

УДК 591.5 : 597.8

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЯИЦ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ УРБАНИЗАЦИИ¹

В. Л. Вершинин, Э. З. Гатиятуллина

На материале, собранном в популяциях остромордой лягушки на городских территориях с разным уровнем урбанизации, показаны различия во внутри- и межпопуляционной изменчивости, а также средних размерах яиц. Обсуждаются причины установленных отличий и возможные негативные и позитивные последствия влияния урбанизации на показатели изменчивости диаметра яиц и плодовитости.

Известно, что объем кладок и размеры яиц существенно варьируют у всех видов земноводных. Имеется ряд гипотез об адаптивной изменчивости диаметра яиц у амфибий. У некоторых видов внутривидовая изменчивость диаметра яиц основана на изменчивости тела особей, но величина корреляции между этими параметрами варьирует в разных популяциях (Banks, Beebe, 1986). Изменчивость размеров яйца может зависеть не только от возраста особи; при этом размер особи при метаморфозе возрастает, а личиночный период сокращается с увеличением размера яиц (Cummins, 1989). Рядом исследователей (Williamson, Bull, 1989; Grump, 1989; Morin, Johnson, 1988) показано, что особи, появившиеся из крупных яиц, обладают несомненным преимуществом, так как они более конкурентоспособны в условиях личиночных взаимодействий в реальных популяциях. Кроме того, крупные яйца одного размера из кладок с разным средним размером яйца физиологически неоднозначны. Яйца из «крупных» кладок растут и развиваются интенсивнее, чем из «мелких» (Williamson, Bull, 1989a).

В связи с указанными выше различиями возникает проблема оптимального соотношения размеров и числа икринок в кладках амфибий. Только в идеальных условиях яйца всех размеров выживают одинаково успешно. Следовательно, самки, производящие много мелких яиц, жертвуют их жизнеспособностью (Grump, 1984), а самки, дающие только крупные икринки, имеют низкую плодовитость (Grump, 1989). Поэтому оптимальной тактикой может быть наличие в популяции кладок с широкими пределами вариабельности размеров яиц, что дает равные шансы к выживанию яиц всех размеров в меняющихся условиях среды. Считается, что наличие межпопуляционных различий в изменчивости размеров яйца отражает адаптации к изменениям среды обитания (Takahashi, Iwasawa, 1988), что справедливо, по-видимому, не для всех видов (Beachy, 1989). Тем не менее в популяциях *R. arvalis*, живущих в условиях повышенной кислотности, внутривидовая изменчивость размеров яиц достоверно ниже, а параметры эмбрионов и личинок достоверно выше в сравнении с популяцией из относительно чистого местообитания (Andren a. o., 1989). Таким образом, существует определенный интерес к межпопуляционным различиям в изменчивости размеров яйца в популяциях, в разной степени подверженных действию урбанизации.

Материал собран на территории г. Екатеринбурга и его пригородов в 1990—1991 гг. От свежих кладок *Rana arvalis* Nills отделили по 20 икринок и фиксировали 10%-ным формалином. Диаметр яиц измеряли в лабораторных условиях при помощи окуляр-микрометра (цена деления 0,1 мм). Стадию развития определяли по Н. В. Дабагану, Л. А. Слепцовой (1975). Мы полагаем, что диаметр яйца адекватно отражает его размеры, так как установлена положительная корреляция между средним значением диаметра яйца и средним значением сухой массы яиц (Grump, Kaplan, 1979).

¹ Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 93-04-7888).

Таблица 1

Средние размеры яиц в кладке остромордой лягушки (1990 г.)

