БИОЛОГИЯ

УДК 597.851.591.3:57.017.642(645). 574.24:57.042

DOI: 10.21779/2542-0321-2020-35-4-110–119

Д.М. Гамидова, Л.Ф. Мазанаева

Особенности эмбрионально-личиночного развития малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*, Boulenger, 1885) в лабораторных условиях

Дагестанский государственный университет; Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а; Djamka_90@mail.ru

Малоазиатская лягушка *Rana macrocnemis* – широко распространенный вид в Дагестане. Она встречается во Внешнегорном, Внутригорном, Высокогорном, а также Равнинном районах республики. В работе приводятся данные о скорости протекания эмбрионально-личиночного развития малоазиатской лягушки *R. macrocnemis* из Предгорного Дагестана. Для эксперимента 4 порции икры малоазиатской лягушки были размещены в контейнерах с водой при разной температуре (6, 25, 27–33 °С) и плотности. Высокая скорость эмбрионального развития с опережением на 2–3 стадии наблюдалась при температуре 27–33 °С, в отличие от икринок, развивавшихся при температуре 25 °С. При температуре 6 °С эмбрионы (1 %) дошли до 12 стадии, затем развитие остановилось. Начало вылупления предличинок (30 % при 25 °С и 20 % при 27–33 °С) пришлось на 3 сутки. Средняя длина тела предличинок, головастика (36 стадия развития) и сеголеток, развивавшихся при 25 °С, составила 6,75±0,05, 2,73±4,7, 11,9±1,2 мм, соответственно. Метаморфоз первых особей завершился на 39 сутки. Средние размеры предличинок при температуре 27–33 °С составили 4,75±0,05 мм. Дальнейшее развитие при данной температуре остановилось в связи с гибелью оставшихся икринок и предличинок. Общая продолжительность эмбрионально-личиночного периода при плотности посадки (400 икринок на 15 л воды) составила 110 дней с выживаемостью 63 %. Срок личиночного развития при большей плотности (200 икринок на 2 л воды) сократился на 9 дней, метаморфоза – 11 дней, а также понизилась выживаемость (50 %). У сеголеток средние значения длины и массы тела составили 12,7±0,2 мм и 203±0,05 мг, соответственно. Все процессы в ходе личиночного развития протекали асинхронно не только в пределах разных температур, но и в пределах одной исследуемой температуры.

Ключевые слова: *Rana macrocnemis*, эмбрионально-личиночное развитие, метаморфоз, Предгорный Дагестан, термобиология.

Введение

В последние десятилетия антропогенное воздействие привело к снижению видового разнообразия и численности в популяциях многих видов земноводных в различных ландшафтных зонах планеты [1, 2]. Рецентная фауна земноводных Дагестана включает 9 видов амфибий, большинство из которых находятся в угнетенном состоянии из-за антропогенного пресса и аридных природно-климатических условий региона. Следует также отметить, что небогатая видами фауна земноводных Дагестана очень интересна, так как представлена редкими и эндемичными видами [3]. В последние десятилетия отмечается сокращение численности в популяциях многих видов, в том числе и малоазиатской лягушки *Rana macrocnemis* (Boulenger, 1885), которая в Дагестане

распространена в широком диапазоне высот от – 27 до 3200 м над у. м. В основном она населяет горную часть республики, придерживаясь умеренно-увлажненных биотопов [4–8]. Для сохранения популяций этого вида в различных ландшафтных зонах республики необходимы знания особенностей экологии и репродуктивной биологии. Наиболее целесообразно изучать репродуктивную биологию земноводных, проводя исследования как в лабораторных, так и в природных условиях [14].

Изучению репродуктивной биологии бурых лягушек посвящено значительное число работ [10–22]. В частности, авторами приводятся данные по влиянию температурного режима на скорость эмбрионально-личиночного периода [10–13, 18, 21, 22] с изменением рН [9], солености и освещенности [17].

