

УДК 591.16:597.8

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ДВУХ СИНТОПИЧЕСКИХ ВИДОВ АМФИБИЙ (*BOMBINA ORIENTALIS*, ANURA, BOMBINATORIDAE И *DRYOPHYTES JAPONICUS*, ANURA, NYLIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА ПРИ РАЗДЕЛЬНОМ И СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЛАБОРАТОРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ)

© 2024 г. А. А. Кидов^{а,*}, Р. А. Иволга^а, Е. Д. Кописки^а, Ю. Е. Шахина^а, Д. А. Мальнов^а, Т. Э. Кондратова^а

^аРоссийский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия

*e-mail: kidov_a@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 24.04.2024 г.

Конкуренция оказывает значительное воздействие на динамику популяций и структуру сообществ. Традиционно считается, что личинки дальневосточной квакши (*Dryophytes japonicus*) угнетают личинок дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis*) при совместном обитании. Исследование посвящено изучению влияния этих видов на развитие друг друга в экспериментальных условиях. Личинок выращивали до начала метаморфоза в трех вариантах: при одиночном содержании, содержании совместно с конспецификами при разной плотности посадки, а также при совместном содержании особей двух видов. При содержании поодиночке личинки *B. orientalis* имели более высокую выживаемость, чем *D. japonicus*, а также меньшую длительность развития до метаморфоза и большую длину тела при выходе на сушу. С увеличением длительности личиночного развития размеры молоди квакш увеличивались. При выращивании личинок каждого вида при разной плотности посадки различий в выживаемости выявлено не было. Длительность личиночного развития достоверно различалась в разных экспериментальных группах. У обоих видов продолжительность развития коррелировала с начальной плотностью посадки на единицу объема воды и на площадь дна. При увеличении плотности личинок их длина и масса уменьшались. Площадь дна оказывала большее влияние на длительность личиночного развития, длину и массу тела молоди *B. orientalis*, чем объем воды. Согласно результатам регрессионного анализа, при увеличении начальной плотности посадки *B. orientalis* на 100 экз. на 1 м² дна средняя длительность личиночного развития увеличивалась на 4.7 сут, длина тела в среднем уменьшалась на 0.83 мм, а масса в среднем уменьшалась на 0.06 г. На те же показатели личиночного развития *D. japonicus* объем воды оказывал большее влияние. При увеличении начальной плотности посадки на 1 экз. на 1 л воды средняя длительность личиночного развития *D. japonicus* увеличивалась на 11.7 сут, длина тела в среднем уменьшалась на 0.37 мм, а масса в среднем уменьшалась на 0.07 г. При совместном выращивании личинок двух видов с увеличением доли одного из них не наблюдалось негативного воздействия на выживаемость, развитие и рост другого вида. Напротив, с увеличением числа конспецификов в контейнере за счет уменьшения количества особей другого вида происходило угнетение развития и роста личинок первого вида. Таким образом, в лабораторных условиях нами не отмечено заметной межвидовой конкуренции между личинками *B. orientalis* и *D. japonicus*. Авторы предполагают, что успешное сосуществование этих двух видов связано с выраженной внутривидовой конкуренцией у каждого из них, что ранее отмечалось и для других таксонов животных.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, плотность, конкуренция, выживаемость

DOI: 10.31857/S0044513424060052, EDN: uisgac

Конкуренция считается одной из наиболее важных антагонистических форм взаимоотношений, поскольку оказывает значительное воздействие на динамику популяций и структуру сообществ (Connell, 1961). Многочисленные исследования на земноводных показали, что отдельные особи, популяции, а также экологически сходные виды, нуждающиеся в одних и тех же ресурсах, борются за доступ к ним, что может влиять на таксономический состав биоценоза (Wilbur, Alford, 1985; Morin, 1987; Griffiths et al., 1991; Faragher, Jaeger, 1998; Stein et al., 2017), выбор места для размножения (Buxton, Sperry, 2017), успешность эмбрионального и личиночного развития (Wilbur, 1987; Woodward, 1987; Altwegg, 2003; Дмитриева, 2007). Считается, что конкуренция у амфибий наиболее выражена на личиночных стадиях, так как в этой фазе численность видов с двухфазным жизненным циклом значительно выше, чем у животных после метаморфоза (Heyer et al., 1994). Многократно было продемонстрировано (Wilbur, 1977; Dash, Hota, 1980; Berven, Chadra, 1988; Murray, 1990; Tejedo, Reques, 1992; Martínez et al., 1996; Munguia-Fragozo et al., 2015; Godome et al., 2018; Diep et al., 2022), как с повышением плотности особей одного вида увеличивается их элиминация, замедляется соматический рост и увеличивается или, наоборот, уменьшается продолжительность стадий личиночного развития. Зачастую личинки сразу нескольких видов земноводных развиваются в водоемах при повышенной плотности и имеют сходный спектр питания (Пястолова, Тархнишвили, 1989; Кузьмин, 1992), что способствует возникновению межвидовой конкуренции (Wilbur, 1980; Gazzola, Buskirk, 2015).

Личинки дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis* (Boulenger 1890)) и дальневосточной квакши (*Dryophytes japonicus* (Günther 1859)) в местах совпадения ареалов развиваются в одних и тех же водоемах (Белова, 1972, 1973; Белова, Костенко, 1972; Коротков, 1975, 1979; Ляпков, Северцов, 1981; Кузьмин, 2012), обладая при этом сходными фенологией развития и питанием (Филипчук, 1992, 1993). При этом существуют наблюдения (Ляпков, Северцов, 1981), что личинки *D. japonicus* угнетают *B. orientalis*, влияя на длительность их развития и выживаемость. Эти сведения многократно цитировались в литературе (Кузьмин, 1999, 2012; Кузьмин, Маслова, 2005) как наглядный пример межвидовой конкуренции у синтопических амфибий на ранних этапах онтогенеза. Однако, по данным других исследователей (Филипчук, 1993), в большинстве известных случаев совместного обитания этих видов (например, на юге Приморского края) личиночное развитие *B. orientalis* и *D. japonicus* отмечается в эфемерных водоемах при высокой плотности на всех стадиях и, по-видимому, не отражается на численности молоди, доживающей

до метаморфоза. Эти наблюдения показывают, что в случае с дальневосточной жерлянкой и дальневосточной квакшей не происходит элиминации одного из видов при совпадении экологических ниш, как это подразумевает принцип конкурентного исключения (закон Гаузе) (Hardin, 1960). Исключения из данного правила многочисленны, и были продемонстрированы не только на примере “парадокса планктона” (Hutchinson, 1961). Например, с помощью математических моделей было показано, что в случае пространственно-неоднородного распределения особей разных видов их успешное сосуществование возможно (Гиричева, Абакумов, 2017; Hening, Nguyen, 2020).

