

УДК 597.828

## ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРА ЯИЦ НА РАЗМЕРЫ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ СЕГОЛЕТОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*) В ОПЫТЕ, ПОСТАВЛЕННОМ В НЕРЕСТОВОМ ВОДОЕМЕ

© 2007 г. Е. М. Черданцева, В. Г. Черданцев, С. М. Ляпков

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119899, Россия

e-mail: lyapkov@mail.ru

Поступила в редакцию 06.10.2005 г.

В опыте, поставленном в нерестовом водоеме (Подмосковье, 1990–1991 гг.), без нарушения природных условий водной фазы жизненного цикла, из крупных яиц остромордой лягушки, *Rana arvalis*, развивались более крупные, а из мелких – более мелкие сеголетки. Положительная связь длины тела с размером яиц сохранялась, несмотря на различную плотность населения головастиков в 1990 и 1991 гг., а продолжительность развития от стадии бластулы до завершения метаморфоза не зависела от размера икры. Размеры сеголеток, вышедших из крупных яиц, не зависели от продолжительности развития, а у сеголеток из мелких яиц темпы роста и развития имели отрицательную связь. У особей из крупных яиц плотно зависящая гибель в водной фазе развития ниже, а изменчивость размеров сеголеток меньше, чем у особей, развивающихся из мелких яиц. Тем самым возникает возможность негенетического воспроизведения размерных различий между крупными и мелкими особями на каждой из стадий их жизненного цикла, основанного на положительной связи размера яиц, темпов роста головастиков и сеголеток, размера самок и, наконец, размера откладываемых ими яиц. В то же время, возможность перераспределения ресурса между развитием и ростом делает онтогенез сеголеток, развивающихся из мелких яиц, более пластичным и менее зависящим от размера яйца, т.е. расширяет их норму реакции. Расширение нормы реакции онтогенеза противодействует генетической ассимиляции негенетического воспроизведения размерных различий, что является одной из причин эволюционной устойчивости размеров организма.

У бурых лягушек, для успешного завершения жизненного цикла, головастики должны как можно скорее завершить метаморфоз, а сеголетки – вырасти как можно более крупными до ухода на первую зимовку, что более вероятно для особей, крупных с самого начала наземной жизни (Северцов, 1990; Ляпков, 2003). В исследованной нами подмосковной популяции остромордой лягушки самки начинают размножаться в трехлетнем возрасте, и наибольшую долю среди них составляют те, которые в год своего рождения выходили из нерестового водоема раньше других сеголеток и имели наиболее крупные размеры (Ляпков и др., 2001, 2001а; Ляпков, 1995, 1995а). В последующие годы размножения данной генерации доля таких особей уменьшается, и возрастает доля особей, развивавшихся из более мелких сеголеток или (и) из сеголеток, позже закончивших метаморфоз. Если гибель в водной фазе жизненного цикла не слишком велика, то особи, развивающиеся из крупных сеголеток, имеют более высокую величину чистой скорости размножения ( $R_0$ ), показывающую их относительный вклад в численность размножающейся популяции (Ляпков и др., 2001а). Между тем, многолетние наблюдения за данной популяцией показывали, что пока ее основной нерестовый водоем оставался

пригодным для размножения, фенотипические, репродуктивные и демографические характеристики лягушек оставались практически неизменными (Ляпков, 2003; Ляпков и др., 2005).

Перед нами – очевидный пример эволюционной устойчивости, когда отбор, направленный на ускорение роста и созревания, оказывается неэффективным, несмотря на более высокую величину  $R_0$  у быстро растущих и быстро созревающих лягушек. Ранее (Ляпков и др., 2001а) мы предположили, что в данном случае причина эволюционной устойчивости – в отрицательной связи между приспособленностью фенотипа и точностью его воспроизведения в популяции. Чем больше селективное преимущество особей, быстрее других завершающих метаморфоз и (или) имеющих наиболее крупные размеры при выходе на сушу, тем меньше их доля среди сеголеток данной генерации. Увеличение относительного вклада данного фенотипа в численность популяции компенсируется снижением его собственной относительной численности.