Местообитание	№ стадии и диаметр, мм				
Загородный участок					
1. Режевской тракт-2 (РТ-2)	9	8			
	$1,83 \pm 0,030$ (n=7)	$1,90 \pm 0,044$ (n=8)			
2. Режевской тракт-3 (РТ-3)	2	4	5	6	9
	$1,72 \pm 0,057$ (n=6)	$1,80 \pm 0,09$ (n=2)	$1,77 \pm 0,023$ (n=2)	$1,74 \pm 0,021$ (n=8)	$1,79 \pm 0,023$ (n=6)
	4	5	6		
	$1,72 \pm 0,080$ (n=3)	$1,73 \pm 0,027$ (n=13)	$1,77 \pm 0,075$ (n=3)		
Лесопарковая зона					
4. Калиновские разрезы-1 (КР-1)	2	10			
	$1,60 \pm 0,034$ (n=5)	$1,85 \pm 0,036$ (n=4)			
5. Калиновские разрезы-2 (КР-2)	2	3	4	9	
	$1,59 \pm 0,037$ (n=6)	$1,63 \pm 0,017$ (n=3)	$1,60 \pm 0,036$ (n=5)	$1,74 \pm 0,021$ (n=3)	
	2	7	10		
6. Шарташ-1 (Ш-1)	$1,70 \pm 0,045$ (n=10)	$1,78 \pm 0,026$ (n=5)	$1,82 \pm 0,026$ (n=2)		
7. Шарташ-2 (Ш-2)	1	2			
	$1,66 \pm 0,017$ (n=10)	$1,66 \pm 0,017$ (n=10)			
Малозэтажная застройка					
8. ул. Самолетная-5 (С-5)	2	7			
	$1,65 \pm 0,042$ (n=3)	$1,58 \pm 0,044$ (n=2)			
9. ул. Самолетная-4 (С-4)	1	2	3	4	
	$1,58 \pm 0,079$ (n=4)	$1,62 \pm 0,028$ (n=9)	$1,64 \pm 0,023$ (n=8)	$1,68 \pm 0,013$ (n=5)	
	4	5	6	7	10
10. Патрушиха-1 (П-1)	$1,73 \pm 0,124$ (n=2)	$1,70 \pm 0,018$ (n=5)	$1,59 \pm 0,045$ (n=9)	$1,81 \pm 0,021$ (n=2)	$1,64 \pm 0,035$ (n=2)
Многоэтажная застройка					
11. р. Ольховка (О)	3	9	10		
	$1,73 \pm 0,018$ (n=2)	$1,84 \pm 0,046$ (n=6)	$1,83 \pm 0,034$ (n=10)		
12. ЦПКНО (ЦП)	2	6			
	$1,51 \pm 0,018$ (n=2)	$1,55 \pm 0,018$ (n=2)			
13. Крылова-3 (К-3)	7				
	$1,62 \pm 0,027$ (n=10)				
14. ул. Белинского (БЛ)	3	10			
	$1,52 \pm 0,053$ (n=2)	$1,69 \pm 0,034$ (n=3)			
15. ул. Куйбышева (КБ)	2	6	7		
	$1,58 \pm 0,026$ (n=8)	$1,58 \pm 0,059$ (n=4)	$1,67 \pm 0,043$ (n=5)		

В 1990 г. размеры яиц определяли на ранних стадиях развития икры: начало дробления яиц — поздняя эпителиальная бластула. Промеры яиц проведены в пробах из 294 кладок (табл. 1). К сожалению, данные 1991 г. малосопоставимы с результатами 1990 г., так как бурное наступление весны, вызвавшее практически одновре-

менное икрометание во всех наблюдаемых популяциях, не позволило собрать материал по ранним стадиям развития икры. Кроме того, наступившее затем резкое похолодание привело к гибели большого количества икры, что также усложнило сбор материала. Сравнение размеров яиц проведено на 10—18-й стадиях развития из 240 кладок (табл. 2).

Таблица 2

Средние размеры яиц в кладке остромордой лягушки (1991 г.)

Местообитание	№ стадии и диаметр, мм			
Загородный участок				
1. Режевской тракт-2 (РТ-1)	16	17		
	1,88±0,067 (n=3)	1,83±0,084 (n=4)		
2. Режевской тракт-3 (РТ-2)	16	17		
	2,04±0,039 (n=6)	2,00±0,039 (n=7)		
3. Режевской тракт-4 (РТ-4)	11	12	16	
	1,91±0,023 (n=7)	1,89±0,067 (n=4)	2,00±0,147 (n=3)	
Лесопарковая зона				
4. Калиновские разрезы-1 (КР-1)	10	11	12	13
	1,80±0,44 (n=9)	1,84±0,020 (n=8)	1,87±0,038 (n=9)	1,96±0,05 (n=5)
	13	16	17	18
	1,89±0,034 (n=3)	1,91±0,025 (n=4)	2,00±0,019 (n=11)	1,99±0,03 (n=7)
6. Шарташ-1 (Ш-1)	16	17		
	1,94±0,020 (n=7)	2,00±0,021 (n=5)		
7. Шарташ-2 (Ш-2)	16	17		
	2,02±0,013 (n=3)	2,02±0,058 (n=6)		
Малозэтажная застройка				
8. ул. Самолетная-4 (С-4)	16	17	18	
	1,98±0,035 (n=7)	1,98±0,032 (n=6)	1,97±0,039 (n=4)	
Многоэтажная застройка				
9. ЦПКиО (ЦП)	16	17		
	1,64±0,013 (n=3)	1,60±0,014 (n=4)		
10. ул. Белинского (БЛ)	17			
	1,95±0,043 (n=5)			
11. р. Ольховка (О)	6	10	11	
	1,93±0,035 (n=2)	1,94±0,088 (n=2)	1,98±0,106 (n=2)	
12. ул. Куйбышева (КБ)	5	10		
	1,87±0,034 (n=3)	1,88±0,029 (n=11)		

