой и некоторое изменение в характере активности. Как показывают наблюдения, *R. temporaria* в период активности все время передвигается, отыскивая пищу, в то время как *R. esculenta* часть периода активности проводит неподвижно, лишь передвигаясь за солнечными пятнами.

В условиях высокой влажности (*Rana esculenta*) активность ограничивается низкими температурами, в условиях же низкой влажности (бурые лягушки, жабы) активность ограничивается высокими температурами. Степень же наземности вида, т. е. зависимость от влажности среды, определяет время и продолжительность активности. Суточный цикл активности, завися от температуры и влажности, вместе с тем является экологической адаптацией, позволяющей амфибиям избегать резких колебаний этих условий в течение суток. Эта адаптация, наряду с морфологическими особенностями, и позволяет амфибиям заселять разнообразные биотопы с неблагоприятными абиотическими условиями.

Московский городской
педагогический институт

Поступило
4 V 1938

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Г. Банников и М. Н. Денисова, Зоол. журн., 22, 33 (1943).
² П. В. Терентьев, Зоол. журн., 17, 549 (1938).