

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ НОРМЫ РАЗВИТИЯ И СЕЗОННЫЕ ЯВЛЕНИЯ: ПРИМЕНИМА ЛИ ФОРМУЛА БЛУНКА К ФЕНОЛОГИИ ЗЕМНОВОДНЫХ?

Аннотация.

Актуальность и цели. Зависимость развития пойкилотермного и эктотермного организма от температуры описывается формулой Блунка, которая подсчитывает требуемое для этого количество тепла. Формула определяет гиперболическую форму зависимости продолжительности развития от температуры, которая задается двумя константами – пороговой температурой и суммой эффективных температур. Герпетологические исследования показывают, что связь продолжительности стадий эмбриогенеза у земноводных и пресмыкающихся от температуры инкубации носит гиперболический характер. Можно ожидать такую форму зависимости и для сезонных явлений у этой группы животных, и поэтому – существование констант. Задачей исследования было установление температурных норм сезонного развития на примере одного из видов земноводных – обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Материалы и методы. Материалом послужили даты фенологических наблюдений за тремя сезонными явлениями («Первая встреча весной», «Начало икрометания», «Появление сеголеток») у обыкновенного тритона и таблица ежедневных среднесуточных температур воздуха, собранные в 1992–2005 гг. на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника. Пороговая температура для сезонных явлений определялась по оригинальной авторской методике, предполагающей гиперболическую зависимость между продолжительностью развития и температурой среды для «истинной» пороговой температуры, а в других случаях – линейную зависимость. Значение второй константы экстраполировалось при подгонке рассчитанной по формуле Блунка кривой к наблюдаемым данным.

Результаты и выводы. Для всех трех исследуемых сезонных явлений была установлена пороговая температура, равная 0 °С. При этом полученные результаты показывают, что во время зимовки земноводного температура в убежищах, видимо, была выше порогового значения. Пороговая температура позволила рассчитать региональные параметры сезонного развития тритона и сумму эффективных температур для каждого из явлений. Таким образом, фенологические события, являющиеся отражением сезонного развития у земноводных, могут быть описаны с помощью формулы Блунка.

Ключевые слова: земноводные, обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris*, сезонные явления, пороговая температура, сумма эффективных температур, экология.

THERMAL REQUIREMENTS FOR DEVELOPMENT AND SEASONAL PHENOMENA: IS THE BLUNK FORMULA APPLICABLE TO THE PHENOLOGY OF AMPHIBIANS?

Abstract.

Background. The Blunk formula describes the dependence of development poikilothermic and ectothermic organism from the temperature. It calculates the amount of heat required for this process. The formula defines a hyperbolic form of the dependence of the duration of development on temperature, which is given by two constants – threshold temperature and the sum of effective temperatures. The herpetological researches show that the relationship of the duration of the embryogenesis stages in amphibians and reptiles from the incubation temperature has a hyperbolic character. It is possible to find the hyperbolic dependence for seasonal phenomena in this group of animals, and therefore the existence of constants. The goal of the study was to establish the thermal requirements for seasonal development on the example of one of the species of amphibians – smooth newt, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Materials and methods. The material was the dates of phenological observations of three seasonal phenomena of a smooth newt (“First meeting in spring”, “Spawning start”, “The appearance of young”) and the table of daily average of daily air temperatures collected in 1992–2005 on the territory of the Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve. Threshold temperature for seasonal phenomena was determined by the author’s original method presupposing a hyperbolic relationship between the duration of the development and ambient temperature for the “true” threshold temperature and linear relationship in other cases are. Value of the second constant extrapolated when fitting the curve calculated by the Blunk formula to observable data.

Results and conclusions. For all three studied seasonal phenomena was the threshold temperature is set to 0 °C. At the same time, received results show that during the wintering of an amphibian the temperature in shelters apparently was above the threshold. Threshold temperature allowed to calculate regional parameters of seasonal development of newt and the sum of the effective temperatures for each of the phenomena. In this way, phenological events that are a reflection of the seasonal development of amphibians can be described using the Blunk formula.

Keywords: amphibian, smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, seasonal phenomena, threshold temperature, sum of effective temperatures, ecology.