Наличие противоречий в представлении о межвидовой конкуренции личинок *B. orientalis* и *D. japonicus* побудило нас к проведению специальных исследований. Изучение роста и развития молоди предусматривало следующие этапы выращивания: 1) индивидуальное, 2) вместе с конспецификами при различной плотности посадки, 3) совместное содержание особей двух видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для экспериментов использовали личинок, полученных в феврале и марте 2023 г. от шести пар *B. orientalis* и пяти пар *D. japonicus* лабораторного разведения, которые были предварительно отловлены в местах совместного обитания на юге Приморского края (Закрытое административно-территориальное образование Фокино). Для получения потомства проводили гормональную стимуляцию сурфагоном по многократно апробированному протоколу (Kidov et al., 2014; Кидов и др., 2022; Uteshev et al., 2023). Подмену 2/3 от объема воды на отстоянную того же состава осуществляли ежедневно с момента получения кладок икры до выхода молоди на сушу. После того как личинки переходили на экзогенное питание (25-я стадия по таблице нормального развития Госнера (Gosner, 1960)), их методом случайного отбора в течение суток рассаживали в экспериментальные контейнеры. Корм (полнорационный для рыб (производитель Tetra GmbH, Германия) и ошпаренные крутым кипятком листья шпината) после каждой подмены воды помещали в каждый контейнер в избытке. Остатки корма удаляли при каждой смене воды. Погибших личинок из контейнеров не удаляли, и они служили дополнительным кормом для живых личинок. Длительность светового дня составляла 13 ч (8:00–21:00).

Одинокое выращивание личинок. Личинок ($n = 20$ – для каждого вида) от потомства, полученного в феврале 2023 г., выращивали поодиночке в контейнерах размером $28 \times 19 \times 14$ см,

наполненных 3 л воды. Температура воды изменялась в диапазоне 18–21°C (в среднем 19.2 ± 0.55).

Выращивание личинок каждого вида при различной плотности посадки. Личинок каждого вида от потомства, полученного в феврале 2023 г., выращивали в контейнерах двух размеров: $39 \times 28 \times 14$ см и $39 \times 28 \times 28$ см. Таким образом, площадь дна для всех контейнеров оставалась постоянной (1092 см^2), а объем воды изменялся (9 л для 9 и 18 особей, 10 л – для 5 особей, 18 л – для 9, 18 и 36 особей), что при манипуляциях с начальным числом личинок позволяло создавать при одинаковой плотности особей на определенный объем воды разную плотность на определенную площадь дна, и наоборот. Температурные условия были идентичны условиям в предыдущем эксперименте. Каждую группу выращивали в двукратной повторности.

Совместное выращивание личинок двух видов. Выращивание личинок от потомства, полученного в мае 2023 г., осуществляли в контейнерах размером $39 \times 28 \times 28$ см, наполненных 18 л воды. Начальное число особей в каждом контейнере составляло 54 особи, но отношение числа личинок одного вида к числу личинок другого вида изменялось от 54 *B. orientalis* к 0 *D. japonicus* до 0 *B. orientalis* к 54 *D. japonicus* с шагом в 9 особей. Температура воды в период проведения эксперимента колебалась в пределах 20–24°C (в среднем 22.3 ± 0.88). Каждую группу выращивали в двукратной повторности.

Анализ данных. После окончания метаморфоза у молоди измеряли длину тела и массу, оценивали общую выживаемость по группам и длительность личиночного развития, за которую принимали отрезок времени от начала экзогенного питания (25-я стадия по Госнеру) до выхода на сушу (46-я стадия по Госнеру) (Gosner, 1960).

Статистическую обработку данных выполняли в программе STATISTICA 10. Рассчитывали среднюю арифметическую и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах (min–max) исследуемых признаков. Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена. Статистическую значимость наблюдаемых различий оценивали, используя однофакторный дисперсионный анализ (F) и T-тест Стьюдента (t). Взаимосвязь между длительностью личиночного развития и длиной тела определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). Для характеристики влияния мультиколлинеарных ($r = 0.89$, $p < 0.05$) факторов (начальная плотность посадки на единицу объема воды и единицу площади дна) на длительность личиночного развития и размерно-весовые показатели молоди использовали регрессионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Одиночное выращивание личинок. Личинки *B. orientalis* в сравнении с *D. japonicus* при выращивании без влияния конспецификов характеризовались более высокой выживаемостью (100% против 85%), меньшей продолжительностью личиночного развития ($t = -12.44$, $p < 0.001$) и большей длиной тела ($t = 7.27$, $p < 0.001$) при близкой массе ($t = -1.60$, $p = 0.118$) особей в период прохождения метаморфоза (табл. 1–2). С увеличением длительности личиночного развития размеры молоди жерлянки после окончания метаморфоза статистически значимо не изменялись ($r = 0.38$, $p > 0.05$ – для длины тела, $r = -0.03$, $p > 0.05$ – для массы тела), а у квакш увеличивались ($r = 0.62$, $p < 0.05$ – для длины тела, $r = 0.49$, $p < 0.05$ – для массы тела.).

Выращивание личинок каждого вида при различной плотности посадки. Выживаемость молоди *B. orientalis* и *D. japonicus* после окончания метаморфоза сильно варьировала в разных экспериментальных группах, но статистически значимых различий по этому показателю не было выявлено (для жерлянок $F_{6,6} = 1.041$, $p = 0.472$; для квакш $F_{6,6} = 0.293$, $p = 0.922$).