Такое объяснение не альтернативно, а дополнительно по отношению к другим объяснениям причин эволюционной устойчивости (см. Северцов, 1999; Eldredge et al., 2005). Оно может относиться только к признакам с широкой нормой ре-

акции, для которых влияние генов на их фенотипическое выражение далеко уступает тому влиянию, которое оказывает история развития особи (Cherdantsev et al., 1996).

У бесхвостых амфибий темпы роста и развития головастика, а следовательно, и размер сеголеток по завершении метаморфоза, зависят от размеров зрелых яиц (Сулова, Черданцев, 1987; Berven, Chadra, 1988; Loman, 2002; Loman, Claesson, 2003; Rasanen et al., 2005). Размеры же яиц зависят не только от возраста, физиологического состояния и генетической конституции самок, но и собственно от их размера (Kaplan, 1998). Если же допустить, что из более крупных яиц получаются более крупные сеголетки, которые быстрее растут до завершения полового созревания (Ляпков и др., 2001а, 2005), то возникает возможность негенетического воспроизведения размерных различий между крупными и мелкими особями от поколения к поколению, на каждой стадии их жизненного цикла.

Труднее всего доказать, что темпы роста зародышей и личинок зависят не только от генотипа яиц и (или) самок, которые откладывают эти яйца, но и собственно от размера зрелого яйца. Сложность в том, что головастики, развивающиеся из крупных и мелких яиц, по-разному отвечают на действие зависящих и не зависящих от плотности факторов среды (Berven, Chadra, 1988). Из-за этого в аквариумных опытах влияние размера яиц на размеры развивающихся из них сеголеток часто оказывается статистически незначимым (Crump, 1984; Сулова, Черданцев, 1987; Berven, Chadra, 1988; Tejedo, Reques, 1992; Semlitsch, Smiedhausen, 1994). Более того, на основании аквариумных опытов часто заключают, что если размер яиц и влияет на размер сеголеток, то опосредованно, через изменение продолжительности развития до завершения метаморфоза (Berven, Chadra, 1988; Loman, 2002; Loman, Claesson, 2003; Rasanen et al., 2005).

На наш взгляд, недооценка прямого влияния размеров яиц на темпы роста и развития головастика возникает из-за самой методики аквариумных опытов. Так можно думать, исходя из результатов единственного известного нам аквариумного опыта, поставленного с икрой травяной лягушки (*Rana temporaria* L.), в котором измеряли не только размеры сеголеток, выходящих из крупной и мелкой икры, но и размеры головастика на промежуточных стадиях развития (Сулова, Черданцев, 1987). Влияние размера яиц, значительное на ранних этапах развития личинок, постепенно замещалось влиянием “среды аквариума”, т.е. среды, которую особи формируют сами благодаря внутригрупповым взаимодействиям, складывающимся в каждом аквариуме на свой лад. Действия “среды аквариума” нельзя избе-

жать ни в одном аквариумном опыте, даже при одиночном содержании головастика (Северцов, Сулова, 1981), поэтому в таких опытах мы получаем смещенную оценку влияния размера яиц на размеры сеголеток. Наконец, в лабораторных условиях невозможно воспроизвести плотностно зависимые взаимодействия особей в природном водоеме, от которых зависит динамика выхода сеголеток, т.е. реальное соотношение продолжительности развития головастика и темпов их роста (Ляпков, 1995, 1995а).