Известны данные о различиях в продолжительности личиночного периода головастика малоазиатской лягушки из разных локалитетов Кавказа, содержащихся в температурном оптимуме (20–22 °С) с учетом повторностей в течение нескольких лет. Отмечено, что сокращение сроков развития головастика происходит в основном за счет уменьшения продолжительности 26–27 стадий развития [12]. В некоторых работах сообщается, что эмбрионы и личинки малоазиатской лягушки способны развиваться в широком диапазоне температур, различающихся в 4–5 раз [10, 11]. Однако на сегодняшний день изучение температурного оптимума в лабораторных условиях для отдельных видов становится все более актуальным в термобологии земноводных. Решение данного вопроса может в дальнейшем предоставить возможность для разработки методов по реинтродуцированию многих редких, исчезающих и фоновых видов [5].

Одним из широко распространенных видов на территории Дагестана является малоазиатская лягушка *R. macrocnemis*. В низменной части Дагестана малоазиатская лягушка обитает в приречных и дельтовых лесах рек, впадающих в Каспий, в предгорьях – в буково-грабовых лесах, на послелесных лугах до верхней границы лесного пояса, в горной части – в березово-сосновых лесах и на субальпийских лугах, вблизи источников воды. В опубликованной литературе приводятся лишь данные о нерестовых водоемах [4] и нет сведений по репродуктивной биологии малоазиатской лягушки, обитающей в Дагестане в различных природно-климатических условиях.

В связи с вышеизложенным цель данного исследования – изучить влияние различных температур (6, 25, 27–33 °С) и плотности посадки на скорость эмбрионально-личиночного развития малоазиатской лягушки в лабораторных условиях.

Материалы и методы. Исследования проводились с марта по июль 2019 г. В работе были использованы фрагменты из 2–3 кладок малоазиатской лягушки (1340 икринок), взятые с территории Предгорного Дагестана (с. Ерси, Табасаранский район, высота 600 м н. у. м.). Икринки предварительно были разделены на 4 порции и размещены в 4 пластиковых контейнера с различной температурой и плотностью посадки: I контейнер – 340 икринок на 5 л воды ($t = 6\text{ °C}$); II – 400 икринок на 15 л воды ($t = 25\text{ °C}$); III – 400 икринок на 15 л воды ($t = 27\text{--}33\text{ °C}$) и IV – 200 икринок на 2 л воды ($t = 25\text{ °C}$). Низкая температура воды в контейнере поддерживалась при помощи холодильника «Атлант» (Белоруссия), высокая – с помощью использования терморегулятора «Aquarium heater MJ-НН50W» (Китай). Для фиксирования температуры во всех контейнерах были установлены аквариумные термометры «Барбус» (Россия) с погрешностью до 0,5 °С. Количество яиц в кладках определяли полным поштучным пересчетом. Изменения стадий развития эмбрионов и личинок наблюдали под стереоскопическим микроскопом МСП-1 «ЛОМО» (Россия). Измерение размеров тела проводилось штангенциркулем Electronic Digital caliper «ДЕКО» (Китай) с точностью 0,1 мм, массы тела – электронными весами «Масса-К» (Россия) с погрешностью 0,005 г. Промеры у пред-

личинок, головастики и метаморфизировавших особей снимали по стандартным методикам [23]. Стадии развития икринок и головастика определяли по К.Л. Госнеру (1961). Величину pH воды определяли pH-метром ИОНОМЕТР «ЭКСПЕРТ-001» (Россия). Смену фильтрованной воды (pH = 7,82–7,90) в контейнерах осуществляли через день. Личинок после перехода на экзогенное питание вначале кормили листьями салата и шпината, предварительно ошпаренными кипятком, затем – куриным желтком. Для статистических расчетов использовался программный инструмент Microsoft Excel, с помощью которого вычислялись средние значения и их ошибки ($M \pm m$). Статистическая значимость различия средних значений оценивалась критерием Стьюдента. Затем на основании t по таблице Стьюдента определяли вероятность различия p . При $p \leq 0,05$ и выше различие оценивается как достоверное (вероятность различия более 95 % [24]). Сеголетки были выпущены в те же природные водоемы, откуда была взята кладка.

Результаты и их обсуждение

Активный процесс дробления икринок в разных порциях кладки начался к концу 1–2 суток, кроме контейнера № I. В контейнерах № II и III дробление началось в конце 1 суток, в контейнере № IV – к концу 2 суток.