Приведенные в табл. 1 данные свидетельствуют о незначительных различиях в средних размерах яиц в водоемах лесопаркового пояса и загородной зоны. Достоверные различия в размерах яиц отмечены лишь на 9-й стадии между водоемами РТ-1 и КР-2 ($t=2,31$).

Значительно выше изменчивость средних диаметров яиц между кладками внутри водоемов, особенно на первых четырех стадиях развития яйца (до стадии восьми бластомеров). Коэффициент вариации размеров яиц между кладками внутри водоемов больше на начальных ста-

дях дробления, чем на более поздних, и достигает 0,44 мм (1,84—1,40 мм) на 2-й стадии (1-е деление дробления), 0,33 мм (2,11—1,78 мм) на 10-й стадии (поздняя бластула).

Различия в размере яиц внутри кладок выражены еще в большей степени, чем между кладками. Размеры в отдельных кладках колеблются от 0,4 до 0,7 мм. Как правило, средние диаметры яиц на последовательных стадиях развития в водоеме увеличиваются, но внутри водоема в разных кладках их изменчивость незначительна, в основном возрастают максимальные размеры яиц.

Отмеченные особенности изменчивости яиц остромордой лягушки в окрестностях города почти абсолютно совпадают с данными, полученными для талицкой популяции этого вида в 1983 г. (Щупак, Гатиятуллина, 1987).

Размеры яиц в водоемах собственно городской территории значительно меньше (см. табл. 1). Различия достоверны при сопоставлении диаметров яиц на отдельных стадиях в водоемах РТ-3 и КБ ($t=2,26$), ЦП, П-1; РТ-4 и К-3 ($t=2,89$); РТ-2 и БЛ ($t=3,75$). Это связано с тем, что частота встречаемости кладок с мелкими икринками заметно выше в популяциях из наиболее загрязненных и урбанизированных участков, что сказалось и на средних размерах яиц. Средние размеры яйца достоверно меньше и в большинстве популяций из зон много- и малоэтажной застройки. Вариабельность средних размеров яиц между кладками внутри городских водоемов ниже по сравнению с пригородными, что может свидетельствовать о наличии отбора в таких популяциях. Например, при первом делении дробления различия средних диаметров яиц между кладками колебались от 1,46 до 1,70 мм (водоем С-4). Максимальный коэффициент вариации размеров яиц остромордой лягушки на 2-й стадии (1-е деление дробления) достигал 5,18% (водоем С-4), в то же время внутри пригородных водоемов он в основном превышал 8%.

Пределы колебаний диаметра яиц внутри кладок в городских популяциях близки к тем, что наблюдались в пригороде, т. е. сохраняется довольно высокая изменчивость средних размеров икринок внутри кладок. Стабильность средних значений размеров яиц между водоемами исследователи обычно соотносят с особенностями популяций, в том числе отсутствием привязанности самок к определенным водоемам в период размножения, непостоянством функционирующих водоемов в разные годы. Значительная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки определяет пластичность популяции в ее взаимоотношениях со средой и обеспечивает успех воспроизводства в нестабильных условиях.

В пределах городских изолятов, пригодных для размножения лягушек, изменчивость средних размеров яиц между водоемами ниже, а средние диаметры яиц меньше, чем в пригороде.