Изложенные соображения побудили нас поставить опыты с крупной и мелкой икрой остромордой лягушки прямо в природном водоеме, без нарушения естественных условий, в которых проходит водная фаза развития – начиная с откладки икры и до выхода сеголеток на сушу. Мы воспользовались тем обстоятельством, что основной нерестовый водоем исследуемой популяции представлял собой зарастающее верховое болото, одно из “окон” которого было полностью изолировано. Весь опыт состоял в том, что это окно было перегородено пополам не преодолимой для головастика преградой, и в одну его половину были помещены кладки с мелкой, а в другую – кладки с крупной икрой. Тем самым мы получили возможность исследовать влияние размеров яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток в нормальном диапазоне всех зависимых и не зависимых от плотности факторов среды, действующих в природе. Полученные результаты позволяют понять, насколько и каким образом темпы роста и развития головастика зависят от размера яиц, и оценить возможные эволюционные последствия такой зависимости.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опыт был поставлен в 1990 и 1991 гг. на Звенигородской биостанции МГУ на зарастающем верховом болоте (бывшем торфяном карьере) – основном нерестилище исследуемой популяции остромордой лягушки (подробнее см. Ляпков, 2003). Для постановки опыта было выбрано одно из “окон” карьера, расположенное поблизости от кромки берега и полностью изолированное от остальной части водоема. Окно площадью 300 м<sup>2</sup> имело овальную форму (далее – “овальное окно”). Перед началом нереста оно было разделено пополам полиэтиленовым полотном, врезанным в береговую славину и плотно прижатым ко дну с помощью груза.

Сразу же по окончании нереста мы отбирали кладки икры, находившейся на стадиях ранней и средней бластулы, разделяли их на кладки с мелкой и крупной икрой и помещали мелкую икру по одну, а крупную – по другую сторону полиэтиленового полотна, разделявшего овальное окно. Кладки икры, развитие которой находилось за

Средние значения ( $X$ ), стандартные отклонения ( $\sigma$ ) и коэффициенты вариации ( $cv$ ) признаков у сеголеток, развивающихся из крупных (К) и мелких (М) яиц в опытах 1990 и 1991 гг.

Размер яиц	Показатель	1990			1991		
		$T$	$L$	$L/T$	$T$	$L$	$L/T$
К	$X$	<u>84.72</u>	<u>15.27*</u>	<u>0.181*</u>	<u>83.26</u>	<u>17.14</u>	<u>0.207</u>
	$\sigma$	6.04	1.08**	0.02	6.01	1.57	0.02
	$cv$	7.13	7.05	9.69	7.22	9.19	10.79
М	$X$	<u>85.32</u>	<u>15.01*</u>	<u>0.177*</u>	<u>81.37</u>	<u>16.31</u>	<u>0.203</u>
	$\sigma$	7.55	1.41**	0.02	6.90	1.27	0.03
	$cv$	8.85	9.42	10.36	8.48	7.80	12.37

Примечания.  $T$  – продолжительность развития до окончания метаморфоза, дни;  $L$  – длина тела, мм;  $L/T$  – скорость развития.

\* Достоверные ( $p < 0.001$ ) различия признаков у К- и М-сеголеток в опытах 1990 и 1991 гг. Подчеркивание – достоверные различия признаков между опытами 1990 и 1991 гг.

\*\* Достоверные различия масштабов изменчивости (по  $F$ -критерию).

пределами указанного диапазона стадий, отбрасывали, и недостача была восполнена кладками, отложенными за пределами овального окна, чтобы в результате в нем оказалось столько же кладок, сколько было отложено в 1990 г.

В исследуемой популяции размер икринок и плодовитость практически не коррелируют друг с другом ( $r = 0.05$ , см. Ляпков и др., 2005). Поэтому, поместив в каждую половину овального окна равное число кладок крупной и мелкой икры, а именно, по 172 кладки (учитывая, что в 1990 г. всего в овальном окне было отложено 344 кладки), мы могли считать одинаковой и начальную численность икринок ( $N_0$ ), равную произведению средней плодовитости лягушек, размножавшихся данной весной, на число кладок.

Ранее было показано, что изменчивость размеров икры внутри кладки пренебрежимо мала по сравнению с изменчивостью икры разных кладок (Сулова, Черданцев, 1987). Практически это означает, что для достоверного определения средних размеров икры в каждой кладке достаточно промерить не более десятка икринок. При измерении под биноклем наилучшим критерием размера икринки является ее максимальный диаметр (Сулова, Черданцев, 1987). Предварительно, прежде чем квалифицировать икру данной кладки как “крупную” или “мелкую”, на выборке из нескольких десятков кладок был определен средний диаметр икринок, который в 1990 и 1991 гг. оказался равным 1.7 мм. Крупной (К) считалась икра кладок со средним размером икринок больше или равным 1.7 мм, мелкой (М) – икра кладок со средним размером икринок меньше 1.7 мм.