Рис. 1. Развитие эмбрионов в контейнерах № I–IV на 3 сутки наблюдений

Вылупление предличинок в контейнерах № II–IV началось к концу 3-х суток (в № II их вылупилось 20 %, в № III – 30 %, в IV – 5 %). У оставшихся икринок в контейнерах наблюдали 16–19 (№ II), 17–20 (№ III), 15–18 (№ IV) стадии развития эмбрионов. У икринок и предличинок в контейнере № III были отмечены заметные деформации тела эмбрионов и сворачивание в клубок, их слизистые капсулы были грязные и разрыхленные (рис. 1). В контейнере № I развитие икринок на 12 стадии отмечалось только у 1 % икринок. На этом развитие в данном контейнере остановилось. У предличинок ($n = 30$) в контейнерах № II и IV длина тела составляла 5,0–10,7 мм (в среднем $6,75 \pm 0,05$ мм), тогда как в контейнере № III она была заметно меньше – 3,5–8,0 мм (в среднем $4,75 \pm 0,05$ мм). Дальнейшее развитие икринок и предличинок в контейнере № III не наблюдалось в связи с их гибелью.

На 4-й день после вылупления личинки перешли на экзогенное питание.

Таблица 1. Сравнительная характеристика скорости эмбрионально-личиночного периода в контейнерах № I–IV по дням

№ контейнера	Развитие							
	Гаструла	Движение	Вылупление	Прикрепление к стенке	Активное питание	Задние конечности	Передние конечности	Метаморфоз
I	27.03	–	–	–	–	–	–	–
II	26.03	27.03	28.03	28.03	01.04	06.05	14.05	18.05
III	26.03	27.03	28.03	–	–	–	–	–
IV	27.03	27.03	28.03	29.03	01.04	29.04	05.05	07.05

Следует отметить, что эмбриогенез во всех исследуемых контейнерах шел относительно синхронно, тогда как личиночное развитие головастика и метаморфоз в оставшихся контейнерах проходили асинхронно. Так, у 1 % головастика в контейнере № IV задние конечности появились на 31 сутки, а передние – на 37 суток от вылупления. В контейнере № II задние конечности были отмечены на 38 сутки, а передние – на 46 суток. Первые метаморфизировавшие особи появились в контейнере № IV на 39 сутки, а во № II – на 50 сутки (табл. 1). Весь цикл развития, включая эмбриогенез, стадию головастика и метаморфоз в № IV контейнере составил 95 дней при выживаемости 50 %, а во № II – 110 дней при выживаемости 63 %.

Рис. 2. Головастики в контейнере № II и № IV на 35 сутки развития

Значительный прирост размеров тела (13–30 мм) был отмечен на 26–33 стадиях развития, которые оказались наиболее продолжительными в обоих контейнерах. На этих стадиях можно отметить относительно крупных и светлых головастика в контейнере № IV (рис. 2).

Рис. 3. Изменение длины тела головастиков на разных стадиях развития при температуре 25 °С с плотностью 400 икринок в 15 л в контейнере № II, мм

Длина тела головастиков, наблюдаемая на 36 стадии развития, – 25,1–30,2 мм (в среднем $27,73 \pm 4,75$ мм), затем на 42 стадии она уменьшилась до 21,4–27,5 мм (в среднем $24,85 \pm 3,42$ мм). Длина особей, прошедших метаморфоз, составила 11,0–15,2 мм (в среднем $12,7 \pm 0,2$ мм) (рис. 3).

Таблица 2. Основные морфометрические показатели по стадиям в контейнере № II, мм

Параметры	Стадии развития						
	XXV	XXVI	XXVI	XXXVI	XXXVI	XLII	XLVI
Длина головы	$4,65 \pm 0,93$	$5,00 \pm 1,06$	$5,83 \pm 1,10$	$7,70 \pm 1,44$	$9,70 \pm 1,10$	$10,50 \pm 0,90$	$5,20 \pm 0,30$
Длина хвоста	$7,18 \pm 1,08$	$9,98 \pm 4,34$	$16,63 \pm 4,59$	$17,04 \pm 4,47$	$18,00 \pm 3,51$	$14,30 \pm 2,20$	0
Ширина головы	$2,93 \pm 0,75$	$4,86 \pm 2,81$	$5,03 \pm 1,03$	$5,40 \pm 1,49$	$7,03 \pm 1,10$	$8,01 \pm 0,90$	$4,70 \pm 0,30$
Длина тела	$12,3 \pm 1,40$	$15,83 \pm 3,22$	$21,4 \pm 6,11$	$25,5 \pm 5,75$	$27,73 \pm 4,75$	$24,85 \pm 3,40$	$12,7 \pm 0,20$

Изменение размеров основных морфометрических параметров в процессе развития происходило равномерно. При этом относительно плавно изменялись длина тела, ширина и длина головы (табл. 3).

