

ДЕПАРТАМЕНТ ОБРАЗОВАНИЯ
АДМИНИСТРАЦИИ МУНИЦИПАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ ГОРОД КРАСНОДАР
МУНИЦИПАЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ «МАЛАЯ
АКАДЕМИЯ» МУНИЦИПАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ ГОРОД КРАСНОДАР
(МУ ДО «МАЛАЯ АКАДЕМИЯ»)

Исследовательская работа

**«ЛИЧИНКИ АМФИБИЙ КАК БИОИНДИКАЦИОННАЯ
ТЕСТ-СИСТЕМА ДЛЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ВОДНОЙ
СРЕДЫ ОБИТАНИЯ»**

Работу выполнила:
Гниденко Анна Николаевна,
учащаяся МУ ДО Малая академия,
ученица 9 класса МАОУ СОШ №6
г. Краснодара

Научный руководитель:
Гниденко Елена Николаевна,
педагог дополнительного образования
МУ ДО Малая академия

Краснодар, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	5
1.1 Влияние антропогенных факторов на рост и развитие бесхвостых земноводных	5
1.2 Стабильность развития бесхвостых земноводных	6
1.2.1. Абиотические факторы среды, оказывающие влияние на развитие бесхвостых земноводных	7
1.2.2 Биотические факторы, оказывающие влияние на развитие бесхвостых земноводных	8
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	10
3.РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	13
3.1. Особенности развития бесхвостых земноводных (Amphibia, Anura)....	13
3.2. Диагностические признаки личинок бесхвостых земноводных.....	19
3.3. Критерии состояния биоценозов бесхвостых земноводных Краснодарского края.....	23
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	24
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	25
Приложение	27

ВВЕДЕНИЕ

В соответствии с программой интегрированного мониторинга окружающей среды (1990), международной «Конвенцией о биологическом разнообразии» (1992) и российскими программами, Национальной стратегией сохранения биоразнообразия России (2001), программой фундаментальных исследований президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» актуальными являются исследования по выявлению качественного и количественного состава элементов биоразнообразия для организации их комплексной охраны и возможного использования в прикладных целях, особенно биоиндикации и мониторинге.

Актуальность

Земноводные представляют большой интерес для их использования в качестве биоиндикаторов состояния антропогенных экосистем, что определяется их широким распространением, способностью заселять нарушенные местообитания [5, 12].

Однако важную роль в биомониторинге играют либо отдельные виды-индикаторы [11, 14], применение которых имеет некоторые ограничения, либо исследователями рассматривается лишь небольшой спектр эколого-биологических особенностей амфибий как средств биоиндикации [1, 4, 6, 8, 14].

До настоящего времени земноводные не выступали объектом регионального биомониторинга, имеются отдельные сведения о их фаунистических и экологических особенностях [9, 10]). Поэтому анализ комплекса популяционных характеристик личиночных стадий, биотопической приуроченности фоновых видов на территориях с различной антропогенной нагрузкой представляет особый интерес в условиях Краснодарского края.

Характерные изменения, происходящие у амфибий на эмбриональном и постэмбриональном этапах развития, могут быть легко зафиксированы и определены для выявления различных аномалий. Однако, до настоящего времени имеется только одна обобщенная таблица стадий развития травяной лягушки (*Rana temporaria*) [7], по которой можно фиксировать морфологические изменения на определенных стадиях эмбрионального или личиночного развития и/или в период метаморфоза. К сожалению, для других личинок земноводных, обитающих на территории России, диагностических таблиц не существует, поэтому определить вид на ранних стадиях развития не предоставляется возможным.

Цель данной работы – выявление диагностических морфологических признаков личинок амфибий в качестве использования их в биоиндикационной тест-системе для экологической оценки водной среды обитания.

Задачи исследования:

1. Изучить этапы развития и внешнюю морфологию головастиков типичных представителей Краснодарского края - чесночницы обыкновенной

(*Pelobates fuscus*), жабы зеленой (*Bufo viridis*), лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus*);

2. Проанализировать изменчивость морфометрических показателей, выявить диагностические признаки, характерные для каждого вида на разных личиночных стадиях развития;

3. Выявить диагностические признаки личинок бесхвостых земноводных Краснодарского края для использования их в экологической оценке водной среды обитания.

Гипотеза: На воздействие различных токсических веществ головастики амфибий отвечают определенными морфологическими и физиологическими изменениями.

Объект исследования: личинки бесхвостых земноводных Краснодарского края.

Предмет исследования: диагностические признаки личинок земноводных на определенных стадиях эмбрионального, личиночного развития и в период метаморфоза.

Практическая значимость:

Изучение морфометрических признаков головастиков *Amphibia, Anura* служит фундаментом для дальнейших батрахологических мониторинговых исследований. Информация по внешней морфологии личинок на разных стадиях развития является подспорьем при составлении сравнительной характеристики популяций бесхвостых земноводных в естественных местах обитания и местах с антропогенной нагрузкой.

Полученные сведения необходимы для диагностирования вида в тех случаях, когда затруднительно обнаружение взрослых особей. Данные признаки могут использоваться в биоиндикационной тест-системе для экологической оценки водной среды обитания.

1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Влияние антропогенных факторов на рост и развитие бесхвостых земноводных

Антропогенные факторы возникают в результате деятельности человека, приводящей либо к прямому воздействию на живые организмы, либо к изменению среды их обитания. При этом различается воздействие человека как биологического организма и его хозяйственная деятельность (техногенные факторы).

О.В. Янчуревич [17] в своих исследованиях отметил, что к антропологическим факторам наиболее чувствительны *Hyla arborea*, *Bombina bombina* и *P. fuscus*, а наиболее толерантны – лягушки комплекса *Rana esculenta*.

Интенсивное освоение земель для хозяйственных нужд и соответственно использование пресной воды в системе орошения в условиях естественной аридности региона приводит к резкому недостатку пригодных для нереста водоемов и принуждает обыкновенную чесночницу использовать временные, мелкие и загрязненные водоемы, где резко возрастает процент смертности икры и головастиков, не успевающих завершить метаморфоз. В последнее время применение синтетических моющих средств жителями горных районов резко сказалось на химическом составе вод, в связи, с чем многие реки и ручьи не пригодны для нереста [12].

Все стадии онтогенеза земноводных чувствительны к воздействию токсикантов. На ранних стадиях онтогенеза токсиканты выступают в качестве одного из селективных факторов; выживают особи относительно резистентные к загрязнителям [10]. Выжившие в условиях загрязнения особи имеют иные морфометрические и форфофизиологические особенности (размеры тела, индексы внутренних органов, гематологические показатели), чем одновозрастные особи в чистых водоемах.

По результатам исследований многих авторов [5-11, 13] было отмечено, что в структуре популяций, находящихся в загрязненных пестицидами водоемах, наблюдаются следующие сходные изменения: в популяциях сокращается возрастной ряд, то есть снижается максимальный возраст; сокращается число половозрелых животных по сравнению с неполовозрелыми; среди размножающихся животных уменьшается доля самцов; достоверно меняется фенетическая структура популяции и т.д.

Также необходимо отметить, что влияние техногенных факторов привело к сокращению участков, которые могут служить экологическими нишами для некоторых видов, способных если не полностью, то хотя бы частично адаптироваться к условиям техногенного воздействия на биоценозы. К таким видам относятся: озерная лягушка, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница [11].