Перед началом метаморфоза каждая из половин окна была обнесена полиэтиленовым заборчиком, чтобы сеголеток, развивавшихся из К- и М-икры, можно было учитывать отдельно. Выходящих из воды лягушат собирали ежедневно в те-

чение всего периода метаморфоза (чуть больше месяца). Размер сеголеток характеризовали величиной  $L$  – расстоянием от конца морды до анального отверстия, которое измеряли с помощью миллиметровой бумаги с точностью до 0.5 мм. Вся икра, с которой мы работали, находилась в диапазоне стадий нормального развития от ранней до средней бластулы. Этот диапазон, при температуре 17°C (что заведомо выше среднесуточной температуры воды в весеннем водоеме), составляет менее 12 ч. Поэтому для сеголеток, развивавшихся из К- и М-икры, известна не только величина  $L$ , но и продолжительность развития ( $T$ ) до окончания метаморфоза с точностью до 0.5 сут.

При обработке материала использовали электронные таблицы Excel и пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

До 1987 г. численность лягушек, размножавшихся в основном нерестовом водоеме, была более или менее стабильной. Начиная с 1988 г., она стала падать с все возрастающей скоростью из-за ежегодного уменьшения численности выходящих сеголеток. Болото зарастало, вода становилась менее пригодной для развития икры и вылупляющихся головастиков, и уже к середине 1990-х годов водоем перестал быть местом массового нереста (подробнее см. Ляпков, 2003; Ляпков и др., 2005).

Опыты 1990 и 1991 гг. и пришлось на переломный момент сокращения численности выходящих из водоема сеголеток. При одинаковой величине  $N_0$  в овальном окне (163400 икринок), в 1990 г. из него вышло 3095, а в 1991 г. – всего 125 сеголеток. Таким образом, выживаемость в водной фазе жизненного цикла в 1990 г. составляла 1.9%, в 1991 г. – 0.08%. Мы не изучали динамику гибели

особей, но по визуальной оценке ухудшение условий развития в водной фазе сказывалось, прежде всего, на выживаемости зародышей и только что вылупившихся личинок. Важно подчеркнуть, что это ухудшение касалось всего водоема, а не только той его части (овального окна), в которой ставили опыт.

Таким образом, опыт 1990 г. был поставлен при достаточно высокой плотности населения головастиков, которая еще не столь существенно отличалась от наблюдавшейся в данном водоеме в течение многих предшествующих лет, при относительно стабильном его состоянии. Опыт же 1991 г., который первоначально планировался как повторение опыта 1990 г., поставлен при аномально низкой плотности, явившейся следствием естественной сукцессии, т.е. зарастания водоема, при почти полном отсутствии антропогенной нагрузки.

### Результаты опыта 1990 г.

#### *Средние значения и изменчивость признаков.*

Из 3095 учетных сеголеток 2562 вышло из крупной (К), и всего 533 – из мелкой (М) икры. Различия доли сеголеток, вышедших из К- и М-яиц, статистически значимо при  $p < 0.001$ . Гораздо более высокая численность головастиков в той половине окна, в которую мы помещали кладки с крупной икрой, была видна на глаз, когда головастики начинали активно плавать и питаться. Очевидно, относительное сокращение численности сеголеток, развивавшихся из М-кладок, было связано с повышенной гибелью самой икры или же только что вылупившихся из нее головастиков.

Средние значения, величины стандартного отклонения и коэффициентов вариации размеров сеголеток ( $L$ ), развивавшихся из крупной и мелкой икры, приведены в таблице, из которой следует, что К-сеголетки достоверно крупнее, а изменчивость их размеров достоверно меньше, чем у М-сеголеток. В то же время (см. таблицу), несмотря на большой объем выборки, различия темпов (продолжительности) развития К- и М-особей до окончания метаморфоза ( $T$ ) статистически незначимы. Это подтверждается данными однофакторного дисперсионного анализа, согласно которым размеры икры влияют на размеры сеголеток ( $p < 0.001$ ), но не на продолжительность развития. Скорость роста ( $L/T$ , см. таблицу) была достоверно выше у К-сеголеток.