Таблица 3. Морфометрические показатели после метаморфоза в контейнерах № II и № IV, мм ($n = 30$)

№ контейнера	Параметры								
	L, тела	Ширина головы	S, от ноздри до переднего края глаза	S, между ноздрями	L, глаза	L, бедра	L, голени	L, внутреннего пальца	M, тела, мг
II	11,9±1,20	5,10±0,50	1,41±0,09	1,40±0,05	1,26±0,05	5,20±0,50	5,20±0,05	1,00±0	200±0,05
IV	12,3±1,4 ($p < 0,05$)	4,70±0,60 ($p < 0,01$)	1,56±0,09 ($p < 0,001$)	1,80±0,05 ($p < 0,001$)	1,30±0,05 ($p < 0,01$)	5,0±0,50 ($p < 0,001$)	4,96±0,50 ($p < 0,05$)	0,98±0,02 ($p < 0,001$)	203±0,05 ($p < 0,001$)

Показатели длины тела прошедших метаморфоз особей в контейнере № IV – 8,6–14,2 мм (в среднем 12,3±1,4 мм) незначительно превышали показатели в контейнере № II – 9,0–15,4 мм (в среднем 11,94±1,2 мм) (табл. 3). Эти размеры не отклоняются от данных, полученных в природных условиях [13].

Рис. 4. Продолжительность метаморфического климакса у головастика в контейнере № II (1) и № IV (2) при температуре 25 °C с разной плотностью, в часах ($n = 30$)

Процесс резорбции хвоста, необходимый для превращения головастика в лягушку, отличался на всем периоде развития. Так, у головастика в мае месяце он был короче и составлял 3–4 дня, а у последних особей в июле – 5–6 дней, что, естественно, сказывалось на продолжительности метаморфоза (рис. 4).

Рис. 5. Фотографии, полученные в ходе эксперимента, отражающие прохождение эмбрионально-личиночного периода малоазиатской лягушки, начиная с X стадии, по К.Л. Госнеру (1961)

По итогам наших исследований наиболее благоприятной для развития оказалась температура 25 °С. При данной температуре вылупление предличинок началось на 3 сутки (20 %), а метаморфоз первых особей завершился на 39 сутки.

Наименее благоприятной является температура 27–33 °С. При данной температуре ускорились темпы начальных стадий развития с опережением на 2–3 стадии по сравнению с температурой 25 °С. На 3 сутки вылупилось большее количество предличинок (30 %). Однако в последующие 3–4 суток все икринки и предличинки погибли.

При температуре 6 °С развитие икринок на 12 стадии наблюдалось у 1 %. Дальнейшего развития в яйце при этой температуре не наблюдалось, но возобновилось у всех икринок при смене температуры на комнатную.

Плотность посадки в нашем случае повлияла на рост и развитие головастика, окраску, продолжительность метаморфического климаткса и метаморфоз. Продолжительность эмбрионально-личиночного периода с меньшей плотностью посадки (№ II) составила 110 дней с выживаемостью 63 %. Те же показатели при высокой плотности посадки (№ IV) – 95 дней с выживаемостью 50 %. При этой плотности отмечено увеличение размеров тела у головастика и сеголеток (на $0,4 \pm 0,1$ мм), а также массы тела (на $3 \pm 0,05$ мг). Окраска тела у головастика и сеголеток при высокой плотности посадки была заметно светлее, чем в контейнере с меньшей плотностью. Эти изменения при высокой плотности можно объяснить проявлением адаптивного эффекта, сокращением временного интервала с 25–33 стадии и уменьшением продолжительности метаморфического климаткса в среднем на 24 часа. Наиболее быстрая смена стадий у эмбрионов и личинок нами была отмечена в темное время суток (с ночи на утро).