1.2 Стабильность развития бесхвостых земноводных

Жаркий климат, малая оводненность и изолированность водоемов друг от друга обеспечивает своеобразие цикла размножения амфибий. Для них характерны ранние сроки размножения и растянутость репродуктивного цикла. Практически для всех видов земноводных прослеживается тенденция сокращения сроков метаморфоза [13].

По данным О.В. Янчуревича [17] было отмечено, что для лягушек характерно формирование локальных популяций двух основных типов:

а) с растянутым возрастным рядом, обеспечивающий устойчивый средний уровень воспроизводства;

б) с коротким возрастным рядом, способным при неблагоприятных условиях обеспечить быстрое увеличение численности.

Установлено, что между линейными размерами (т.е. возраста) самки и количеством откладываемой икры существует взаимосвязь, которая выражается эмпирическим уравнением:

$$Q = q L^2$$

где, Q – количество икры в штуках;

L – размер самки в мм;

q – постоянная для вида.

Согласно этой формуле общее количество откладываемой икры прямо пропорционально размерам самки.

Отмечена также линейная связь между размерами откладываемых икринок и линейными размерами (возрастом) самки:

$$d = S L$$

где, d - диаметр яйца;

L – размер самки в мм;

S – постоянный коэффициент для вида.

Хотя плодовитость самок с возрастом увеличивается, абсолютный и относительный прирост икры с годами уменьшается. Так на втором году жизни количество икры у обыкновенной чесночницы составило 405-495 штук, что соответствовало 100%-му относительному приросту, на третьем – 607-1033 (82,22%), на четвертом – 1043-1203 (36,95%), на пятом – 1292-1474 (23,15%) [13].

Таким образом, на рост и развитие бесхвостых земноводных оказывают влияние две группы факторов:

а) абиотические (температура, свет, состав воды, влияние заморозков, осадков);

б) биотические (плотность популяции, эмбриональная смертность, хищничество и др.).

1.2.1. Абиотические факторы среды, оказывающие влияние на развитие бесхвостых земноводных

В период размножения популяции характеризуются сложной пространственной структурой. В результате этого образуется сеть микропопуляций со специфическим генетическим и возрастным составом. У некоторых видов данных популяций, образованных наиболее мигрирующими от основных нерестилищ особями, насчитывают до 25% особей всех популяций. Под действием абиотических факторов зачастую на эмбриональных стадиях теряется еще до 25% особей от числа отложенных в популяциях яиц.

Среди многих абиотических факторов, влияющих на личиночное развитие амфибий, температура и свет (освещенность) имеют первостепенное значение. В литературе имеются многочисленные сведения о влиянии температуры на развитие некоторых видов бесхвостых земноводных [15, 16].

Освещенность

Относительно светового фактора данных явно недостаточно. Встречаются лишь разрозненные и противоречивые публикации о воздействии фотопериода на личиночное развитие бесхвостых земноводных [16]. Что касается освещенности, характер ее влияния на развитие земноводных изучено в недостаточной степени.

В целом, у некоторых авторов было установлено, что при повышенной температуре у головастиков на фоне ускорения развития замедляется рост. Увеличение темпов онтогенеза связано с генетически заложенной программой, по которой личинка, обитающая в пересыхающих водоемах с высокой температурой, необходимо в короткие сроки закончить метаморфоз до более длительного периода последующего развития, до первой зимовки.

Температура

В значении температурных условий для роста, развития и нормальной жизнедеятельности животных организмов крайне важно. Окружающая температура является важным фактором для бесхвостых земноводных, который во многом зависит от окружающей среды.

Однако значение температурных факторов для процессов индивидуального развития до сих пор изучено сравнительно мало.

Результаты работы Д.Н. Тархнишвилли, Ю.Ф. Манукян [15] экспериментально доказывают, что температурный фактор, в целом, не является причиной метаморфологических изменений, но создает условия для реализации действия гормональных изменений.

В результате анализа литературных данных было установлено, что относительно высокая температура (при достаточном питании, объеме воды, освещенности и пр.) благоприятствует быстрому развитию личинок. Низкая температура задерживает общее развитие, но не в одинаковой степени в разные периоды. Так во время личиночного роста увеличение размеров тела личинок протекает без заметных изменений от корма. У личинок следующего периода рост продолжается, но развитие организма тормозится в такой мере,

что дальнейшее формообразование не происходит. У личинок, вступивших в фазу метаморфоза, низкая температура не препятствует дальнейшей дифференцировке, хотя она несколько запаздывает и не мешает переходу в следующую стадию развития.

В природе ранние этапы онтогенеза бесхвостых земноводных протекают преимущественно на мелководье, в хорошо прогреваемых местах с высокой освещенностью в глубоких затененных водоемах, где температура не превышает +15°C, развитие происходит в несколько раз медленнее [15].

1.2.2 Биотические факторы, оказывающие влияние на развитие бесхвостых земноводных

Плотность популяции

В природе резкое повышение плотности популяции головастиков это обычное явление. Пересыхание водоемов, заселенных головастиками происходит не только на юге засушливых районов, но и на севере. Мелкие водоемы (типа маленьких прудов и крупных луж) быстреегреваются и служат излюбленным местом икрометания лягушек. Таким образом, возникновение популяций чрезмерной плотности типично для всех ландшафтных зон. Это в свою очередь вызывает комплекс приспособления амфибий на стадии личиночного развития.

Плотность играет важную роль в росте и развитии личинок бесхвостых земноводных. Многими авторами [1, 5, 8, 17] было экспериментально доказано, что в зависимости от плотности в среде накапливаются биологически активные вещества, которые оказывают на рост и развитие головастиков различное воздействие. В результате даже на сходной генетической основе формируются животные разных морфофизиологических, цитологических особенностей с разной продолжительностью личиночного периода.

Таким образом, внутривидовые механизмы регуляции численности амфибий в период их личиночного развития, основанные на химической сигнализации, обеспечивают завершение метаморфоза при изменении (ухудшении) условий среды и способствуют поддержанию биологической разнородности популяции путем формирования физиологической неоднородной генерации животных [5].

Экспериментально было установлено, что, если головастиков содержать в лабораторных условиях при максимальной плотности (в 5 литрах воды 800 штук) и рост, и развитие затормаживается (длина тела в возрасте 2 недель составляло лишь около 5 мм). Если же группу нормально развивающихся головастиков в возрасте 18 дней перенести в воду, обогащенную продуктами жизнедеятельности (экскрементами) в условиях повышенной плотности (10 головастиков в 2 литрах воды), то период метаморфоза затягивается, и выход головастиков на сушу приходится на более поздние сроки, чем у других головастиков.

Эмбриональная смертность и хищничество

Вышеперечисленные факторы взаимосвязаны между собой и показывают непосредственное влияние на такой лимитирующий фактор популяции как смертность.

Работами многих авторов показано, что основной причиной гибели бесхвостых амфибий на стадии личинки является уничтожение их хищниками: личинками жуков-плавунцов и стрекоз, пиявками, водяными клопами, тритонами и зелеными лягушками. В работах А.С. Северцова и Г.С. Суровой [13] отмечено, что данные хищники поедают мелких головастиков. В естественных водоемах наиболее быстро развивающиеся и жизнеспособные головастики (обычно они держатся в скоплениях на хорошо прогреваемых мелководных местах) крупнее, чем остальные особи популяции, которые развиваются медленнее и встречаются поодиночке по всему водоему, поэтому последние подвергаются большему влиянию со стороны хищников. Более крупные головастики менее доступны личинкам плавунца.