Не следует, однако, забывать, что К-сеголетки развиваются из более крупных яиц. Если сравнить длину тела сеголеток с диаметром яиц, из которых они развивались (1.6 мм и 1.8 мм), то оказывается, что по сравнению с размером яиц у М-сеголеток линейные размеры увеличивались в 9.38, а у К-сеголеток – в 8.48 раз. Поэтому, если

принять (с известной долей условности), что диаметр яиц соответствует начальной длине тела будущих сеголеток, то получается, что быстрее растут не К-, а М-особи. И все же, несмотря на длительность личиночного развития и активное питание, полностью компенсировать исходное различие размеров не удается.

#### *Временная структура выхода сеголеток.*

Кривые распределения К- и М-особей по времени выхода из водоема (т.е. по продолжительности развития от стадии бластулы до окончания метаморфоза), имеют достоверную положительную асимметрию ( $A$ ) и достоверный же положительный эксцесс ( $E$ ) (рис. 1а, 1б). Это типичная картина выхода сеголеток при высокой плотности населения головастиков (Wilbur, Collins, 1973; Северцов, 1990; Ляпков, 1995; 1995а). Положительная асимметрия означает, что особи стремятся как можно скорее выйти из водоема, чтобы избавиться от давления плотности – отсюда и относительный недостаток особей, выходящих на сушу позже, чем это делает большинство сеголеток (ср. Wilbur, Collins, 1973). При этом оказывается, что у М-особей асимметрия распределения больше, чем у К-особей (ср. на рис. 1а и 1б), несмотря на то, что их плотность, из-за большей гибели на предшествующих по времени стадиях онтогенеза, должна быть меньше. Из этого следует, что головастики, развивавшиеся из мелкой икры, более чувствительны к давлению плотности. Наличие же в распределении положительного эксцесса означает, что давление плотности синхронизирует развитие личинок, т.е., ухудшая условия развития, оно упорядочивает его временной ход.

Основной проблемой, которую в данном случае удается разрешить благодаря очень большому объему выборки, являются взаимоотношения между темпами роста и развития. Теоретически возможны (1) перераспределение ресурса (*trade off*) между ростом и развитием, т.е. акселерация развития ценой уменьшения размеров особи, (2) положительная связь, когда быстро развивающиеся особи одновременно являются и быстро растущими, и, наконец, (3) темпы роста и развития могут варьировать независимо друг от друга.

**К-особи.** На рис. 2а показаны линии регрессии величины  $L$  по величине  $T$  для последовательных интервалов оси абсцисс ( $T$ ), соответствующих началу (первые 6 дней), середине (последующие две недели) и окончанию (последние 12 дней) выхода сеголеток. В начале выхода между величинами  $L$  и  $T$  имеется статистически значимая ( $p < 0.001$ ) отрицательная корреляция (см. величину  $r$  над соответствующими линиями регрессии), означающая положительную связь темпов роста и развития на рис. 2. Это полностью соответствует данным Ляпкина и Смириной (1983) о том, что первыми на сушу выходят самые крупные сеголетки,