Длительность личиночного развития достоверно различалась у сеголеток из разных экспериментальных групп (для жерлянок $F_{6,181} = 94.891$, $p < 0.001$; для квакш $F_{6,143} = 15.758$, $p < 0.001$). Как у *B. orientalis*, так и у *D. japonicus* быстрее развивались особи в группах с низкой плотностью посадки, причем продолжительность развития коррелировала с начальной плотностью посадки на единицу объема воды и площади дна как у жерлянок (для объема воды $r = 0.62$, $p < 0.05$; для площади дна $r = 0.66$, $p < 0.05$), так и у квакш (для объема воды $r = 0.60$, $p < 0.05$; для площади дна $r = 0.53$, $p < 0.05$).

Длина тела и масса животных при метаморфозе также статистически значимо различались у молоди жерлянок из разных экспериментальных групп (для длины тела $F_{6,181} = 47.215$, $p < 0.001$; для массы тела $F_{6,181} = 87.821$, $p < 0.001$). Самыми крупными среди жерлянок оказались те, которые выходили на сушу из контейнеров с низкой начальной плотностью посадки, а при увеличении числа головастиков на единицу объема воды и площади дна их длина (для объема воды $r = -0.71$, $p < 0.05$; для площади дна $r = -0.77$, $p < 0.05$) и масса (для объема воды $r = -0.78$, $p < 0.05$; для площади дна $r = -0.82$; $p < 0.05$) уменьшались. При этом длина тела молодых *B. orientalis* достоверно увеличивалась при увеличении длительности личиночного развития только в группе с плотностью посадки 0.5 экз./л и 82.4 экз./м² ($r = 0.54$, $p < 0.05$), а масса – при плотности посадки 2 экз./л и 164.8 экз./м² ($r = 0.54$, $p < 0.05$), а также 1 экз./л и 164.8 экз./м² ($r = 0.45$, $p < 0.05$).

Табл. 1. Показатели развития личинок *Bombina orientalis* при одиночном выращивании и при выращивании с разной плотностью посадки

| Плотность посадки | | Выживаемость | | Длительность личиночного развития, сут | | Длина тела при выходе на сушу, мм | | Масса тела при выходе на сушу, г | |
|--|---------------------|--|----------------|--|---------|-----------------------------------|-------------|----------------------------------|-----------|
| экз./л | экз./м ² | Колич. особей в конце эксперимента / в начале эксперимента | Доля особей, % | M±SD | min-max | M±SD | min-max | M±SD | min-max |
| Одиночное выращивание личинок (среднее по 20 повторностям) | | | | | | | | | |
| 0.33 | 18.1 | 20/20 | 100 | 35.4±1.54 | 33–38 | 15.81±0.595 | 14.63–17.00 | 0.40±0.035 | 0.32–0.46 |
| Выращивание при различной плотности посадки личинок (среднее по двум повторностям) | | | | | | | | | |
| 0.5 | 45.8 | 9/10 | 90 | 47.1±4.20 | 43–52 | 15.71±0.732 | 14.34–16.87 | 0.37±0.043 | 0.32–0.45 |
| 0.5 | 82.4 | 15/18 | 83.3 | 49.7±2.84 | 46–55 | 15.04±0.589 | 13.96–15.87 | 0.36±0.044 | 0.30–0.46 |
| 1 | 82.4 | 12/18 | 66.7 | 49.2±2.18 | 46–52 | 14.91±0.864 | 13.30–16.43 | 0.32±0.038 | 0.28–0.39 |
| 1 | 164.8 | 32/36 | 88.9 | 55.3±4.43 | 48–65 | 14.46±0.879 | 12.75–16.22 | 0.30±0.044 | 0.21–0.37 |
| 2 | 164.8 | 33/36 | 91.7 | 52.8±4.13 | 46–65 | 14.14±0.940 | 12.26–16.63 | 0.28±0.052 | 0.19–0.38 |
| 2 | 329.6 | 67/72 | 93.1 | 57.2±3.82 | 52–74 | 13.09±0.700 | 11.53–14.87 | 0.21±0.028 | 0.15–0.29 |

Табл. 2. Показатели развития личинок *Dryophytes japonicus* при одиночном выращивании и выращивании при различной плотности посадки

| Плотность посадки | | Выживаемость | | Длительность личиночного развития, сут | | Длина тела при выходе на сушу, мм | | Масса тела при выходе на сушу, г | |
|--|---------------------|--|----------------|--|---------|-----------------------------------|-------------|----------------------------------|-----------|
| экз./л | экз./м ² | Колич. особей в конце эксперимента / в начале эксперимента | Доля особей, % | M±SD | min-max | M±SD | min-max | M±SD | min-max |
| Одиночное выращивание личинок (среднее по 20 повторностям) | | | | | | | | | |
| 0.33 | 18.1 | 17/20 | 85.0 | 42.6±1.97 | 39–47 | 14.34±0.622 | 13.04–15.51 | 0.44±0.110 | 0.34–0.75 |
| Выращивание при различной плотности посадки личинок (среднее по двум повторностям) | | | | | | | | | |
| 0.5 | 45.8 | 7/10 | 70 | 56.7±5.12 | 51–67 | 15.47±1.103 | 13.85–17.12 | 0.49±0.081 | 0.41–0.66 |
| 0.5 | 82.4 | 13/18 | 72.2 | 59.1±6.01 | 51–67 | 16.06±1.028 | 14.87–18.08 | 0.47±0.055 | 0.40–0.60 |
| 1 | 82.4 | 14/18 | 77.8 | 68.8±13.99 | 55–106 | 15.50±1.065 | 12.65–17.27 | 0.39±0.077 | 0.23–0.58 |
| 1 | 164.8 | 23/36 | 63.9 | 61.3±6.26 | 53–73 | 15.27±0.808 | 13.80–16.72 | 0.39±0.072 | 0.25–0.54 |
| 2 | 164.8 | 24/36 | 66.7 | 68.5±10.35 | 53–93 | 14.67±0.930 | 12.54–16.30 | 0.34±0.047 | 0.26–0.44 |
| 2 | 329.6 | 52/72 | 72.2 | 71.0±15.04 | 53–129 | 14.63±1.020 | 12.17–16.92 | 0.34±0.061 | 0.21–0.47 |