Хищниками личинок земноводных являются позвоночные животные, такие как рыбы (щука, окунь и др.), змеи (водяной уж, обыкновенный уж, режущая гадюка), многие птицы (аисты, цапли, вороны, кукушки). В диетах некоторых птиц (авдотка, белый аист, серая цапля, малая белая цапля) обыкновенные чесночницы составляют до 24 – 30%, также известен каннибализм в форме личинка – личинка.

Смертность зависит от многих причин: генетической и физиологической полноценности особей, влияния неблагоприятных физических условий среды, воздействия хищников, паразитов, болезней и т.п. На разных стадиях жизненного цикла эти факторы действуют с разной силой. Вследствие этого наблюдается повышенная гибель особей на ранних периодах жизни. Это подтверждается тем, что взрослые формы более защищены и выносливы относительно воздействию внешних факторов [5, 8, 17].

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выполнения исследовательской работы материал собирался в течение 2021-2023 гг. на территории города Краснодар, его окрестностей, Северского района, а также во время полевых выездов в рамках комплексной краеведческой экспедиции «К истокам» (Апшеронский, Мостовский районы Краснодарского края), организованной МУ ДО «Малая академия» при поддержке Департамента образования администрации муниципального образования город Краснодар.

Икра земноводных собиралась из естественных водоемов, извлекалась одна кладка (рисунок 1), которую осторожно переносили в лабораторию и инкубировали целиком при рассеянном естественном периодическом освещении (100 лк) и температуре 21°C.



Рисунок 1 – Кладка икры озерной лягушки

При содержании головастиков использовали водопроводную воду, которая предварительно отстаивалась (дехлорировалась) в открытой посуде около двух суток. Воду в емкостях полностью не меняли, во избежание травмирования и повреждения личинок. Экскременты удалялись раз в сутки, при этом убыль воды восполняли свежей. Головастиков содержали в одинаковых условиях освещенности и кормления. Плотность содержания устанавливали по данным О.А. Пястоловой (2001) (рисунок 2).

Для полноценного и разнообразного кормления головастиков в аквариум помещали водную растительность и небольшие камни с илом (грунтом). При переходе личинок к активному питанию, головастиков кормили запаренными листьями клевера, одуванчика, тонкими ломтиками огурца, так же применялся сухой аквариумный корм (дафнии). Помимо этого,

головастики начинают самостоятельно питаться детритом и обрастаниями на камнях водной растительности.



Рисунок 2 – Содержание головастиков в лабораторных условиях

Материал фиксировался один раз в сутки. Для фиксации применялся только живой материал. Соблюдали основное требование при выполнении фиксации – объем фиксированной жидкости был не менее 3:1 к объему материала. В качестве фиксатора использовали 72% раствор этилового спирта. Во избежание деформации при хранении объекты хранили небольшими партиями.

При описании внешней морфологии личинок использовался бинокляр МБС-10. Стадирование проводили на основе регистрации появления или изменения ключевых морфологических признаков. Для определения стадий развития была использована основная схема развития бесхвостых земноводных по Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. [7].

В процессе изучения метрических признаков были использованы следующие промеры (рисунок 3):

- 1) Общая длина тела (TL) – расстояние от кончика морды до конца хвостового плавника;
- 2) Длина туловища (L) – расстояние от кончика морды до анального отверстия;
- 3) Длина хвоста (L.cd) – расстояние от анального отверстия до конца хвостового плавника;
- 4) Расстояние между ноздрями (Sp.n);
- 5) Длина ротового диска (L.od);
- 6) Расстояние от глаза до ноздри (D.n.o.);
- 7) Расстояние от ноздри до ротового диска (D.n.m);
- 8) Расстояние между глазами (Sp.o).

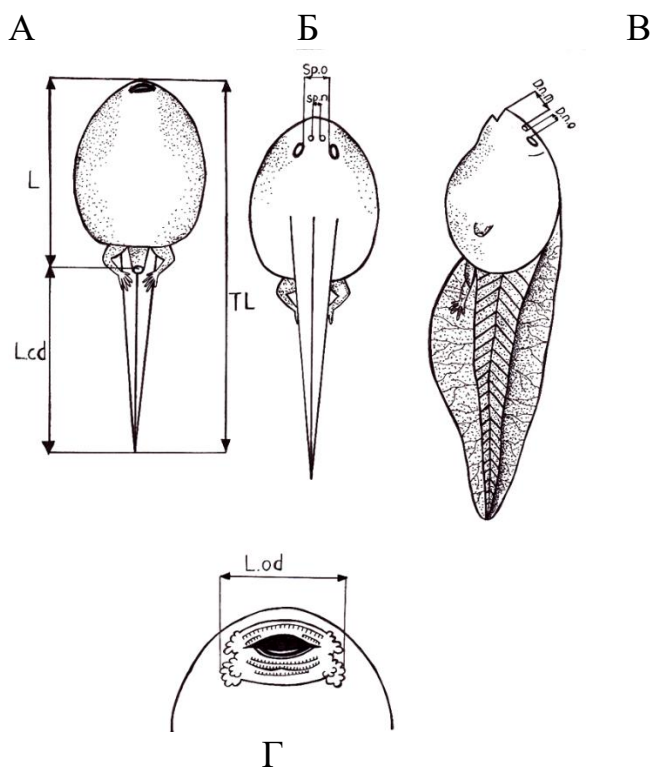


Рисунок 3 – Основные промеры головастика
(А – вид снизу, Б – вид сверху, В – вид сбоку, Г – ротовой аппарат)

Следует отметить, что промеры применялись для всех головастика, независимо от стадии развития и вида.

Весь изученный материал подвергался морфологическому описанию. При исследовании были рассмотрены основные признаки внешней морфологии головастика:

- а) общая форма тела;
- б) форма хвостового плавника и плавниковой складки;
- в) степень развития задних и передних конечностей;
- г) форма анального отверстия;
- д) пигментация хвоста и конечностей;
- е) строение ротового аппарата;
- ж) форма оперкулярного отверстия.

Измерение проводили с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,01 мм, полученные данные заносились в таблицы (приложение, таблица 1-3).

Для выявления морфометрических признаков и их изменчивости были проанализированы и сопоставлены головастики трех видов (*P. ridibundus*, *B. viridis*, *P. fuscus*) из нескольких популяций, которые включали в себя выборки из Северского, Апшеронского и Мостовского районов Краснодарского края, города Краснодар и его окрестностей.

В целом было обработано 59 экземпляров головастика зеленой жабы, 85 экземпляров головастика озерной лягушки, 76 экземпляров головастика обыкновенной чесночницы.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Особенности развития бесхвостых земноводных (*Amphibia, Anura*)

В развитии бесхвостых земноводных выделяют следующие основные периоды: эмбриональный, личиночный и метаморфоз. Каждый из них характеризуется определенным состоянием и появлением специфических признаков, которые необходимы для взрослого животного, ведущего наземный образ жизни. Личиночные органы присуще всем бесхвостым земноводным. Они закладываются на ранних этапах развития, однако начинают функционировать на последующих.

Яйца земноводных не имеют водонепроницаемой оболочки. Для благоприятного их развития необходимо постоянное обязательное увлажнение. Верхняя половина яйца темно-бурая или черная (анимальный полюс), а нижняя белая (вегетативный полюс) (рисунок 4).