Помимо всего изложенного во всех контейнерах нами отмечены асинхронность личиночного развития и изменение окраски головастика не только в разных контейнерах, но и в пределах одного контейнера. Причиной подобной неравномерности в ходе развития головастика, находящихся в абсолютно одинаковых условиях, могут слу-

жить генетическая детерминированность данного вида, связанная с разным содержанием тироксина в организме головастиков, а также особенности экологии родительских особей.

Заключение

Таким образом, температура является одним из определяющих факторов, влияющих на рост и развитие головастиков малоазиатской лягушки *R. macrocnemis*. Это влияние распространилось на все стадии эмбрионально-личиночного развития. В частности, на сокращение сроков формирования конечностей (25–33 стадии развития), и завершение метаморфоза на 11 суток раньше при высокой плотности посадки ($t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$). Средние значения размеров и массы тела у сеголеток из этого контейнера были незначительно выше ($0,4 \pm 0,1$ мм и $3 \pm 0,05$ мг). Однако выживаемость при данной температуре и плотности на 13 % ниже, чем при низкой плотности. Увеличение температуры на $2\text{--}8\text{ }^{\circ}\text{C}$ приводит к ускорению темпов развития эмбрионов в 2–3 раза и смертности 100 % личинок. Инкубирование икринок при низкой температуре ($t = 6\text{ }^{\circ}\text{C}$) приводит к остановке эмбрионального развития.

Результаты, полученные в ходе наших исследований, дополняют литературные данные по температурной толерантности эмбрионально-личиночного развития малоазиатской лягушки [10–13] и вносят вклад в изучение эколого-фаунистических аспектов данного вида в природных условиях. Кроме этого, современное изучение термобиологии амфибий очень востребовано в реинтродукции многих редких и исчезающих видов.

Литература

1. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. – 370 с.
2. Pounds J.A. Climate and amphibian declines // Nature. – 2001. – Vol. 410 (6829). – P. 639–640.
3. Mazanaeva L.F. The distribution of Amphibians in Dagestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. – Sophia. – 2000. – Vol. 5. – P. 141–156.
4. Аскендеров А.Д. Земноводные Дагестана: распространение, экология, охрана; дис. канд. биол. наук. – Махачкала, 2017. – 223 с.
5. Дунаев Е.А. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. – М.: Фитон+, 2017. – 328 с.
6. Мазанаева Л.Ф. Герпетофауна Дагестана: перспективы изучения и вопросы охраны // Вопросы герпетологии. Мат. Первого съезда Герпет. общ. им. А.М. Никольского / Пушино-2001. – М.: МГУ, 2001. – С. 176–179.
7. Мазанаева Л.Ф. Распространение и биотопическое распределение малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*) в Дагестане // Вопросы герпетологии. Мат. Первого съезда Герпет. общ. им. А.М. Никольского / Пушино-2001. – М.: МГУ, 2001. – С. 181–183.
8. Туниев Б.С. Лягушка малоазиатская – *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 // Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животного, растительного мира: в 2 ч. Ч. 2: Животные. – Майкоп: Качество, 2012. – 237 с.
9. Лобачёв Е.А. Влияние колебаний экологических факторов на эмбрионально-личиночное развитие земноводных: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / [Место защиты: Морд. гос. ун-т им. Н.П. Огарева]. – Саранск, 2008. – 146 с.