Размеры молодых особей квакши из разных экспериментальных групп также статистически значимо различались (для длины тела $F_{6, 143} = 7.098$, $p < 0.001$; для массы тела $F_{6, 143} = 11.827$, $p < 0.001$). Длина тела имела отрицательную связь с начальным числом личинок на единицу объема воды (для объема воды $r = -0.17$, $p < 0.05$; для площади дна $r = -0.14$, $p > 0.05$), в то время как масса тела уменьшалась при повышении плотности посадки и в расчете на единицу объема воды ($r = -0.53$, $p < 0.05$), и в расчете на единицу площади дна

($r = -0.46$, $p < 0.05$). С увеличением длительности личиночного развития уменьшались размеры выходящей на сушу молоди (для длины тела $r = -0.26$, $p > 0.05$; для массы тела $r = -0.44$; $p < 0.05$) только в группе с плотностью посадки 1 экз./л и 164.8 экз./м².

На длительность личиночного развития, длину и массу тела молоди *B. orientalis* площадь дна оказывала большее влияние, чем объем воды. При увеличении начальной плотности посадки на 100 экз./л м² дна средняя длительность личиночного развития

увеличивалась на 4.7 ± 0.33 суток ($R^2 = 0.518, p < 0.001$), длина тела уменьшалась в среднем на 0.83 ± 0.050 мм ($R^2 = 0.595, p < 0.001$), а масса уменьшалась в среднем на 0.06 ± 0.003 г ($R^2 = 0.719, p < 0.001$).

В отличие от *B. orientalis*, на длительность личиночного развития, длину и массу тела молоди *D. japonicus* именно объем воды, а не площадь дна оказывает большее влияние. При увеличении начальной плотности посадки на 1 экз./1 л воды средняя длительность личиночного развития увеличивалась на 11.7 ± 1.45 суток ($R^2 = 0.289, p < 0.001$), длина тела уменьшалась в среднем на 0.37 ± 0.124 мм ($R^2 = 0.551, p = 0.004$), а масса уменьшалась в среднем на 0.07 ± 0.009 г ($R^2 = 0.289, p < 0.001$).

Совместное выращивание личинок двух видов.

Выживаемость молоди до выхода на сушу сильно варьировала в разных экспериментальных группах (для *B. orientalis* 75.6–100%, для *D. japonicus* 29.6–100%), но достоверных различий по этому показателю обнаружено не было (для жерлянок $F_{5,6} = 2.396, p = 0.159$; для квакш $F_{5,6} = 1.316, p = 0.369$) (табл. 3). Длительность личиночного развития статистически значимо различалась только у молоди *B. orientalis* из разных экспериментальных групп ($F_{5,319} = 18.516, p < 0.001$). Первые личинки в каждой группе проходили метаморфоз синхронно (на 27–28 сутки), а длительность развития последних зависела от начальной плотности посадки ($r = 0.55, p < 0.05$).

Длина тела выходящих на сушу молодых животных из разных экспериментальных групп достоверно различалась как у *B. orientalis* ($F_{5,319} = 9.985, p < 0.001$), так и у *D. japonicus* ($F_{5,268} = 19.892, p < 0.001$). Размеры выходящей на сушу молоди у обоих видов имели отрицательную зависимость от количества конспецификов (для *B. orientalis* $r = -0.28, p < 0.05$; для *D. japonicus* $r = -0.49, p < 0.05$). Длина тела сеголеток *B. orientalis* достоверно зависела от длительности личиночного развития только в группах с соотношением личинок 27 *B. orientalis* к 27 *D. japonicus* ($r = 0.28, p < 0.05$) и 36 *B. orientalis* к 18 *D. japonicus* ($r = -0.29, p < 0.05$). У молоди *D. japonicus* такая зависимость была обнаружена во всех группах ($r = -0.75 - -0.52, p < 0.05$), кроме группы с отношением 45 *B. orientalis* к 9 *D. japonicus*.

Масса тела также значимо различалась у молоди каждого вида из разных экспериментальных групп (для *B. orientalis* $F_{5,319} = 7.020, p < 0.001$; для *D. japonicus* $F_{5,268} = 35.292; p < 0.001$). Масса жерлянок и квакш при выходе на сушу имела обратную зависимость от количества конспецификов (для *B. orientalis* $r = -0.28, p < 0.05$; для *D. japonicus* $r = -0.49, p < 0.05$). У сеголеток *B. orientalis* была обнаружена значимая отрицательная связь массы тела и длительности личиночного развития в группах с отношением 18 *B. orientalis* к 36 *D. japonicus* ($r = -0.39, p < 0.05$) и 36 *B. orientalis* к 18 *D. japonicus* ($r = -0.30, p < 0.05$). У *D. japonicus* такая связь

Табл. 3. Показатели развития личинок *Dryophytes japonicus* и *Bombina orientalis* при раздельном выращивании личинок каждого вида и совместном выращивании личинок обоих видов (среднее по двум повторностям)