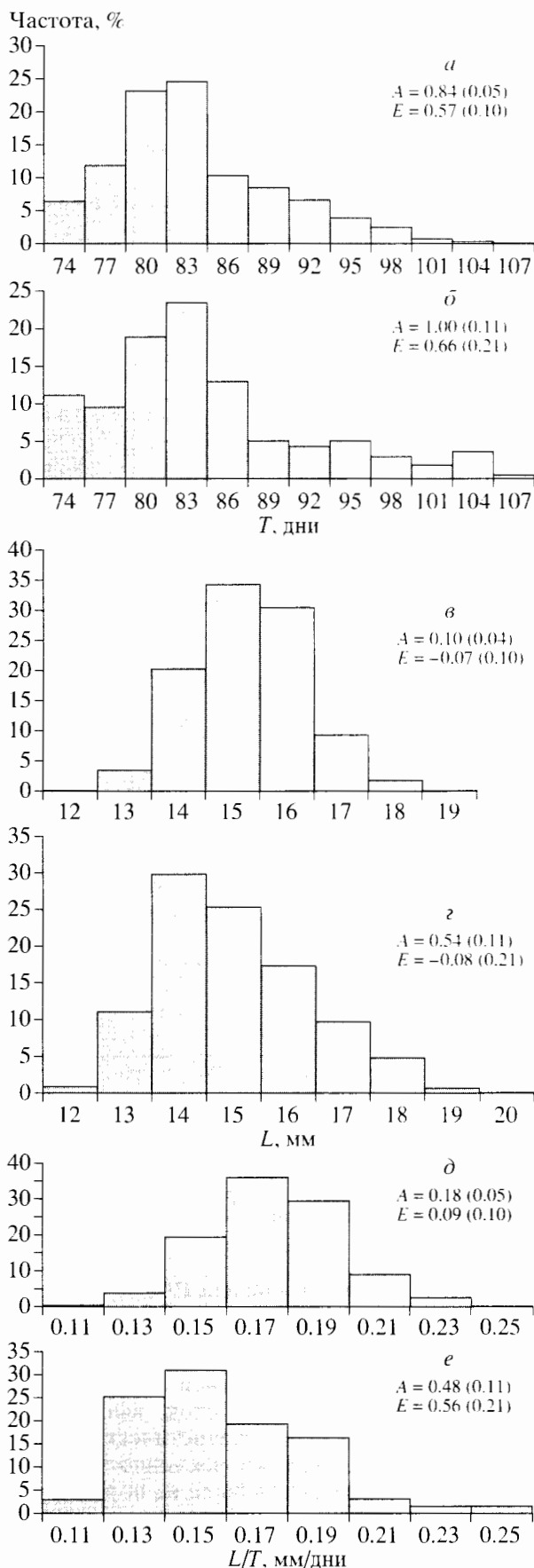
а именно, особи, онтогенез которых складывался так удачно, что быстрое развитие сочеталось с высокой скоростью роста. Для остальных двух интервалов (середина и окончание выхода) значения коэффициентов корреляции ( $r$ , см. рис. 2а) величин  $L$  и  $T$  статистически незначимы, то есть наклон соответствующих линий регрессии достоверно не отличается от нулевого. Следовательно, у большей части К-особей темпы роста и развития варьируют независимо друг от друга.