Введение

Одним из факторов, определяющих развитие пойкилотермных и экто-термных организмов, является температура [1, 2]. Изучая насекомых Ханс Блунк [3] эмпирическим путем вывел формулу, определяющую необходимое количество тепла для прохождения стадии развития:

$$\sum T_{eff} = (T_a - C) \cdot D = T_{eff} \cdot D,$$

где $\sum T_{eff}$ – тепловая константа или сумма эффективных температур (т.е. то тепло, которое необходимо набрать организму для достижения определенной стадии развития); C – пороговая температура (т.е. температура,

ниже которой развитие останавливается); D – число дней развития при температуре среды T_a или *эффективной температуре* T_{eff} (т.е. число дней, когда T_a равна или превышает C). Формула содержит две константы $\sum T_{eff}$ и C , которые непосредственно определить нельзя, а устанавливаются путем интерполяции при известных D и T_{eff} . Основным свойством выведенной формулы является гиперболический вид зависимости продолжительности развития от температуры.

Для земноводных и пресмыкающихся известна зависимость своего развития от температуры среды (например, [4–7]). В работе Дж. Мура [8], посвященной влиянию температуры на скорость развития икры у четырех видов земноводных, приводятся графики, иллюстрирующие гиперболический характер связи между продолжительностью стадий эмбриогенеза и температурой. Подобные графики приводятся и в более поздних герпетологических исследованиях [9–12]. Гиперболическая связь между продолжительностью и температурой инкубации говорит о существовании температурных констант, определяющих ход развития эктотермных животных.

Сезонные явления в жизни земноводных и пресмыкающихся (выход из зимней спячки, спаривание, откладка икры и яиц, выход личинок, прохождение метаморфоза и появление молоди) позволяют регистрировать разные этапы развития, происходящие в природных условиях. Их прохождение также должно иметь гиперболическую зависимость от температуры среды своего обитания. При этом поиск температурных констант осложнен непостоянством природных условий. Автором этой работы был разработан способ определения пороговой температуры по данным фенологических наблюдений [13, 14]. Он опирается на свойства уравнения Блунка и, можно сказать, непосредственно указывает на пороговую температуру фазы развития.

Задачей работы является поиск температурных норм сезонного развития у обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758), одного из обитающих в Воронежском государственном природном биосферном заповеднике видов земноводных [15].

Материалы и методы

В Воронежском заповеднике обыкновенный тритон *L. vulgaris* является единственным представителем отряда Caudata Fischer von Waldheim, 1813.

Фенологический материал содержит наблюдения четырех сезонных событий с 1992 по 2005 г. (табл. 1): «Первой встречи весной», «Начала икрометания», «Появления сеголеток» и «Последней встречи осенью». Из них первые три явления должны определяться температурными нормами развития и будут рассматриваться дальше. В анализе использовались также полученные с метеостанции заповедника среднесуточные температуры воздуха за период наблюдений. Подготовка к анализу включала в себя создание таблиц, столбцы которых отражали сезонные явления, а строки содержали представленные в виде юлианского дня (номер дня от начала года) даты для каждого года наблюдений. Также создавалась таблица со среднесуточными температурами, в которой столбцы представляли годы наблюдений, а в пронумерованных строках – последовательность температур за каждый день года.

Фенодаты сезонных явлений у *Lissotriton vulgaris*
в Воронежском государственном заповеднике

Годы наблюдений	Сезонное явление							
	Первая встреча весной		Начало икрометания		Появление сеголеток		Последняя встреча	
	дата	№	дата	№	дата	№	дата	№
1992	2.IV	93	4.IV	95	12.VIII	225	25.IX	269
1993	7.IV	97	12.IV	102	18.VIII	230	11.X	284
1994	8.IV	98	16.IV	106	12.VIII	224		
1995	10.IV	100	18.IV	108	20.VIII	232	8.IX	251
1996	17.IV	108	24.IV	115	8.VIII	221	19.IX	263
1997	6.IV	96	26.IV	116	11.VIII	223	27.IX	270
1998	11.IV	101	13.IV	103	5.VIII	217	23.IX	266
1999	12.IV	102	14.IV	104	3.VIII	215	28.IX	271
2000	9.IV	100	16.IV	107	2.VIII	215	30.IX	274
2001	8.IV	98	13.IV	103	5.VII	186	10.X	283
2002	29.IV	119	4.V	124	18.VII	199	3.X	276
2003	18.IV	108	23.IV	113	7.VII	188	2.X	275
2004	1.IV	92	8.IV	99	27.VI	179	14.IX	258
2005	12.IV	102	20.IV	110	18.IX	261	20.IX	263

Примечание. № – Юлианов день (номер дня от начала года).