Рисунок 4 – Икринки озерной лягушки с выраженным анимальным и вегетативным полюсом

Темная окраска анимального полюса служит экраном, защищающим яйцо от губительного воздействия ультрафиолетовых лучей. Таким образом, при кладке икринки земноводных поворачиваются темной стороной вверх, что представляет собой важное приспособление.

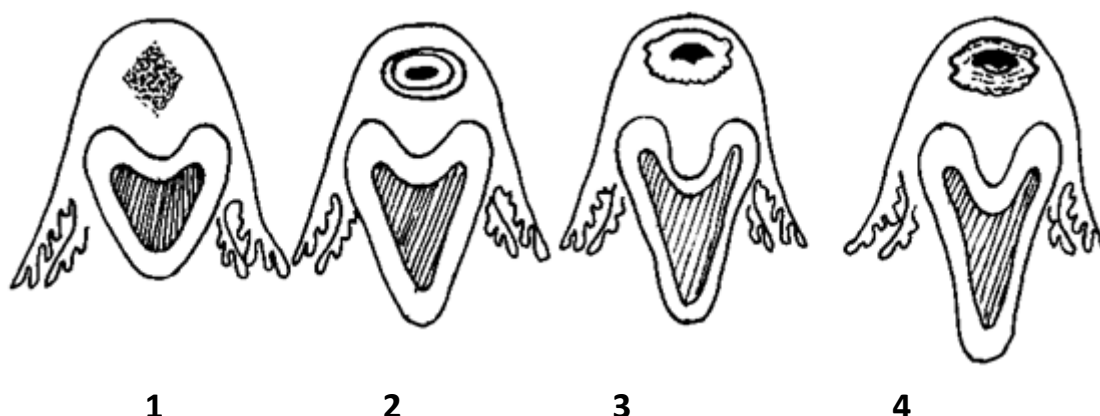
подавляющее большинство земноводных откладывают икру в пресные водоемы. Изначально икра амфибий находится на дне водоема, позже, вследствие изменения консистенции студенистой оболочки, икра поднимается на поверхность воды, где и осуществляются поздние стадии эмбриогенеза.

Весь эмбриональный период состоит из трех стадий: дробление, гаструляция и нейруляция.

На позднем эмбриональном периоде у зародыша появляются зачатки наружных жабр, начинает формироваться присоска. Эмбрион имеет тело, разделенное на два отдела: головной и туловищный. На дистальной части туловищного отдела происходит возникновение зачатка хвостовой почки. В конце эмбрионального развития одноклеточные железы зародыша начинают выделять фермент, способствующий растворять оболочку яйца.

Из яиц вылупляются личинки, вся организация которых приспособлена к жизни в воде. Наличие личиночной стадии расширяет возможности питания развивающегося организма, улучшает снабжение его кислородом, создает возможность перемещения в наиболее благоприятные условия существования.

В начале личиночного развития части тела личинки едва обозначены. Голова отделена от туловища легким перехватом, а на заднем конце тела располагается хвостовая почка. В это время личинки еще не способны активно передвигаться. Они большими гроздьями неподвижно висят на пустых оболочках яиц, удерживаясь особым личиночным органом – присоской (рисунок 5).



- 1 – четырехлопастной зачаток рта;
- 2 – формирование внутренних и наружных губ;
- 3 – образование ротовых сосочков;
- 4 – кератинизация ротовых частей.

Рисунок 5 – Формирование ротового аппарата

На ранней стадии развития личинка питается остаточным желтком. Нижняя поверхность головы такой личинки имеет ротовое впячивание, прилегающее к тонкостенной широкой глотке. Процесс дыхания становится интенсивным. У личинки происходит дифференцировка наружных жабр. Они располагаются в виде двух-трех пар небольших отростков по бокам головы (рисунок 6).



Рисунок 6 – Головастики зеленой жабы с наружными жабрами

В связи с тем, что на ранней стадии развития личинки еще не отыскивают активно пищу и малоподвижны, органы чувств у них развиты слабо. На переднем конце головы есть парные ямки – органы обоняния, недоразвитые глаза. Важнейшее значение в это время имеют органы боковой линии, представленные небольшими сосочками эпидермиса, которые расположены рядами вдоль всего тела, вокруг глаз и на других частях головы. Они воспринимают колебания воды, исходящие от различных окружающих предметов. В этот период личинки разных видов лягушек и жаб держатся большой компактной стаей. Таким образом, создается темная сплошная масса, которая имеет все условия для более полного поглощения солнечных лучей, что создает дополнительные температурные «микроусловия», благоприятствующие развитию.

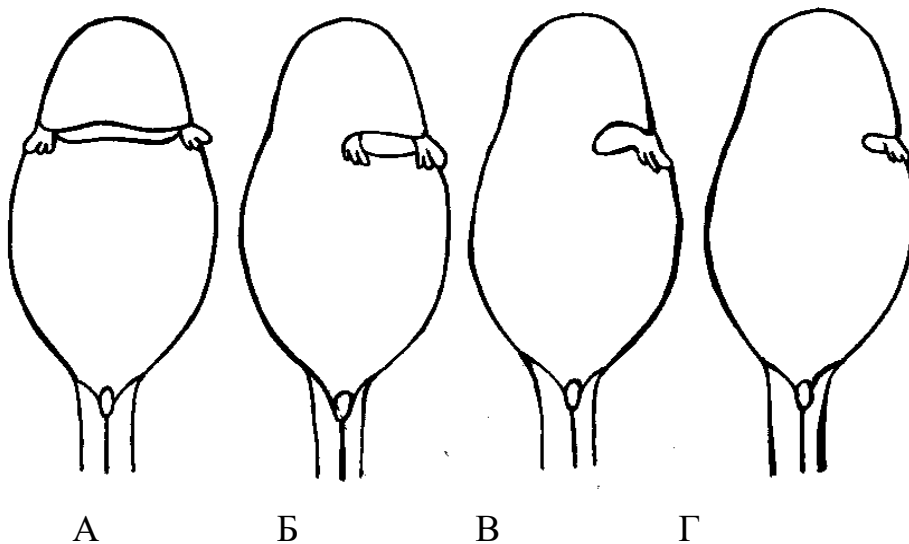
После того, как желток оказывается полностью израсходованным, у личинок формируется ротовой аппарат. Зачаток рта углубляется, и в виде небольших валиков возникают верхняя и нижние губы. По их свободным краям образуются небольшие мясистые сосочки, которые, по-видимому, выполняют осязательную функцию. Начальная кератинизация челюстей становится видимой как появление пигментации. Сначала ороговевают внутренние губы в виде «клювика», который располагается в центре ротового диска. На наружных губах образуются ряды эктодермальных роговых зубчиков (рисунок 7). Такое совершенствование ротового аппарата помогает личинке соскабливать пищу с подводных предметов.

При активном питании головастика открывается анальное отверстие, представляющее собой складку плавниковой оторочки. Личинка, перешедшая к самостоятельной добыче пищи, начинает активно двигаться. Тело ее становится более округлым, хвост удлиняется и расширяется за счет развития вокруг него плавника, превращаясь в сильный орган движения.



Рисунок 7 – Ротовой аппарат головастика озерной лягушки

Наружные жабры к этому времени достигают максимального развития. С боковых сторон головы на наружные жабры начинает нарастать оперкулярная складка (рисунок 8). Затем происходит поступательное зарастание ее справа налево так, что остается только левостороннее оперкулярное отверстие (дыхальце), через которое еще видны концевые участки наружных жабр. К концу личиночного периода левостороннее отверстие имеет вид кармана, которое располагается в нижней части головного отдела и смещено в сторону хвостового плавника. Дыхальце сохраняется до начала метаморфоза и прорыва передних конечностей.