| Вид | Колич. особей в контейнере, экз. | Выживаемость | | Длительность личиночного развития, сут | | Длина тела при выходе на сушу, мм | | Масса тела при выходе на сушу, г | |
|----------------------|----------------------------------|--|----------------|--|---------|-----------------------------------|-------------|----------------------------------|-----------|
| | | Колич. особей в конце эксперимента / в начале эксперимента | Доля особей, % | M±SD | min–max | M±SD | min–max | M±SD | min–max |
| <i>B. orientalis</i> | 54 | 95/108 | 88.0 | 38.1±6.62 | 28–60 | 13.05±0.936 | 10.81–16.02 | 0.20±0.045 | 0.10–0.35 |
| <i>B. orientalis</i> | 45 | 72/90 | 80.0 | 37.6±8.50 | 28–65 | 12.69±0.934 | 10.39–15.18 | 0.18±0.044 | 0.10–0.31 |
| <i>D. japonicus</i> | 9 | 15/18 | 83.3 | 42.3±2.06 | 40–46 | 17.79±0.688 | 16.48–18.76 | 0.54±0.067 | 0.41–0.65 |
| <i>B. orientalis</i> | 36 | 61/72 | 84.7 | 33.8±4.95 | 28–60 | 13.44±1.075 | 10.62–16.41 | 0.20±0.044 | 0.09–0.29 |
| <i>D. japonicus</i> | 18 | 35/36 | 97.2 | 44.2±3.89 | 38–56 | 16.57±1.018 | 14.06–18.30 | 0.43±0.064 | 0.25–0.54 |
| <i>B. orientalis</i> | 27 | 50/54 | 92.6 | 31.5±3.30 | 28–44 | 13.51±0.879 | 11.47–15.37 | 0.21±0.041 | 0.12–0.31 |
| <i>D. japonicus</i> | 27 | 47/54 | 87.0 | 43.7±4.57 | 37–60 | 16.06±1.219 | 13.45–18.31 | 0.38±0.057 | 0.25–0.49 |
| <i>B. orientalis</i> | 18 | 29/36 | 80.6 | 30.8±2.97 | 27–39 | 13.46±1.096 | 11.08–15.33 | 0.20±0.046 | 0.12–0.29 |
| <i>D. japonicus</i> | 36 | 41/72 | 56.9 | 42.1±3.84 | 35–53 | 15.50±1.463 | 10.64–17.72 | 0.34±0.072 | 0.17–0.47 |
| <i>B. orientalis</i> | 9 | 18/18 | 100 | 28.8±1.92 | 27–34 | 14.05±0.764 | 12.77–15.35 | 0.24±0.034 | 0.20–0.32 |
| <i>D. japonicus</i> | 45 | 77/90 | 85.6 | 44.3±5.22 | 36–57 | 14.94±1.429 | 11.38–17.51 | 0.32±0.069 | 0.15–0.48 |
| <i>D. japonicus</i> | 54 | 59/108 | 54.6 | 42.7±6.95 | 31–65 | 14.91±1.398 | 11.82–17.65 | 0.33±0.075 | 0.17–0.49 |

была обнаружена только в группах с отношением 9 *B. orientalis* к 45 *D. japonicus*, 18 *B. orientalis* к 36 *D. japonicus* и 27 *B. orientalis* к 27 *D. japonicus* ($r = -0.51 - -0.40, p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Внутривидовая конкуренция у личинок земноводных изучена достаточно полно и обычно проявляется в выработке тормозящих рост экзометаболитов (Роус, Роус, 1964; Light, 1967; Шварц, Пястолова, 1970; Bókony et al., 2018), борьбе за пищевые ресурсы (Altig et al., 2007; Caut et al., 2013; Arribas et al., 2015) или каннибализме (Polis et al., 1989). Механизмы межвидовой конкуренции поддаются оценке значительно сложнее, так как большинство синтопических видов, размножение которых происходит в одних и тех же водоемах, разделены по фенологии или в пространстве и используют преимущественно разные корма (Wilbur, 1980; Hassell et al., 1994). При этом для личинок ряда бесхвостых земноводных (например, для *Bufo bufo* (Linnaeus 1758), *Epidalea calamita* (Laurenti 1768) и *Rana temporaria* Linnaeus 1758) описан механизм ингибирования роста личинок конкурентных видов в естественных и искусственных водоемах посредством передачи одноклеточного паразита *Prototheca (Anurofecia) richardsi* при поедании экскрементов (Beebe, 1991; Griffiths et al., 1991; Wong et al., 1994; Baker et al., 1999).

Длительность личиночного развития у земноводных является важнейшим параметром для прогнозирования воспроизводства популяции в долгосрочной перспективе (Bardsley, Beebe, 1998; Griffiths et al., 1991). При развитии личинок бесхвостых земноводных в условиях высокой плотности, их темпы роста замедляются, вследствие чего потенциальные размерные характеристики тела остаются не реализованы (Wilbur, 1980; Немыко и др., 2019; Кидов и др., 2020, 2022a). Прошедшие личиночный период позже молодые амфибии имеют низкую приспособленность к окружающей среде, уходят в зимовку более мелкими и затрачивают больше энергетических ресурсов, что сказывается на их выживаемости (Wilbur, Collins, 1973; Berven, 1990; Thompson, Popescu, 2021). Более того, даже при успешной зимовке изначально мелкие размеры обуславливают снижение репродуктивного успеха и достижение половой зрелости в более позднем возрасте (Semlitsch, Caldwell, 1982; Woodward, 1983; Smith, 1987; Semlitsch et al., 1988).

Проведенные нами в условиях лаборатории эксперименты показали, что размеры молоди жерлянок и квакш при выходе на сушу во всех группах находились в пределах изменчивости, отмеченной для изучаемых видов в природе (12–20 мм для *B. orientalis*, 10–20 мм для *D. japonicus* (Кузьмин,

Маслова, 2005)). В искусственных условиях личинки дальневосточной жерлянки всегда развиваются быстрее, чем личинки дальневосточной квакши. Это отмечается и для популяций в природных водоемах: длительность развития жерлянки 32–64 сут, квакши 40–74 сут (Филипчук, 1993). При увеличении начальной плотности посадки личинок у обоих видов средняя и максимальная длительность личиночного развития увеличивается, а размеры выходящей на сушу молоди уменьшаются. Угнетение роста и дифференциация личинок по темпам развития при повышенной плотности посадки для дальневосточных квакш отмечались и ранее (Пястолова, Иванова, 1978). Стоит отметить, что наблюдаемые результаты могут быть косвенно связаны не только с изменением площади дна или объема воды в экспериментальных контейнерах, но и с частотой возможных визуальных и тактильных контактов особей друг с другом. Например, личинки *Rana kukunoris* Nikol'skii 1918, которых выращивали индивидуально при отсутствии визуальных и тактильных контактов с конспецификами, имели более длительный период развития и были крупнее личинок, которые были выращены в таких же условиях, но имели визуальный контакт с конспецификами, и личинок, выращенных с конспецификами группой (Yu, Lambert, 2017). Для жерлянок увеличение плотности посадки на единицу площади оказывает большее влияние на показатели развития и роста, чем увеличение плотности посадки на единицу объема воды, а для квакш – наоборот. По всей видимости, это объясняется видоспецифическими особенностями использования пространства на ранних этапах онтогенеза: личинки жерлянки большую часть времени проводят у дна, тогда как квакши – в пелагической части водоема (Кузьмин, 2012).