Оценка температурных норм выполнялась с помощью разработанного нами способа [13, 14]. Из таблицы со среднесуточными температурами воздуха T_m выбирались ряды чисел, ограниченные началом года и юлианским днем рассматриваемого сезонного явления. Поиск пороговой температуры C для сезонного события связан с вычислением для каждой экзаменуемой температуры линейной регрессии

$$\sum T = a + b \cdot D,$$

где $\sum T$ – сумма среднесуточных температур воздуха, равных или превышающих экзаменуемую температуру; D – число дней развития при температуре, равной или превышающей экзаменуемую температуру; a и b – коэффициенты регрессии. Нами экзаменовался диапазон температур от -10 до 30 °С с шагом в 1 °С. Таким образом, рассчитывалась 41 регрессия. Этот набор регрессий позволил получить две функции. Одну функцию образовывала последовательность значений коэффициента регрессии b в порядке перечисления экзаменуемой температуры, другую – или последовательность значимости p критерия Стьюдента для этого коэффициента или последовательность значимости p для критерия Фишера качества подгонки регрессии под наблюдаемые данные (оба значения p совпадают). На графике двух функций на пороговую температуру указывало наименьшее значение b в области зна-

чений p , превышающих 5 %-й порог вероятности принятия нулевой гипотезы (т.е. когда b статистически не отличается от нуля и утрачивается линейная зависимость между $\sum T$ и D).

После установления пороговой температуры C температура $T = T_m - C$, по которой производилась оценка, принималась за эффективную температуру T_{eff} , т.е. $T_{eff} = \sum T / D$ ($\sum T$ выполнялась только для тех дней, для которых $T_m \geq C$). Сумма эффективных температур $\sum T_{eff}$ вычислялась путем аппроксимации зависимости между D и T_{eff} по гиперболической формуле Блунка [3]:

$$D = \frac{\sum T_{eff}}{T_m - C} = \frac{\sum T_{eff}}{T_{eff}}$$

Все вычисления производили в программах MS Office Excel 2003, StatSoft STATISTICA 6.0 и MathCAD 2001.

Результаты

Поиск пороговой температуры опирается на факт гиперболической зависимости между продолжительностью развития эктотермного организма и температурой среды. «Зубцы» графиков функций коэффициента регрессии b для всех трех фенологических явлений у обыкновенного тритона указывают на значение порога, равное 0 °С (рис. 1). При этом гиперболический характер отношения выражен для «Начала икрометания» (рис. 1,II) и «Появления сеголеток» (рис. 1,III). На это указывает значение функции p , превышающей 5 %-й уровень. Но для «Первой встречи весной» значение функции p не доходит до 5 %-й границы (рис. 1,I) и здесь сохраняется линейная зависимость продолжительности развития от температуры. Это можно объяснить тем, что температура в местах зимовки тритона не опускалась ниже, а возможно, и не достигала пороговой величины.

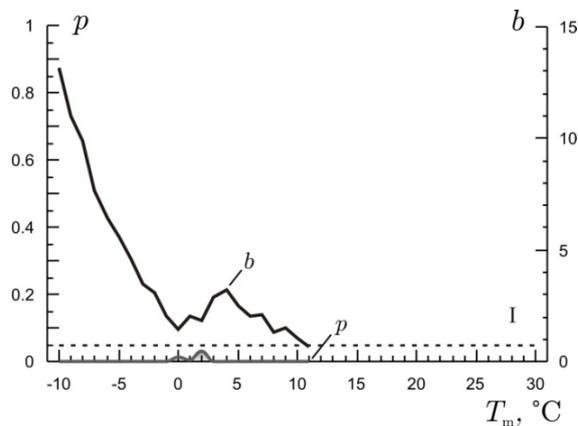


Рис. 1. Определение пороговой температуры C для «Первой встречи весной» (I), «Начала икрометания» (II) и «Выхода сеголеток» (III) *Lissotriton vulgaris*. Графики функций коэффициента регрессии b и значимости p в диапазоне температур от -10 до 30 °С. Пунктирная линия обозначает 5 %-й порог значимости (начало)