- А – нарастание оперкулярной складки на наружные жабры;
- Б – зарастание оперкулярной складки справа налево;
- В – начало формирования дыхальца;
- Г – сформированное дыхальце.

Рисунок 8 – Формирование оперкулярного отверстия головастика

На более поздних стадиях у головастика формируется задние конечности (рисунок 9). Сначала появляются их зачатки. Из них формируются почки задних конечностей. Затем они увеличиваются, слегка изгибаются, и появляется зачаток коленного сустава. Дистальный конец почки уплощается и удлиняется, после чего приобретает вид «лопаточки». К этому периоду происходит полное формирование коленного сустава. Первоначально на конце задней конечности появляются контуры трех пальцев. Потом обозначаются контуры всех пяти пальцев. К концу личиночного периода головастики имеют сформировавшиеся задние конечности: четко изогнуты на уровне колена и все пять пальцев разделены межпальцевой перепонкой.



Рисунок 9 – Формирование задних конечностей

Главной особенностью метаморфоза является изменение размеров хвоста. В начале периода хвост достигает максимальной величины, затем происходит его редукция. Хвостовой плавник опускается вниз, исчезает его кожная складка и он постепенно уменьшается в размере (рисунок 10).



Рисунок 10 – Редукция хвостового плавника

Существенные изменения происходят с ротовым аппаратом (рисунок 11). Вследствие метаморфозного поста, когда головастики перестают питаться, редуцируются внутренние губы, исчезают роговые зубчики и губные сосочки. После полного исчезновения роговых частей ротового аппарата, ротовое отверстие слегка изгибается и приобретает дугообразную форму. К концу метаморфоза формируется язык, и угол рта достигает задней линии глаза.



Рисунок 11 – Формирование ротового аппарата

В начале метаморфоза с брюшной стороны можно увидеть очертания передних конечностей (рисунок 12). Изначально через оперкулярное отверстие появляется левая передняя конечность. Правая передняя конечность самостоятельно прорывает латеральную часть грудного отдела кожистой (оперкулярной) складки. Передние конечности головастика имеют четыре пальца. Окончание метаморфоза характеризуется тем, что головастики, при полной редукции личиночных органов, приобретают признаки взрослого животного.

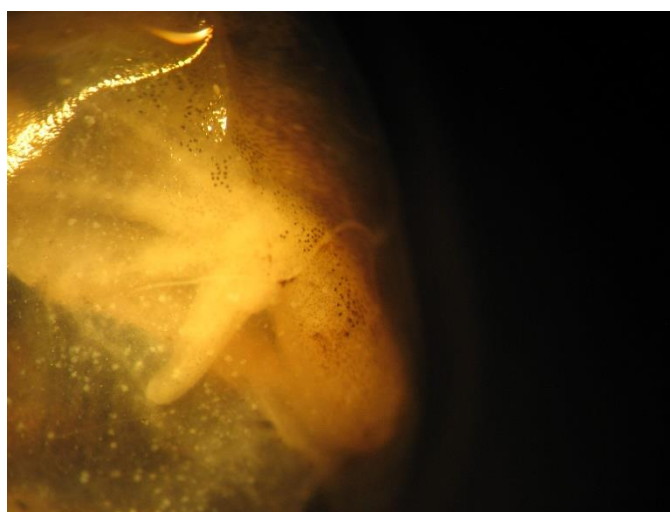


Рисунок 12 – Формирование передних конечностей

3.2. Диагностические признаки личинок бесхвостых земноводных

На основании анализа литературных данных и собственных исследований несмотря на общие черты развития бесхвостых земноводных, имеются индивидуальные особенности, характерные для определенного вида:

3.2.1. Форма икряного комка

Существуют отличия в форме икряного комка и длительности развития. Так, лягушки (*Pelophylax*) откладывают икринки в несколько порций, формируя комок (рисунок 13). Количество комков в одном водоеме может достигать до нескольких десятков.



Рисунок 13 – Икряной комок озерной лягушки

У чесночниц (*Pelobates*) кладка икры напоминает толстый колбасовидный шнур, в котором икринки располагаются хаотично (рисунок 14).



Рисунок 14 – Икряной шнур чесночницы

Жабы (*Bufo*) откладывают икринки в виде шнура, с однорядным или, в следствии передвижений самки во время откладки, двурядным и беспорядочным расположением яиц (рисунок 15).



Рисунок 15 – Икринной шнур жабы

3.2.2. Строение ротовых дисков головастиков

Основным отличием между головастиками бесхвостых земноводных является строение ротового аппарата (рисунок 15). Зубная формула обыкновенной чесночницы – $1:3+3/3+3:2$ или $1:4+4/4+4:1$. У озерной лягушки зубная формула – $1:1+1/1+1:2$, у малоазиатской лягушки – $1:2+2/1+1:3$. Головастики травяной лягушки обладают следующей зубной формулой: $1:3+3/1+1:6$. У зеленых и обыкновенных жаб зубная формула – $1:1+1/3$. Зубная формула жерлянок – $2/1+1:2$.

Таким образом, для бесхвостых земноводных характерно личиночное развитие, которое проходит только в водной среде (преимущественно пресных водоемах, реже слабосоленых). Каждому этапу развития амфибий соответствуют специфические личиночные органы, которые функционируют в определенный период, а затем преобразуются или исчезают (резорбируются). Следовательно, в период метаморфоза земноводные, ранее приспособленные по всем признакам своей организации к существованию в водной среде, в сравнительно короткий срок утрачивают эти особенности и становятся приспособленными к жизни в новой среде. Во время метаморфоза происходит резкая смена требований условий существования – яркое отражение хода отдаленного исторического развития вида.

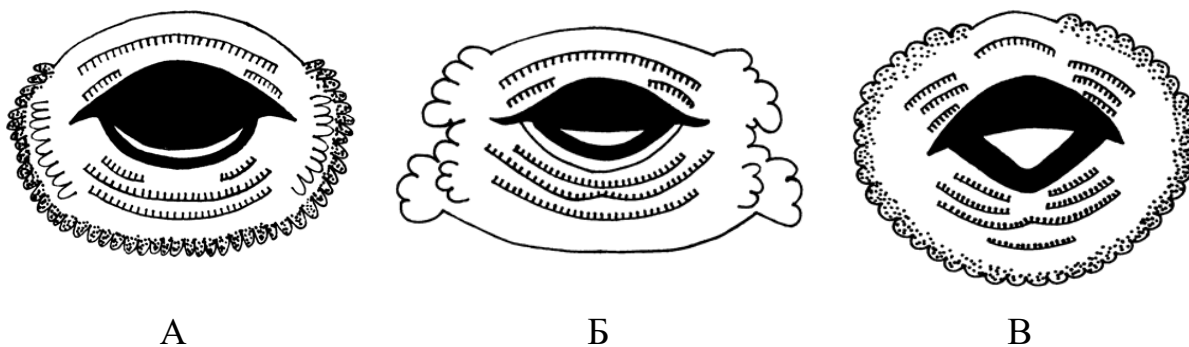


Рисунок 15 – Ротовые диски головастиков
(А – озерной лягушки, жабы зеленой, чесночницы обыкновенной)

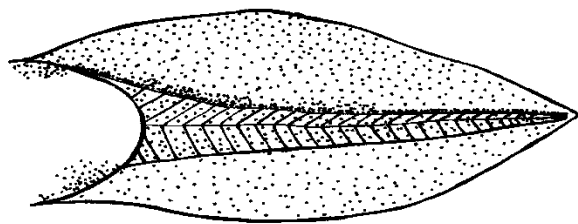
3.2.3. Размеры и форма туловища

Основным отличием между головастиками *P. fuscus*, *B. viridis* и *P. ridibundus* является форма тела. У обыкновенной чесночницы передняя часть тела вытянута и имеет вид «хоботка», у зеленой жабы туловище в виде эллипса, а у озерной лягушки тело грушевидной формы (рисунок 16).