Для природных водоемов Ляпков и Северцов (1981) указывали на то, что между личинками *B. orientalis* и *D. japonicus*, схожих по экологии, возникла межвидовая конкуренция (Филипчук, 1993), которая проявлялась в увеличении длительности личиночного развития и повышенной смертности первых. При этом в лабораторных условиях, в сравнении с природными, межвидовая конкуренция личинок амфибий проявляется гораздо сильнее (Skelly, Kiesecker, 2001). Однако при совместном выращивании личинок изучаемых нами видов с увеличением доли одного из них не наблюдалось негативного воздействия на выживаемость, развитие и рост другого. Напротив, с увеличением числа личинок *B. orientalis* в контейнере за счет уменьшения количества личинок *D. japonicus* происходило угнетение развития и роста первых, и наоборот. Таким образом, в лабораторных условиях нами не отмечено заметной межвидовой конкуренции между личинками дальневосточной жерлянки и дальневосточной квакши. Вероятно, это обусловлено различным использованием

пространства водоема, что наблюдается и в природе (Кузьмин, 2012). Так, по наблюдениям Ляпкина и Северцова (1981), большая часть личинок *D. japonicus* (90.1–98.1%) в естественных водоемах держится у прибрежных зарослей, а 51.2–65.5% личинок *B. orientalis* располагается на открытых участках или в зарослях в центре водоема. При этом пространственное расхождение личинок двух видов в ограниченном объеме воды (например, в одном экспериментальном контейнере) не позволило бы избежать взаимного влияния экзометаболитов, если бы оно имело место. Вероятно, этот фактор не является значимым для развития и роста изученных видов. Напротив, согласно результатам наших исследований, аналогично результатам других исследований по моделированию возрастающей плотности посадки (Martínez et al., 1996; Godome et al., 2018; Немыко и др., 2019; Кидов и др., 2020; 2022a; Diep et al., 2022), в результате значимой внутривидовой конкуренции неясной природы личинки каждого из видов ингибировали развитие и размеры выходящих на сушу конспецификов.

Вероятно, наблюдаемое явление вписывается в представление о том, что сосуществование двух экологически схожих видов возможно лишь в том случае, когда именно внутривидовая конкуренция каждого из этих видов оказывает большее влияние на выживаемость особей (Chesson, 2000).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счет средств Программы развития Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства “Приоритет-2030”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева по биоэтике (протокол № 1 от 06.09.2019).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белова В.Т., 1972. Размножение и развитие бесхвостых амфибий в долине реки Супутинка (Приморский край) // Зоологический журнал. Т. 51. № 9. С. 1419–1421.

Белова В.Т., 1973. Бесхвостые амфибии кедрово-широколиственных лесов юга Приморского края (экология, биогеоэкологическая роль, сукцессионные изменения). Дис. ... канд. биол. наук. Уссурийск: УГПИ. 139 с.

Белова В.Т., Костенко В.А., 1972. Экология фоновых видов бесхвостых амфибий в кедрово-широколиственных лесах южного Сихотэ-Алиня // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 299–300.

Гиричева Е.Е., Абакумов А.И., 2017. Пространственно-временная динамика и принцип конкурентного исключения в сообществе // Компьютерные исследования и моделирование. Т. 9. № 5. С. 915–824. <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2017-9-5-815-824>

Дмитриева Е.В., 2007. Влияние плотности икры на темпы развития и смертность серой жабы (*Bufo bufo*) в лабораторных условиях // Зоологический журнал. Т. 86. № 2. С. 229–235.

Кидов А.А., Африн К.А., Степанкова И.В., Гориков А.А., 2020. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) при различной плотности посадки в зоокультуре // Известия Горского государственного аграрного университета. Т. 57. № 1. С. 164–169.

Кидов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Кидова Е.А., 2022. Особенности размножения и раннего развития у самого высокогорного земноводного территории бывшего СССР – батурской жабы (*Bufo baturae*, Amphibia, Bufonidae) (по результатам лабораторных исследований) // Зоологический журнал. Т. 100. № 2. С. 153–164. <https://doi.org/10.31857/S0044513421120060>

Кидов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Соколова А.Д., 2022a. Влияние начальной плотности на личиночное развитие зеленой жабы (*Bufo viridis*, Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. Т. 8 (74). № 3. С. 68–76.

Коротков Ю.М., 1975. Потенциальная репродуктивность популяций некоторых амфибий и рептилий // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 102–106.

Коротков Ю.М., 1979. Некоторые данные о дальневосточной квакше в Приморье // Экология. Т. 3. С. 95–96.

Кузьмин С.Л., 1992. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука. 168 с.

Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.

Кузьмин С.Л., 2012. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.

- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК, 434 с.
- Ляпков С.М., Северцов А.С., 1981. Механизм существования двух видов дальневосточных Апуга // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 3. С. 398–409.
- Немыко Е.А., Кидов А.А., Вяткин Я.А., 2019. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, *Lissotriton lantzi* при различной плотности посадки в зоокультуре // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 113–125.
- Пястолова О.А., Иванова Н.Л., 1978. Экологическое значение неоднородности темпов роста и развития в популяциях *Bombina orientalis* и *Dryophytes japonicus* // Амфибии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 27–28.
- Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н., 1989. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск: УрО АН СССР. 156 с.
- Роус С., Роус Ф., 1964. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост // Механизмы биологической конкуренции. Москва: Мир. С. 263–276.
- Филипчук Н.В., 1992. Некоторые данные по экологии дальневосточных амфибий на юге Приморья // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск. С. 329–330.
- Филипчук Н.В., 1993. Биология личинок фоновых видов бесхвостых амфибий в лесах Южного Приморья. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 177 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., 1970. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия // Экология. № 1. С. 77–82.
- Altig R., Whiles M.R., Taylor C.L., 2007. What tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats // Freshwater Biology. V. 52. Iss. 2. P. 386–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01694.x>
- Altwegg R., 2003. Multistage density dependence in an amphibian // Oecologia. V. 136. Iss. 1. P. 46–50. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1248-x>
- Arribas R., Díaz-Paniagua C., Caut S., Gomez-Mestre I., 2015. Stable isotopes reveal trophic partitioning and trophic plasticity of a larval amphibian guild // PLoS ONE. V. 10. № 6. Article number: e0130897. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130897>
- Baker G.C., Beebee T.J.C., Ragan M.A., 1999. *Prototheca richardsi*, a pathogen of anuran larvae, is related to a clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence // Microbiology. V. 145. Iss. 7. P. 1777–1784. <https://doi.org/10.1099/13500872-145-7-1777>
- Bardsley L., Beebee T.J., 1998. Interspecific competition between *Bufo* larvae under conditions of community transition // Ecology. V. 79. Iss. 5. P. 1751–1759. [https://doi.org/10.1890/00129658\(1998\)079\[1751:ICBBLU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/00129658(1998)079[1751:ICBBLU]2.0.CO;2)
- Beebee T.J.C., 1991. Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga // Canadian Journal of Zoology. V. 69. № 8. P. 2146–2153. <https://doi.org/10.1139/z91-300>
- Berven K.A., 1990. Factors Affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. V. 71. № 4. P. 1599–1608.
- Berven K.A., Chadra B.G., 1988. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*) // Oecologia. V. 75. № 1. P. 67–72. <https://doi.org/10.1007/BF00378815>
- Bókony V., Üveges B., Móczár Á.M., Hettyey A., 2018. Competition induces increased toxin production in toad larvae without allelopathic effects on heterospecific tadpoles // Functional Ecology. V. 32. Iss. 3. P. 667–675. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12994>
- Buxton V.L., Sperry J.H., 2017. Reproductive decisions in anurans: A review of how predation and competition affects the deposition of eggs and tadpoles // BioScience. V. 67. № 1. P. 26–38.
- Caut S., Angulo E., Díaz-Paniagua C., Gomez-Mestre I., 2013. Plastic changes in tadpole trophic ecology revealed by stable isotope analysis // Oecologia. V. 173. Iss. 1. P. 95–105. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2428-3>
- Chesson P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 31. P. 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Connell J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus* // Ecology. V. 42. Iss. 4. P. 710–723. <https://doi.org/10.2307/1933500>
- Dash M.C., Hota A.K., 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles // Ecology. V. 61. № 5. P. 1025–1028. <https://doi.org/10.2307/1936818>
- Diep D.X., Huong H.K., Tu C.C., Nam H.K., 2022. The effects of different stocking densities and feed types on frogs' growth and survival rates (*Rana tigerina* Dubois, 1981) reared in composite tanks // Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgeh. V. 74. P. 1–9.
- Faragher S.G., Jaeger R.G., 1998. Tadpole bullies: Examining mechanisms of competition in a community of larval anurans // Canadian Journal of Zoology. V. 76. № 1. P. 144–153.

- Gazzola A., Buskirk J.V., 2015. Isocline analysis of competition predicts stable coexistence of two amphibians // *Oecologia*. V. 178. P. 152–159.
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3273-y>
- Godome T., Tossavi C.E., Djissou A.S.M., Zounon Y., Ouattara I.N., Fiogbe E.D., 2018. Effect of stocking density on the survival and growth of *Hoplobatrachus occipitalis* (Gunther, 1858) (Amphibia: Dicroglossidae) of tadpoles reared in ponds from Benin // *International Journal of Aquaculture*. V. 8. № 18. P. 137–144.
- Gosner K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae // *Herpetologica*. V. 16. P. 183–190.
- Griffiths R.A., Edgar P.W., Wong A.L.-C., 1991. Interspecific competition in tadpoles: growth inhibition and growth retrieval in natterjack toads, *Bufo calamita* // *Journal of Animal Ecology*. V. 60. № 3. P. 1065–1076.
- Hardin G., 1960. The competitive exclusion principle // *Science*. V. 131. № 3409. P. 1292–1297.
<https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>
- Hassell M., Comins H., May R. 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics // *Nature*. V. 370. P. 290–292.
<https://doi.org/10.1038/370290a0>
- Hening A., Nguyen D.H., 2020. The competitive exclusion principle in stochastic environments // *Journal of Mathematical Biology*. V. 80. P. 1323–1351.
<https://doi.org/10.1007/s00285-019-01464-y>
- Heyer W.R., Donnelly M.A., McDiarmid R.W., Hayek L.-A.C., Foster M.S., 1994. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Washington London: Smithsonian institution press. 364 p.
- Hutchinson G.E., 1961. The paradox of the plankton // *The American Naturalist*. V. 95. № 882. P. 137–145.
<https://doi.org/10.1086/282171>
- Kidov A.A., Matushkina K.A., Uteshev V.K., Timoshina A.L., Kovrina E.G., 2014. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) // *Russian Journal of Herpetology*. V. 21. № 1. P. 40–46.
- Light L.E., 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects // *Ecology*. V. 48. Iss. 5. P. 736–745.
<https://doi.org/10.2307/1933731>
- Martínez I.P., Álvarez R., Herráez M.P., 1996. Growth and metamorphosis of *Rana perezi* larvae in culture: Effects of larval density // *Aquaculture*. V. 142. № 3–4. P. 163–170.
- Morin P.J., 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles // *Ecology*. V. 68. № 3. P. 675–683.
<https://doi.org/10.2307/1938473>
- Munguia-Fragoso P.V., Alatorre-Jacome O., Aguirre-Becerra H., García-Trejo J.F., Soto-Zarazúa G.M., Rico-García E., 2015. Growth and metabolic effects of stocking density in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) under greenhouse conditions // *International Journal of Agriculture & Biology*. V. 17. № 4. P. 711–718.
<https://doi.org/10.17957/IJAB/14.0002>
- Murray D.L., 1990. The effects of food and density on growth and metamorphosis in larval wood frogs (*Rana sylvatica*) from central Labrador // *Canadian Journal Zoology*. V. 68. № 6. P. 1221–1226.
<https://doi.org/10.1139/z90-182>
- Polis G.A., Myers C.A., Holt R.D., 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 20. P. 297–330.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>
- Semlitsch R.D., Caldwell J.P., 1982. Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki* // *Ecology*. V. 63. Iss. 4. P. 905–911.
<https://doi.org/10.2307/1937230>
- Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K., 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // *Ecology*. V. 69. № 1. P. 184–192.
<https://doi.org/10.2307/1943173>
- Skelly D.K., Kiesecker J.M., 2001. Venue and outcome in ecological experiments: manipulations of larval anurans // *Oikos*. V. 94. Iss. 1. P. 199–208.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.t01-1-11105.x>
- Smith D.C., 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. V. 68. № 2. P. 344–350.
- Stein M., Mukherjee S., Duchet C., Moraru G.M., Blaustein L., 2017. Testing for intraspecific and interspecific larval competition between two anurans: *Hyla savignyi* and *Bufo viridis* // *Hydrobiologia*. V. 795. Iss. 1. P. 81–90.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3119-1>
- Tejedo M., Reques R., 1992. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*) // *Journal of Herpetology*. V. 26. № 2. P. 146–152.
- Thompson C.M., Popescu V.D., 2021. Complex hydroperiod induced carryover responses for survival, growth, and endurance of a pond-breeding amphibian // *Oecologia*. V. 195. № 4. P. 1071–1081.
<https://doi.org/10.1007/s00442-021-04881-3>
- Uteshev V.K., Gakhova E.N., Kramarova L.I., Shishova N.V., Kaurova S.A., Kidova E.A., Kidov A.A., Browne R.K., 2023. Russian collaborative development of reproduction technologies for the sustainable management of amphibian biodiversity // *Asian Herpetological Research*. V. 14. № 1. P. 103–115.
<https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.220043>
- Wilbur H.M., 1977. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica* // *Ecology*. V. 58. P. 206–209.
- Wilbur H.M., 1980. Complex life cycles // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 11. P. 67–93.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000435>