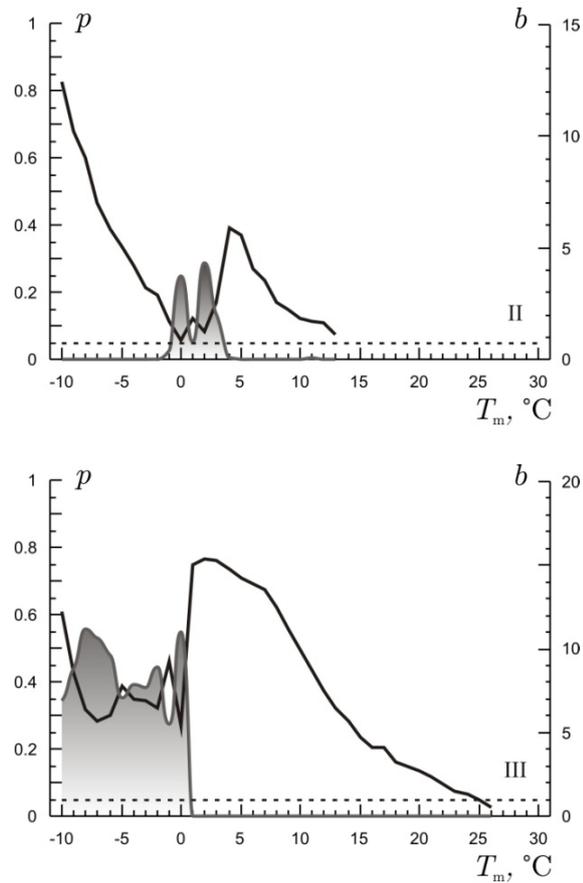


Рис. 1. Определение пороговой температуры C для «Первой встречи весной» (I), «Начала икрометания» (II) и «Выхода сеголеток» (III) *Lissotriton vulgaris*. Графики функций коэффициента регрессии b и значимости p в диапазоне температур от -10 до 30 °C. Пунктирная линия обозначает 5 %-й порог значимости (окончание)

Таблица 2

Температурные нормы и региональные параметры сезонного развития *Lissotriton vulgaris*, вычисленные по материалам фенологических наблюдений в Воронежском государственном заповеднике

Сезонное явление	C , °C	$\sum T_{eff}$, °C	D , (min–max)	T_{eff} , °C (min–max)
Первая встреча весной	0	69,1	26–63	0,8–2,4
Начало икрометания	0	119,0	31–68	1,4–3,4
Появление сеголеток	0	1513,7	139–191	6,1–14,1

Примечание. C – пороговая температура; $\sum T_{eff}$ – сумма эффективных температур; D – число дней развития; T_{eff} – эффективная температура.

Полученные значения пороговой температуры позволили рассчитать значения второй константы, а также региональные параметры развития

(табл. 2). Региональные параметры между собой связаны гиперболической зависимостью (рис. 2). Форму гиперболы определяет сумма эффективных температур.

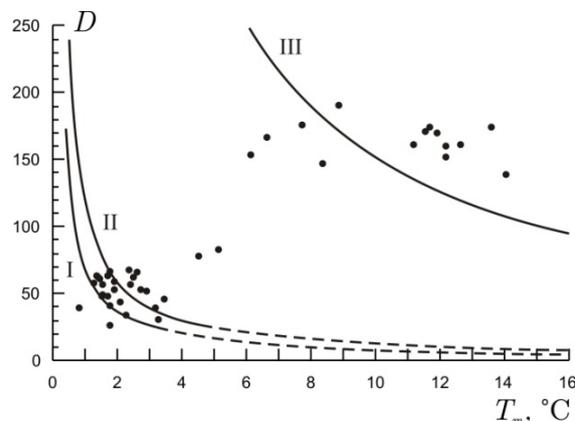


Рис. 2. Гиперболическая зависимость между числом дней развития D у *Lissotriton vulgaris* от среднесуточной температуры воздуха T_m для I) «Первой встречи весной», $\sum T_{eff} = 69,1^\circ\text{C}$, II) «Начала икротетания», $\sum T_{eff} = 119,0^\circ\text{C}$, III) «Появления сеголеток», $\sum T_{eff} = 1513,7^\circ\text{C}$

Тритоны весной начинают отмечаться после того, как среднесуточная температура воздуха превысит 0°C и затем животные «потребят» приблизительно 70°C тепла. В условиях заповедника на это уходит от 26 дней при средней эффективной температуре $2,4^\circ\text{C}$ до двух месяцев при средней эффективной температуре $0,8^\circ\text{C}$.