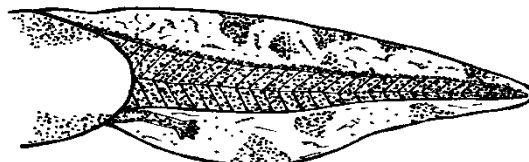
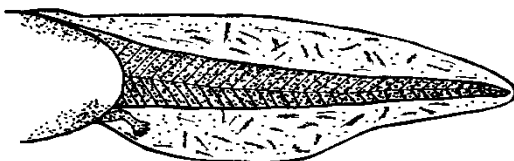
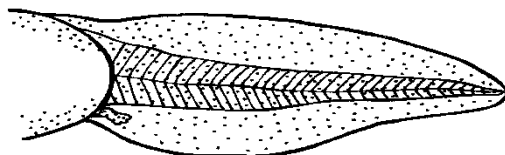
Так же головастики обладают различной пигментацией хвостового плавника. У *P. fuscus* меланофоры имеют вид «снежинок» (рисунок 17); у *B. viridis* на хвостовом плавнике сосредоточены в основном точечные пигменты, формирующие палочки и темные пятна; у *P. ridibundus* пигментация представлена также как у обыкновенной чесночницы «снежинками», но имеющими более усложненную форму и образующими небольшие скопления. Пигментация хвоста у обыкновенной чесночницы на ранней стадии развития (24 стадия) схожа с пигментацией зеленой жабы (33 стадия). Следовательно, количество и форма пигментов хвостового плавника у головастиков постепенно увеличивается и усложняется в процессе личиночного развития.



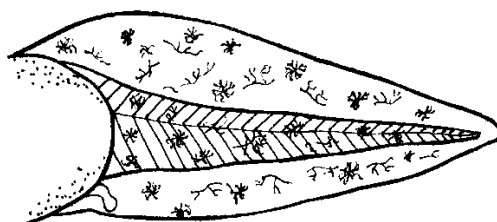
Рисунок 16 – Форма туловища и размеры головастика озерной лягушки (сверху) и обыкновенной чесночницы (снизу)



А



Б



В

Рисунок 19 – Пигментация хвостового плавника на 35 стадии развития
(А - *P. fuscus*, Б - *B. viridis*, В - *P. ridibundus*)

3.3. Критерии состояния биоценозов бесхвостых земноводных Краснодарского края

По состоянию личинок земноводных, динамике их численности, морфологическим признакам и другим характеристикам можно оценить степень нарушенности местообитаний и их загрязнение:

1. Общий объем кладки, размер икринок в ней, эмбриональная смертность и размер сеголетков при выходе на сушу зависят от антропогенной нагрузки. В загрязненных районах сеголетки, выходящие на сушу, крупнее по размерам по сравнению с сеголетками из чистых мест. Они быстрее достигают половой зрелости и на год – два раньше приступают к размножению. В результате их икра мельче и количество икринок меньше. Однако на территориях, где антропогенное вмешательство велико (крупные города), число икринок в кладке увеличивается. Чем объемнее кладка, тем лучше она защищена от воздействия неблагоприятных факторов, тем выше выживаемость.

Озерная лягушка откладывает в среднем 2000 икринок, и ее численность в городе поддерживается за счет эмбриональной выживаемости. В кладке остромордой лягушки в норме около 1000 икринок, в городе же ее кладка увеличивается до 2000 икринок.

2. В норме в популяциях лягушек и других видов амфибий преобладают самцы. В «чистых» биоценозах они составляют 70%. Доли самок более 50% указывает на неблагоприятное состояние среды.

3. У ряда амфибий есть светлая полоса на спине. В популяциях соотношение полосатых и бесполосых особей всегда ниже 40%. Чем меньше доля (в %) полосатых, тем благоприятнее условия среды обитания. Преобладание полосатого морфотипа на загрязненных территориях отмечено не только у остромордой лягушки, но и у других амфибий.

4. Продолжительность жизни бесхвостых земноводных в благоприятных условиях 8 лет, в урбанизированных зонах – до 5-6 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нарушения естественных ландшафтов, вызванные хозяйственной деятельностью человека, приводят к коренному изменению условий обитания земноводных. В связи с этим изучение влияния различных форм загрязнения окружающей среды на состояние популяций бесхвостых земноводных, а также процессов адаптации к ним имеет не только практическое значение, но и представляет большой теоретический интерес.

В процессе исследований было составлено постадийное морфологическое описание головастиков обыкновенной чесночницы, зеленой жабы и озерной лягушки, а также на основе метрических измерений был проведен анализ их изменчивости и изучена характеристика диагностических признаков.

В качестве биоиндикационной тест-системы для экологической оценки водной среды обитания на примере личинок бесхвостых земноводных можно использовать изменения следующих показателей (при увеличении антропогенной нагрузки):

1. Преобладание доли самок (более 50%) на основных нерестилищах в период размножения;
2. Увеличение количества икринок в икряном комке (шнуре);
3. Проявление аномалий на разных стадиях личиночного развития в виде: полидактилии, эктродактилии, брахидактилии, гиперплазии, циклопии, недоразвитии предплечья, изменений в строении ротового аппарата.
4. Увеличение особей морфы *striata*, по отношению к пятнистому морфотипу.

Таким образом, в условиях высокого среднего стресса изменяется разнообразие типов аномалий и общая частота аббераций, поэтому разнообразие и частота аномалий может служить показателем трансформации природной среды и быть использована в качестве биоиндикационных признаков.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Аврамова О.С., Бобылев Ю.П., Булахов В.Л. Влияние различных биохимических показателей организма на репродуктивные особенности амфибий // Вопросы герпетологии. – Ленинград, – 1997. – С. 4–5.
2. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. М., Просвещение, 1977. – 415 с.
3. Белова Я.В. Взаимосвязь явления полиморфизма в популяциях озерной лягушки с трансформацией среды обитания / Я.В. Белова // Журнал фундаментальных и прикладных исследований. Сер. Естественные науки. № 4(29). 2009. – С. 9-16.
4. Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование: учеб.пособ / О.П. Мелехова, Е.И. Егорова, Т.И. Евсеева. -М.: Издательский центр «Академия», 2007. – 288 с.
5. Вершинин В.Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города / В.Л. Вершинин // Экол. аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. – С. 61-75.
6. Вершинин, В.Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты / В.Л. Вершинин // Экология. 1990. – С. 58-66.
7. Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М. : Наука. 1975. С. 442-462.
8. Добринский А.Н. Некоторые морфофизиологические адаптации популяций лягушек к антропогенному воздействию / А.Н. Добринский, О.В. Рункова // Экология. 1975. – № 6. – С. 91-93.
9. Максимов С.В. Биоиндикация состояния сред обитания с использованием земноводных рода *Rana* в условиях Южного Нечерноземья России: на примере Брянской области // Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н.. Брянск, 2009. – 23 с.
10. Максимов С.В. Биотопическое распределение земноводных как биоиндикационный признак в условиях Брянской области (Южное Нечерноземье России) / СВ. Максимов // Вестник Брянского государственного университета. № 4 (2010). – Брянск: РИО БГУ, 2010. – С. 201-205.
11. Мисюра А.Н. Некоторые эколого-химические аспекты адаптации озёрной лягушки к техногенным факторам. Л.: Наука, 1985 – С.18-23.
12. Пескова Т.Ю. Сравнительный анализ реакций трех видов бесхвостых земноводных на загрязнение окружающей среды их обитания // Вопросы герпетологии. – Пущино, Москва, – 2001. – С. 226-229.
13. Северцова Е.А. Плодовитость остромордой и травяной лягушек в Москве и Подмоскowie // Вопросы герпетологии. – Пущино – Москва, – 2001. – С. 257-259.