Если допустить, что установленные для *Hyla crucifer* (Grump, 1989) и *Rana temporaria* (Cummins, 1989) зависимости между размерами яйца, размером и возрастом самки верны и для остромордой лягушки, то одной из причин снижения среднего размера яиц в кладках остромордой лягушки, зафиксированного в 1990 г. в популяциях на городской территории, мы считаем мелкие размеры самок: многоэтажная застройка — $46,2 \pm 1,6$ мм ($n=32$) малоэтажная застройка — $46,4 \pm 1,8$ мм ($n=13$), лесопарковая зона — $48,6 \pm 1,1$ мм ($n=40$), загородная популяция — $53,3 \pm 1,6$ мм ($n=12$). Другим возможным фактором может быть рост энерготрат производителей в условиях загрязнения мест обитания. Известно, что воздействие химических веществ вызывает уменьшение количества желтка и клеток гранулы в фолликулах (Prameda, Saidapur, 1986).

В «идеальных» условиях эксперимента из крупных яиц *Hyla crucifer* вылуплялись крупные личинки (Сгитр, 1984), но эти особи не получали дальнейшего преимущества ни в скорости развития, ни в размерах перед метаморфозом, а также не увеличивалась их выживаемость. В естественных водоемах в период эмбриогенеза яйцо подвержено действию множества разнообразных факторов, в первую очередь абиотических (температура, химический состав воды, расположение и количество кладок в водоеме и др.). После вылупления из икры, в период личиночного развития, когда личинки взаимодействуют с хищниками и конкурентами и возрастает возможность пересыхания водоемов, относительное преимущество получают крупные головастики (Щупак, Гатиятуллина, 1987).

В городских водоемах в процессе эмбриогенеза, на уязвимых стадиях развития зигот (гаструла), возможна дифференциальная гибель. В нашем случае на более поздних стадиях эмбриогенеза различия в размерах яиц между городскими и пригородными водоемами были сглажены. Например, в водоеме КБ (ул. Куйбышева) эта разница исчезает уже на 6-й стадии. Различия, существующие на ранних стадиях развития, могут нивелироваться по мере роста и развития (Година, Сытина, 1985), так как диаметр яйца начинает изменяться с момента гастрюляции (Сулова, Черданцев, 1987). Это, по-видимому, и обусловило то, что в 1991 г. в большинстве случаев не удалось выявить существенных отличий по диаметру яйца между популяциями (см. табл. 2), причем наиболее полный материал был собран по стадиям 16, 17, 18. На этих стадиях эмбриогенеза наименьшие размеры яиц отмечены в водоеме ЦПКиО. В остальных водоемах средние диаметры икринок сопоставимы между собой.

Таким образом, в 1990—1991 гг. не выявлено достоверной корреляции между диаметром яйца и плодовитостью.

Увеличение доли мелких икринок в кладках городских популяций остромордой лягушки, наряду с сокращением количества икринок в кладке, вероятно, может представлять опасность для полноценного воспроизводства этих популяций, так как в условиях загрязнения эмбрионы выживают только в центральной части комка (Linnenbach, Gebhardt, 1987), а крупные эмбрионы и личинки менее уязвимы. Наши данные свидетельствуют о высокой смертности на ранних этапах развития в городских популяциях остромордой лягушки (Вершинин, 1985а) и о преимущественном выживании крупных сеголеток (Вершинин, 1985б). На головастиках травяной лягушки показано, что смертность в период метаморфоза выше у личинок, вышедших из мелких яиц, а у метаморфозировавших сеголетков чаще встречаются морфологические аномалии (Сулова, Черданцев, 1987).

Тем не менее личинки, выходящие из мелких икринок, в большей степени способны к изменению исходных темпов роста и развития (например, за счет более активного питания или повышения уровня обмена), что приводит к эквивинальности, т. е. позволяет им ко времени метаморфоза сравняться во всех отношениях с особями крупной морфы (Сулова, Черданцев, 1987). Следовательно, положительный момент увеличения доли мелких яиц в популяциях городской черты — рост адаптивных возможностей популяции в быстро меняющихся условиях урбанизированных ландшафтов.