Для того чтобы хвостатые земноводные начали откладывать икру, они должны «потребить» около 120°C тепла. На это в условиях заповедника уходит от одного до двух с лишним месяцев при средней эффективной температуре $1,4\text{--}3,4^\circ\text{C}$.

Появление сеголеток, являющееся кульминацией предшествующего периода их развития, связано с «поглощением» около 1500°C тепла. На это в условиях заповедника требовалось от четырех до шести месяцев. Средняя эффективная температура при этом колебалась от $6,1$ до $14,1^\circ\text{C}$.

Обсуждение

Полученные результаты подтверждают предположение того, что фенологические события, являющиеся отражением сезонного развития у земноводных, могут быть описаны с помощью формулы Блунка. Между продолжительностью протекающих процессов, лежащих в основе события, и температурой среды существует зависимость в виде гиперболы. Гипербола в свою очередь задается температурными константами.

Сходная пороговая температура для всех трех сезонных явлений говорит о том, что все три процесса после зимовки животных активируются одновременно. Таким образом, после преодоления среднесуточной температурой воздуха значения 0°C животные начинают выходить из спячки, у них запус-

каются гормональные изменения, приводящие в итоге к спариванию. Пороговая температура 0 °С для появления сеголеток говорит о том, что начало их развития следует рассматривать не от момента откладки икры, а от того ее состояния, в котором она находится в конце зимы, т.е. эмбриогенез является частью процесса развития особи, который начинается еще до начала размножения.

Благодарности. Автор благодарит А. И. Масалькина (Воронежский зоопарк им. А. С. Попова) и А. А. Клявина (Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В. М. Пескова) за предоставленный материал.

Библиографический список

1. **Atkinson, D.** Temperature and Organism Size – A Biological Law for Ectotherms? / D. Atkinson // *Advances in Ecological Research*. – 1994. – Vol. 25. – P. 1–58. – DOI 10.1016/S0065-2504(08)60212-3.
2. **Atkinson, D.** Ectotherm life-history responses to developmental temperature / D. Atkinson // *Animals and Temperature. Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. – Cambridge : Cambridge University Press, 1996. – P. 183–204. – DOI 10.1017/CBO9780511721854.009.
3. **Blunk, H.** Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. Die Metamorphose / H. Blunk // *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*. – 1923. – Bd. 121. – S. 121–171.
4. **Alvarez, D.** Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis / D. Alvarez, A. G. Nicieza // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16, № 5. – P. 640–648. – DOI 10.1046/j.1365-2435.2002.00658.x.
5. **Harkey, G. A.** Effects of temperature on growth, development, and color polymorphism in the ornate chorus frog *Pseudacris ornata* / G. A. Harkey, R. D. Semlitsch // *Copeia*. – 1988. – № 4. – P. 1001–1007. – DOI 10.2307/1445724.
6. **Osgood, D. W.** Effects of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata* / D. W. Osgood // *Copeia*. – 1978. – № 1. – P. 33–47. – DOI 10.2307/1443819.
7. **Voss, S. R.** Effect of temperature on body size, developmental stage, and timing of hatching in *Ambystoma maculatum* / S. R. Voss // *Journal of Herpetology*. – 1993. – Vol. 27, № 3. – P. 329–333. – DOI 10.2307/1565156.
8. **Moore, J. A.** Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia / J. A. Moore // *Ecology*. – 1939. – Vol. 20, № 4. – P. 459–478. – DOI 10.2307/1930439.
9. **Brown, H. A.** Temperature and development of the tailed frog, *Ascaphus truei* / H. A. Brown // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. – 1975. – Vol. 50, № 2. – P. 397–405. – DOI 10.1016/0300-9629(75)90033-X.
10. **Brown, H. A.** The time-temperature relation of embryonic development in the northwestern salamander, *Ambystoma gracile* / H. A. Brown // *Canadian Journal of Zoology*. – 1976. – Vol. 54, № 4. – P. 552–558. – DOI 10.1139/z76-063.
11. **Muth, A.** Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations / A. Muth // *Ecology*. – 1980. – Vol. 61, № 6. – P. 1335–1343. – DOI 10.2307/1939042.
12. **Volpe, E. P.** Embryonic temperature tolerance and rate of development in *Bufo valliceps* / E. P. Volpe // *Physiological Zoology*. – 1957. – Vol. 30, № 2. – P. 164–176. – DOI 10.1086/physzool.30.2.30155366.
13. **Ушаков, М. В.** Метод оценки температурных норм развития по данным фенологических наблюдений в природе / М. В. Ушаков, Т. В. Недосекина // *Экология*. – 2017. – № 5. – С. 331–338.