10. Газимагомедова И.К. Влияние температурного режима на эмбриональное и личиночное развитие малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 в лабораторных условиях // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Сер.: Ест. науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 5–16.
11. Детлаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. – М.: Наука, 2001. – 210 с.
12. Иванова Н.Л. Сравнительное изучение роста и развития личинок некоторых видов амфибий в контролируемых условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Свердловск, 1975. – 21 с.
13. Кидов А.А. Биология размножения гирканской лягушки, *Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971 (Amphibia: Anura: Ranidae) на северо-западе ареала // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Ест. и тех. науки. – 2013. – Т. 18, № 6–1. – С. 3012–3014.
14. Кидов А.А. К биологии гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) в Юго-Восточном Азербайджане // Современная герпетология. – 2015. – Т. 10, № 3/4. – С. 109–114.
15. Ляпков С.М., Корнилова М.Б. и др. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. – 2009. – Т. 9, № 3–4. – С. 103–121.
16. Никогосян Г.Н., Степанян И.Э., Аракелян М.С. Изменчивость у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*) в Армении // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. – СПб: Зоологический ин-т РАН, 2013. – С. 121–124.
17. Ручин А.Б. Изучение действия температуры и освещенности на рост и развитие личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 12. – С. 1463–1467.
18. Тархнишвили Д.Н. Влияние температуры на рост головастиков малоазиатской лягушки из разных кладок // Вопросы герпетологии: тез. докл. 7 Всесоюз. герпетологическая конф. – Киев, 1989. – С. 250–251.
19. Цховребова А.И., Калабеков А.Л., Черчесова С.К. Изменчивость сибсов малоазиатской лягушки из одной кладки // Вестник Тамбовск. универ.: ест. и тех. науки. – 2017. – Т. 22, № 5–1. – С. 1035–1038.
20. Черданцева Е.М. Влияние размера яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в опыте, поставленном в нерестовом водоеме // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 3. – С. 329–339.
21. Goldstein J. The effect of temperature on development and behavior of relict leopard frog tadpoles (*Rana onca*). UNLV Retrospective Theses / Dissertations. – 2007. <https://digitalscholarship.unlv.edu/rtds>
22. Veith M. Climatic oscillations, triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) // Mol. Phylogenet. Evol. – 2003. – Vol. 26. – P. 310–327.
23. Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. – М.: Просвещение, 1977. – 414 с.
24. Калинина В.Н., Панкин В.Ф. Математическая статистика. – М.: Дрофа, 2003. – 336 с.

Поступила в редакцию 23 июня 2020 г.

UDC 597.851.591.3:57.017.642(645). 574.24:57.042

DOI: 10.21779/2542-0321-2020-35-4-110–119

Features of Embryonic-larval Development of the Caucasian Brown Frog (*Rana macrocnemis*, Boulenger, 1885) Under Laboratory Conditions

Ja.M. Gamidova, L.F. Mazanaeva

Dagestan State University; Russia, 367000, Makhachkala, M. Gadzhiev st., 43a; Djamka_90@mail.ru

The Caucasian brown frog *Rana macrocnemis* is a widespread species in Dagestan. It can be found in Outer mountain, Inner mountain, High mountain areas and Lowland areas of the Republic of Dagestan. This paper presents data on the rate of embryonic-larval development of the Iranian long-legged wood frog *R. macrocnemis* from the territory of foothill Dagestan. For the experiment, 4 servings of Iranian long-legged wood frog ghtcaviar were placed in containers with water at different temperatures (6, 25, 27–33 °C) and density. A high rate of embryonic development with an advance of 2–3 stages was observed at a temperature of 27–33 °C, in contrast to eggs that developed at a temperature of 25 °C. At a temperature of 6 °C, embryos (1 %) reached stage 12, then development stopped.

The beginning of hatching of the larvae (30 % at 25 °C and 20 % 27–33 °C) occurred on the 3rd day. The average body length of a prolarva, tadpoles (36th stage of development) and yearlings developing at 25°C was 6.75±0.05, 27.73±4.7, 11.9±1.2 mm, respectively. Metamorphosis of the first individuals was completed on day 39. The sizes of the prolarvas at a temperature of 27–33 °C amounted to 4.75±0.05 mm. Further the development at a given temperature stopped due to the death of the remaining eggs and larvae. The total duration of the embryonic larval period at a planting density (400 eggs per 15 liters of water) was 110 days with a survival rate of 63 %. The larval development period at a higher density (200 eggs per 2 liters of water) decreased by 9 days, metamorphosis – 11 days, and survival rate decreased (50 %). In fingerlings, the average length and body weight were 12.7±0.2 mm and 203±0.05 mg, respectively. All processes in the course of larval development proceeded asynchronously, not only within different temperatures, but also within the same studied temperature.

Keywords: *Rana macrocnemis*, *embryonic-larval development*, *metamorphosis*, *foothill Dagestan*, *thermobiology*.

Received 23 June's 2020