- Wilbur H.M., 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities // *Ecology*. V. 68. P. 1437–1452.
- Wilbur H.W., Alford R.A., 1985. Priority effects in experimental pond communities: Responses of *Hyla* to *Bufo* and *Rana* // *Ecology*. V. 66. № 4. P. 1106–1114.
- Wilbur H.W., Collins J.P., 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis // *Science*. V. 182. № 4119. P. 1305–1314.
- Wong A.L.-C., Beebee T.J.C., Griffiths R.A., 1994. Factors affecting the distribution and abundance of an unpigmented heterotrophic alga *Prototheca richardsi* // *Freshwater Biology*. V. 32. Iss. 1. P. 33–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb00863.x>
- Woodward B.D., 1983. Predator–prey interactions and breeding pond use of temporary pond species in a desert anuran community // *Ecology*. V. 64. Iss. 6. P. 1549–1555. <https://doi.org/10.2307/1937509>
- Woodward B.D., 1987. Interactions between woodhouse's toad tadpoles (*Bufo woodhousii*) of mixed sizes // *Copeia*. V. 1987. № 2. P. 380–386.
- Yu T.L., Lambert M.R., 2017. Conspecific visual cues: the relative importance of interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana kukunoris* // *Ethology Ecology & Evolution*. V. 29. Iss. 2. P. 193–199. <https://doi.org/10.1080/03949370.2015.1092477>

LARVAL DEVELOPMENT OF TWO SYNTOPIC AMPHIBIAN SPECIES (*BOMBINA ORIENTALIS*, ANURA, BOMBINATORIDAE AND *DRYOPHYTES JAPONICUS*, ANURA, HYLIDAE) LIVING SEPARATELY OR JOINTLY IN THE FAR EAST, BASED ON THE RESULTS OF LABORATORY STUDIES

A. A. Kidov^{1*}, R. A. Ivolga¹, E. D. Kopiski¹, Yu. E. Shakhina¹, D. A. Malnov¹, T. E. Kondratova¹

¹Russian State Agrarian University – MTAА, Moscow, 127550 Russia

*e-mail: kidov_a@mail.ru

Competition is known to render significant impacts both on population dynamics and community structure. As it has traditionally been believed, *Dryophytes japonicus* larvae inhibit *Bombina orientalis* larvae when cohabiting. The study is devoted to the study of the influence of these species on the development of each other in experimental conditions. The larvae were grown before metamorphosis in three variants: with single maintenance, together with conspecifics at different densities, as well as with the joint maintenance of individuals of the two species. When kept alone, *B. orientalis* larvae, in comparison with *D. japonicus*, are characterized by a higher survival rate (100% vs. 85%), a shorter duration of larval development and a longer body length of individuals during the period of metamorphosis. With an increase in the duration of larval development, the size of *D. japonicus* juveniles is increased. There are no differences in survival rate when growing larvae of each species at different densities. The duration of larval development varied significantly in different experimental groups. In both species, the duration of development correlated with the initial density per unit volume of water and per unit area of the bottom. With increasing density, the length and mass of the larvae are decreased. The bottom area renders a greater impact on the duration of larval development, as well as the length and body weight of *B. orientalis* juveniles than the volume of water. According to the results of regression analysis, with an increase in the initial planting density of *B. orientalis* by 100 specimens per square m of the bottom, the duration of larval development was increased by 4.7 days, the body length decreased by 0.83 mm, and the weight dropped by 0.06 g. The volume of water has a greater influence on the same indicators of larval development of *D. japonicus*. With an increase in the initial density by 1 specimen per water liter, the duration of larval development of *D. japonicus* was increased by 11.7 days, the body length decreased by 0.37 mm, and the weight dropped by 0.07 g. When the larvae of the two species were grown together with an increased proportion of one of them, a negative impact was observed neither on the survival nor the development, nor the growth of the other species. On the contrary, with an increased number of conspecifics in the container due to a decrease in the number of individuals of the other species, the development and growth of larvae of the former species was inhibited. Thus, in the laboratory conditions, no noticeable interspecific competition was observed between the larvae of *B. orientalis* and *D. japonicus*. The authors suggest that a successful coexistence of these two species is associated with pronounced intraspecific competition in each of them, this previously noted for other animal taxa.

Keywords: tailless amphibians, density, competition, survival