14. **Ushakov, M. V.** Method for the evaluation of thermal requirements for development based on phenological observations / M. V. Ushakov, T. V. Nedosekina // *Russian Journal of Ecology*. – 2017. – Vol. 48, № 5. – P. 409–416. – DOI 10.1134/S1067413617050137.
15. **Репитунов, С. В.** Земноводные и пресмыкающиеся / С. В. Репитунов, А. И. Масалькин // *Позвоночные животные Воронежского заповедника: аннотированный список*. – Воронеж : Изд-во ВГПУ, 2008. – Вып. 2. – С. 12–18.

References

1. Atkinson D. *Advances in Ecological Research*. 1994, vol. 25, pp. 1–58. DOI 10.1016/S0065-2504(08)60212-3.
2. Atkinson D. *Animals and Temperature. Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, pp. 183–204. DOI 10.1017/CBO9780511721854.009.
3. Blunk H. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* [Journal of Scientific Zoology]. 1923, vol. 121, pp. 121–171.
4. Alvarez D., Nicieza A. G. *Functional Ecology*. 2002, vol. 16, no. 5, pp. 640–648. DOI 10.1046/j.1365-2435.2002.00658.x.
5. Harkey G. A., Semlitsch R. D. *Copeia*. 1988, no. 4, pp. 1001–1007. DOI 10.2307/1445724.
6. Osgood D. W. *Copeia*. 1978, no. 1, pp. 33–47. DOI 10.2307/1443819.
7. Voss S. R. *Journal of Herpetology*. 1993, vol. 27, no. 3, pp. 329–333. DOI 10.2307/1565156.
8. Moore J. A. *Ecology*. 1939, vol. 20, no. 4, pp. 459–478. DOI 10.2307/1930439.
9. Brown H. A. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. 1975, vol. 50, no. 2, pp. 397–405. DOI 10.1016/0300-9629(75)90033-X.
10. Brown H. A. *Canadian Journal of Zoology*. 1976, vol. 54, no. 4, pp. 552–558. DOI 10.1139/z76-063.
11. Muth A. *Ecology*. 1980, vol. 61, no. 6, pp. 1335–1343. DOI 10.2307/1939042.
12. Volpe E. P. *Physiological Zoology*. 1957, vol. 30, no. 2, pp. 164–176. DOI 10.1086/physzool.30.2.30155366.
13. Ushakov M. V., Nedosekina T. V. *Ekologiya* [Ecology]. 2017, no. 5, pp. 331–338. [In Russian]
14. Ushakov M. V., Nedosekina T. V. *Russian Journal of Ecology*. 2017, vol. 48, no. 5, pp. 409–416. DOI 10.1134/S1067413617050137.
15. Repitunov S. V., Masalykin A. I. *Pozvonochnye zhivotnye Voronezhskogo zapovednika: annotirovannyy spisok* [Vertebrates of the Voronezh nature reserve: annotated list]. Voronezh: Izd-vo VGPU, 2008, iss. 2, pp. 12–18. [In Russian]

Ушаков Михаил Васильевич

ведущий инженер, Воронежский государственный университет (Россия, г. Воронеж, Университетская площадь, 1); Государственный природный заповедник «Галичья гора» (Россия, Липецкая область, Задонский район, п/о Донское)

Ushakov Mikhail Vasil'evich

Leading engineer, Voronezh State University (1 Universitetskaya square, Voronezh, Russia); “Galichya Gora” Nature Reserve (Donskoe post office, Zadonskii district, Lipetsk region, Russia)

E-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Образец цитирования:

Ушаков, М. В. Температурные нормы развития и сезонные явления: применима ли формула Блунка к фенологии земноводных? / М. В. Ушаков // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 179–188. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-17.