14. Спирина Е. В. Морфологические аномалии *Rana ridibunda* Pall. Как индикаторы качества окружающей среды // Известия ОГАУ. 2009. №21 – С. 228-230.

15. Тархнишвилли Д.Н, Манукян Ю.Ф. Влияние температуры на рост головастика малоазиатской лягушки из разных кладок // Вопросы герпетологии. – Киев, – 1989. – С. 250-251.

16. Топоркова Л.Я., Клименко И.А. Влияние фотопериода на рост и развитие личинок рода *Rana* // Экология. – 1977. – № 3. – С. 101–103.

17. Янчуревич О.В. Особенности размножения земноводных города Гродно и окрестностей // Вопросы герпетологии. – Пущино – Москва, – 2001. – С. 349-351.

Таблица 1 – Постадийная характеристика диагностических признаков головастиков обыкновенной чесночницы

Признаки	Стадии	24	25	26	28
	Количество особей	n=17	n=29	n=5	n=5
1	2	3	4	5	6
TL	M ± m	25,89±0,95	31,28±0,59	34,42±4,01	38,58±1,06
	min-max	18,90-	24,38-	24,38-	35,97-
	δ	35,98	37,23	43,17	41,08
	Cv%	3,79	3,11	8,01	2,11
		14,64	9,92	23,28	5,47
L	M ± m	13,00±0,43	14,20±0,29	15,92±1,03	17,58±1,00
	min-max	10,81-	11,82-	13,31-	15,02-
	δ	16,76	17,47	18,18	19,67
	Cv%	1,72	1,54	2,06	2,01
		13,26	10,86	12,94	11,41
L.cd	M ± m	12,84±0,80	17,01±0,40	18,49±2,96	21,10±0,22
	min-max	8,04-18,99	12,42-	11,18-	20,68-
	δ	3,18	20,49	24,04	21,66
	Cv%	24,77	2,13	5,92	0,44
			12,53	32,03	2,07
Sp.o	M ± m	3,61±0,16	4,29±0,09	5,20±0,71	5,34±0,56
	min-max	2,89-5,26	3,39-5,42	3,47-6,87	4,15-6,85
	δ	0,65	0,50	1,42	1,12
	Cv%	17,88	11,70	27,26	21,04
Sp.n	M ± m	1,13±0,04	1,25±0,04	1,17±0,11	1,58±0,24
	min-max	0,71-1,39	0,95-1,65	1,00-1,46	1,11-2,26
	δ	0,18	0,20	0,21	0,49
	Cv%	15,89	15,62	18,25	30,75
L.od	M ± m	2,17±0,12	2,74±0,09	2,80±0,67	3,33±0,42
	min-max	1,23-3,13	1,73-3,39	1,30-4,12	2,28-4,32
	δ	0,50	0,47	1,34	0,84
	Cv%	22,79	17,29	47,79	25,14
D.n.m	M ± m	2,08±0,09	2,35±0,08	2,58±0,19	2,80±0,27
	min-max	1,35-3,01	1,44-3,38	2,25-2,91	2,42-3,59
	δ	0,34	0,43	0,38	0,54
	Cv%	16,34	18,31	14,67	19,14
D.n.o	M ± m	1,65±0,11	1,77±0,05	2,26±0,29	2,23±0,16
	min-max	1,08-2,78	1,12-2,27	1,54-2,97	1,95-2,57
	δ	0,44	0,24	0,59	0,32
	Cv%	26,45	13,73	25,94	14,14

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6
TL	M ± m min-max δ Cv%	37,97±1,86 34,57-40,98 3,22 8,49	40,33±2,73 37,60-47,27 3,86 9,57	58,44±5,84 52,61-64,28 8,25 14,12	71,00±3,01 60,68-76,89 6,73 9,48
L	M ± m min-max δ Cv%	16,06±0,49 15,39-17,33 0,84 5,25	17,42±1,01 16,41-18,43 1,43 8,20	26,83±5,24 21,59-32,07 7,41 27,62	32,20±2,10 27,02-38,72 4,69 14,57
L.cd	M ± m min-max δ Cv%	19,85±1,85 17,77-23,54 3,20 16,13	22,79±2,08 20,71-29,13 2,94 12,91	31,17±2,56 28,61-33,73 3,62 11,61	40,09±1,92 32,78-43,51 4,30 10,72
Sp.o	M ± m min-max δ Cv%	4,72±0,12 4,54-5,25 0,20 4,33	5,35±0,48 4,86-6,97 0,69 12,83	8,48±1,91 6,57-10,39 2,70 31,85	10,64±0,48 9,76-12,36 1,07 10,09
Sp.n	M ± m min-max δ Cv%	1,32±0,06 1,22-1,85 0,11 7,94	1,62±0,12 1,38-1,74 0,18 10,95	2,32±0,05 2,27-2,49 0,07 3,05	2,92±0,36 2,21-4,27 0,80 27,33
L.od	M ± m min-max δ Cv%	2,48±0,18 2,22-3,08 0,31 12,35	3,40±0,05 3,36-4,15 0,06 1,87	4,38±0,63 3,75-5,01 0,89 20,34	6,13±0,12 5,84-6,50 0,27 4,42
D.n.m	M ± m min-max δ Cv%	2,59±0,06 2,49-3,03 0,11 4,07	2,63±0,13 2,50-3,48 0,18 6,73	3,30±0,02 2,99-3,31 0,02 0,64	3,59±0,35 3,19-4,42 0,78 21,85
D.n.o	M ± m min-max δ Cv%	2,18±0,16 1,86-2,35 0,27 12,62	2,29±0,00 2,29-2,64 0,00 0,00	3,78±0,76 3,02-4,54 1,07 28,43	4,78±0,43 3,91-6,39 0,96 20,18

Таблица 2 – Постадийная характеристика диагностических признаков головастика зеленой жабы