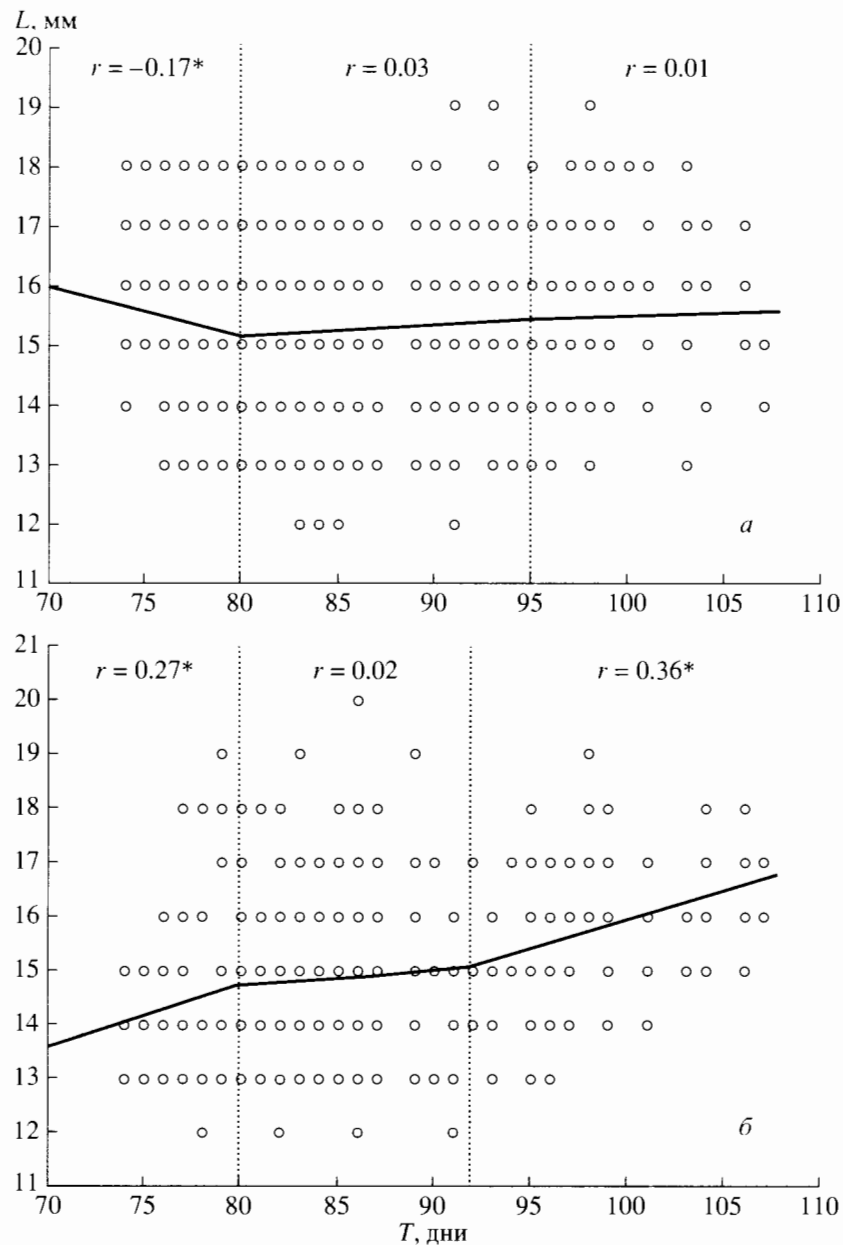
Это объясняет, почему резкая асимметрия распределения величины  $T$ , говорящая об относительном недостатке медленно развивающихся особей, не приводит к такому же недостатку крупных (рис. 1в) и быстро развивающихся (рис. 1д) сеголеток. В этом, очевидно, и заключается биологический смысл независимости переменных  $L$  и  $T$  у особей, развивающихся из крупной икры. По этой же причине К-особи не реагируют на уменьшение плотности населения головастиков, происходящее по мере выхода сеголеток из водоема.

**М-особи.** Линии регрессии величины  $L$  по величине  $T$ , соответствующие началу, середине и окончанию выхода сеголеток, показаны на рис. 2б. В начале выхода (первые 7 дней) имеется не отрицательная, как у К-особей, а *положительная* корреляция между  $L$  и  $T$ , т.е. соответствующая линия регрессии имеет статистически значимый положительный наклон. Далее, в середине выхода (80–92 дни),  $L$  и  $T$  ведут себя как две независимые переменные, а ближе к концу выхода между ними вновь возникает статистически значимая положительная корреляция (см. рис. 2б).

Итак, за исключением относительно короткого промежутка времени – самой середины выхода – М-особи ускоряют свое развитие ценой уменьшения своего размера. Именно поэтому положительная асимметрия распределения величин  $L$  (рис. 1г) и  $L/T$  (рис. 1е) гораздо выше, чем у К-особей (ср. с рис. 1з, 1д), т.е. имеется недостаток не только быстро развивающихся, но и крупных сеголеток. Зато, по сравнению с К-особями, онтогенез М-особей более пластичен, что позволяет им прибавлять в росте, по мере того как уменьшается плотность населения головастиков, еще остающихся в водоеме.

**Рис. 1.** Частотные распределения признаков сеголеток в опыте 1990 г. (а, в и д – сеголетки, развивающиеся из крупных яиц; б, г и е – сеголетки, развивающиеся из мелких яиц): а, б – продолжительность развития от стадии бластулы до завершения метаморфоза ( $T$ ), в, г – длина тела сеголеток ( $L$ ); д, е – скорость роста ( $L/T$ );  $A$  – асимметрия распределения.  $E$  – эксцесс, в скобках – ошибка.