Экспериментально показано, что снятие эффекта, определяемого загрязнением водоемов, привело к значительному увеличению эмбриональной выживаемости, которая превысила значения для кладок из загородной популяции, что, по нашему мнению, свидетельствует о наличии адаптивных изменений в популяциях городской черты (Вершинин, Трубенная, 1991). Смертность в период метаморфоза существенно ниже

в популяциях зоны многоэтажной застройки. Таким образом, успешное воспроизводство при изменении среднего числа икринок в кладке, а также наличие ряда адаптивных особенностей у эмбрионов, личинок и сеголеток может свидетельствовать о том, что в воспроизводстве амфибий в городской черте присутствует как бы две стратегии — *R* и *K* (причем последняя встречается чаще). Изменение стратегии размножения и ее разнообразие обеспечивают существование ограниченных малочисленных изолятов при низкой средней плодовитости и небольших размерах яйца.

Институт экологии растений
и животных УрО РАН

Поступила в редакцию
5 мая 1992 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Вершинин В. Л. Динамика численности личинок и сеголеток остромордой лягушки в условиях промышленного города.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л., 1985а, с. 46—47.
- Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города.— В кн.: Экологические аспекты роста и развития животных. Свердловск, 1985б, с. 61—75.
- Година Л. Б., Сытина Л. А. Вариации в росте зародышей сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*).— В кн.: Вопросы герпетологии. Л., 1985, с. 59—60.
- Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка *Rana temporaria*.— В кн.: Объекты биологии развития. М., 1975, с. 442—462.
- Сурова Г. С., Черданцев В. Г. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек: размеры яиц и темпы роста личинок у подмосковных *Rana temporaria* и *R. arvalis*.— Зоол. журнал, 1987, 66, вып. 12, с. 1864—1872.
- Щупак Е. Л., Гатиятуллина Э. З. Внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки.— В кн.: Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987, с. 65—73.
- Andren С., Marden M., Nilson G. Tolerance to low pH in a population of moor frogs, *Rana arvalis*, from an acid and neutral environment: A possible case of rapid evolutionary response to acidification.— Oikos, 1989, 56, N 2, p. 215—223.
- Banks V., Beebee T. J. C. A comparison of the fecundities of two species of toad (*Bufo bufo* and *B. calamita*) from different habitat types in Britain.— J. Zool. Lond. (A), 1986, 208, N 3, p. 325—337.
- Beachy C. K. Egg size variation and habitat variability in several species of salamanders.— 1st World Congr. Herpetol., Canterbury, 11—19 sept., 1989: Abstr.— Canterbury, 1989.
- Crump M. Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura, Hylidae).— Copeia, 1984, N 2, p. 302—308.
- Crump M. Egg size variability: consequences to tadpoles.— 1st World Congr. Herpetol., Canterbury, 11—19 sept., 1989: Abstr.— Canterbury, 1989.
- Crump M., Kaplan R. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae).— Copeia, 1979, 4, N 6, p. 626—635.
- Cummins C. P. Assymetry in the influence of egg size on length of larval period and size at metamorphosis in *Rana temporaria*.— 1st World Congr. Herpetol.— Canterbury, 11—19 sept., 1989: Abstr.— Canterbury, 1989.
- Linnenbach M., Gebhardt H. Untersuchungen zu den Auswirkungen der Gewässerversauerung auf die Ei und Larvalstadien von *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Anura; Ranidae).— Salamandra, 1987, 23, N 2—3, S. 153—158.
- Morin D. J., Johnson E. A. Experimental studies of asymmetric competition among anurans.— Oikos, 1988, 53, N 3, p. 398—407.
- Pramoda S., Saidapur S. K. Effect of cadmium chloride on the ovary of the frog *Rana tigrina*.— Curr. Sci. (India), 1986, 55, p. 206—208.
- Takahashi H., Iwasawa H. Clutch size and egg size variations in salamanders: traits of the variations in some levels of biological organization.— Curr. Herpetol. East Asia: Proc. 2nd Jap.— China Herpetol. Symp., Kyoto, July, 1988. Kyoto, 1989, p. 282—291.
- Williamson I., Bull C. M. The significance of egg size variation in a population of the frog *Ranidella signifera*.— 1st World Congr. Herpetol.— Canterbury, 11—19 sept., 1989: Abstr.— Canterbury, 1989.
- Williamson I., Bull C. M. Life history variation in a population of the Australian frog *Ranidella signifera*: Egg size and early development.— Copeia, 1989, N 2, p. 349—356.