Признаки	Стадии	33	35	36	37
	Количество особей	n=3	n=3	n=12	n=8
1	2	3	4	5	6
TL	M ± m	24,15±0,47	29,39±1,70	33,32±0,78	35,92±0,94
	min-max	23,68-	27,69-	28,57-	32,27-
	δ	25,00	31,08	38,26	38,78
	Cv%	0,66	2,40	2,58	2,48
		2,72	8,16	7,73	6,90
L	M ± m	9,82±0,19	12,44±0,05	13,37±0,28	13,92±0,37
	min-max	9,62-10,51	10,89-	11,73-	12,86-
	δ	0,28	12,49	14,59	15,34
	Cv%	2,81	0,07	0,92	0,99
			0,57	6,91	7,12
L.cd	M ± m	14,25±0,02	16,86±1,87	19,89±0,59	21,94±0,55
	min-max	14,22-	14,99-	16,90-	19,79-
	δ	15,02	18,73	23,78	23,62
	Cv%	0,03	2,64	1,94	1,45
		0,25	15,69	9,78	6,61
Sp.o	M ± m	1,62±0,04	1,96±0,10	2,23±0,12	2,40±0,11
	min-max	1,57-1,85	1,86-2,22	1,67-3,12	2,07-2,92
	δ	0,06	0,14	0,40	0,28
	Cv%	3,94	7,22	18,05	11,79
Sp.n	M ± m	0,95±0,09	1,16±0,24	1,01±0,09	1,34±0,14
	min-max	0,86-1,28	0,81-1,41	0,62-1,53	1,02-1,94
	δ	0,13	0,35	0,29	0,38
	Cv%	13,40	29,74	29,29	28,44
L.od	M ± m	1,94±0,03	2,40±0,14	2,52±0,08	2,62±0,08
	min-max	1,91-2,24	1,75-2,54	2,01-2,90	2,31-2,94
	δ	0,04	0,19	0,26	0,22
	Cv%	2,19	7,94	10,47	8,43
D.n.m	M ± m	1,73±0,12	2,16±0,02	2,41±0,06	2,53±0,13
	min-max	1,61-1,96	1,85-2,18	2,01-2,57	2,05-2,86
	δ	0,17	0,02	0,19	0,35
	Cv%	9,81	0,98	8,02	13,73
D.n.o	M ± m	0,62±0,04	0,74±0,05	0,90±0,08	1,19±0,11
	min-max	0,58-0,84	0,56-0,79	0,39-1,27	0,71-1,68
	δ	0,06	0,07	0,26	0,30
	Cv%	9,12	9,56	28,58	25,09

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5
TL	M ± m min-max δ Cv%	36,38±1,20 32,27-39,21 2,69 7,39	34,51±0,60 28,96-39,46 2,74 7,94	32,98±2,95 27,58-37,74 5,11 15,50
L	M ± m min-max δ Cv%	14,77±0,31 13,96-15,32 0,69 4,67	14,24±0,18 12,96-16,23 0,80 5,64	13,69±0,92 12,16-15,34 1,59 11,63
L.cd	M ± m min-max δ Cv%	21,59±0,86 18,61-23,58 1,92 8,91	20,36±0,52 16,04-23,37 2,38 11,67	18,74±1,97 15,34-22,18 3,42 18,25
Sp.o	M ± m min-max δ Cv%	2,55±0,14 2,00-2,75 0,31 12,32	2,64±0,07 1,98-3,16 0,32 12,00	3,00±0,48 2,24-3,90 0,84 27,96
Sp.n	M ± m min-max δ Cv%	1,28±0,17 0,67-1,91 0,37 28,89	1,30±0,07 0,62-1,73 0,31 24,11	1,34±0,20 0,97-1,65 0,34 25,67
L.od	M ± m min-max δ Cv%	2,17±0,06 1,98-2,45 0,13 5,99	2,33±0,07 1,62-2,90 0,34 14,45	—
D.n.m	M ± m min-max δ Cv%	2,71±0,17 2,18-3,18 0,39 14,26	2,58±0,06 2,05-3,14 0,29 11,38	2,31±0,09 2,16-2,48 0,15 6,51
D.n.o	M ± m min-max δ Cv%	1,00±0,09 0,68-1,16 0,21 20,77	1,20±0,05 0,89-1,81 0,23 18,69	1,33±0,20 1,03-1,72 0,35 26,59

Таблица 3 – Постадийная характеристика диагностических признаков головастиков озерной лягушки

Признаки	Стадии	38	39	40
	Количество особей	n=3	n=7	n=19
1	2	3	4	5
TL	M ± m	42,97±1,13	43,01±1,36	47,41±0,89
	min-max	41,04-44,10	38,11-47,84	41,05-55,74
	δ	1,59	3,33	3,77
	Cv%	3,70	7,73	7,95
L	M ± m	19,67±0,42	18,76±0,33	20,45±0,23
	min-max	18,81-20,09	17,92-19,72	18,61-22,85
	δ	0,59	0,81	0,97
	Cv%	3,02	4,31	4,74
L.cd	M ± m	23,24±0,82	24,21±1,03	27,19±0,67
	min-max	22,43-24,06	20,53-28,15	22,40-32,62
	δ	1,15	2,53	2,84
	Cv%	4,96	10,44	10,43
Sp.o	M ± m	2,84±0,36	3,17±0,21	3,45±0,07
	min-max	2,48-3,35	2,76-4,18	2,88-4,04
	δ	0,51	0,52	0,30
	Cv%	17,93	16,58	8,58
Sp.n	M ± m	0,79±0,06	0,86±0,07	1,06±0,08
	min-max	0,73-0,85	0,58-1,34	0,63-1,93
	δ	0,08	0,18	0,35
	Cv%	10,74	21,20	33,51
L.od	M ± m	2,23±0,17	2,47±0,13	2,63±0,06
	min-max	2,06-2,40	1,95-2,89	2,11-3,07
	δ	0,24	0,32	0,25
	Cv%	10,78	12,77	9,60
D.n.m	M ± m	2,54±0,10	2,67±0,13	2,69±0,08
	min-max	2,35-2,64	1,96-3,06	1,85-3,14
	δ	0,14	0,33	0,34
	Cv%	5,57	12,18	12,73
D.n.o	M ± m	1,31±0,05	1,37±0,16	1,48±0,05
	min-max	1,07-1,36	0,95-2,05	1,01-1,71
	δ	0,08	0,38	0,20
	Cv%	5,96	28,10	13,44

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
TL	M ± m min-max δ Cv%	45,78±1,66 33,00-51,50 5,52 12,06	50,13±3,88 46,25-54,01 5,49 10,95	21,62±0,78 20,07-23,82 1,35 6,22
L	M ± m min-max δ Cv%	20,14±0,34 18,37-21,89 1,12 5,58	18,70±0,48 18,23-19,18 0,67 3,59	17,38±0,62 16,22-18,32 1,07 6,14
L.cd	M ± m min-max δ Cv%	25,60±1,52 13,93-31,25 5,05 19,71	31,24±2,61 28,35-33,85 3,70 11,84	4,42±1,28 1,93-6,17 2,21 50,11
Sp.o	M ± m min-max δ Cv%	3,30±0,14 2,61-4,28 0,46 13,80	3,69±0,29 3,25-3,98 0,41 11,11	4,02±0,22 3,59-4,26 0,38 9,34
Sp.n	M ± m min-max δ Cv%	0,87±0,04 0,66-1,10 0,14 16,27	1,13±0,13 1,01-1,42 0,18 15,58	1,78±0,10 1,66-1,98 0,17 9,65
L.od	M ± m min-max δ Cv%	2,57±0,11 1,93-2,97 0,36 14,07	1,68±0,03 1,35-1,71 0,04 2,52	—
D.n.m	M ± m min-max δ Cv%	2,90±0,08 2,27-3,20 0,26 9,11	2,19±0,26 1,92-2,45 0,37 16,79	1,77±0,25 1,36-2,22 0,43 24,30
D.n.o	M ± m min-max δ Cv%	1,28±0,03 1,11-1,53 0,11 8,92	1,40±0,12 1,29-1,70 0,16 11,58	1,93±0,11 1,82-2,15 0,19 9,71