**Рис. 2.** Зависимость длины тела ( $L$ , мм) от продолжительности развития от стадии бластулы до завершения метаморфоза ( $T$ , дни) у сеголеток, развивавшихся из крупных (*а*) и мелких (*б*) яиц: пунктир – границы отрезков оси абсциссе ( $T$ ), для каждого из которых построены линии регрессии  $L$  по  $T$  и вычислены величины коэффициентов корреляции ( $r$ ) между этими переменными; звездочки – статистически значимые коэффициенты ( $p < 0.001$ ).

### Результаты опыта 1991 г.

В этом году, при такой же величине  $N_0$ , что и в 1990 г., было отловлено всего лишь 125 сеголеток, 57 из них вышли из крупной, и 68 – из мелкой икры. Различие доли сеголеток, вышедших из крупной и мелкой икры, статистически незначимо. По визуальной оценке, численность активно плавающих головастиков была на порядок меньше, чем в предыдущем году, так что основная гибель приходилась, по-видимому, на эмбриогенез и самые ранние этапы личиночного развития. Итак,

при резком снижении плотности выживаемость К- и М-головастиков становится практически одинаковой – еще один довод в пользу того, что преимущественная выживаемость К-головастиков в опыте 1990 г. является следствием их большей устойчивости к давлению плотности.

При низкой плотности населения головастиков выход сеголеток утрачивает упорядоченность во времени. Распределения К- и М-особей по времени выхода утрачивают положительную асимметрию, зато приобретают достоверный и достаточно

большой отрицательный эксцесс (рис. 3а, 3б). Это означает, что для каждого сеголетка время его выхода зависит от случайных флюктуаций внешних, прежде всего, погодных условий, гораздо сильнее, чем при высокой плотности населения головастиков. Так, почти половина учтенных К-сеголетков (см. 87-й день развития на рис. 3а), вышла из водоема в течение всего одних суток после сильной грозы.

Положительная асимметрия распределения размеров М-сеголетков была на грани достоверности (рис. 3з), зато достоверную асимметрию имело распределение скоростей роста (рис. 3е). Очевидно, у головастиков, развивающихся из М-икры, имеется, как и в опыте предыдущего года, некоторый недостаток особей, скорость роста которых выше средней скорости роста данной группы. Из этого, а также из появления положительного эксцесса в распределении величины  $L$ , следует, что М-особи продолжают ощущать некоторое давление плотности, несмотря на то, что сама плотность очень мала.

У К-особей в распределении величины  $L$  неожиданно возникает отрицательная асимметрия (рис. 3в), которая, впрочем, исчезает при переходе к распределению скоростей роста (рис. 3д). Очевидно, К-особи вовсе не ощущают действия малой плотности, а отрицательная асимметрия распределения  $L$  случайна и возникла в результате того, что в 1991 г. большинство К-сеголетков вышло из водоема двумя группами – одной, сравнительно ранней (на 75–78-й дни развития), и другой – сравнительно поздней (на 87-й день развития).

Наиболее ценный результат опыта 1991 г. состоит в том, что К-особи остаются достоверно крупнее М-особей (см. таблицу), хотя действие зависящих от плотности факторов уменьшается при ухудшении не зависящих от плотности условий развития. Из этого следует, что зависимость размера сеголетков от размера яиц сохраняется в очень широком диапазоне вариаций зависящих и не зависящих от плотности факторов, действующих в природе.

По всем измерявшимся признакам ( $T$ ,  $L$  и  $L/T$ ) К- и М-сеголетки 1991 г. достоверно отличались от сеголетков 1990 г.: они были крупнее, имели меньшую продолжительность развития и более высокие темпы роста (см. таблицу). Увеличение средних размеров сеголетков при пониженной плотности населения головастиков является широко известным фактом (Северцов, 1990; Ляпков, 1995; 1995а). Однако в данной работе это впервые показано для одного и того же природного водоема, в котором действие зависящих от плотности факторов ослабевает из-за повышенной эмбриональной гибели, т.е. ухудшения не завися-

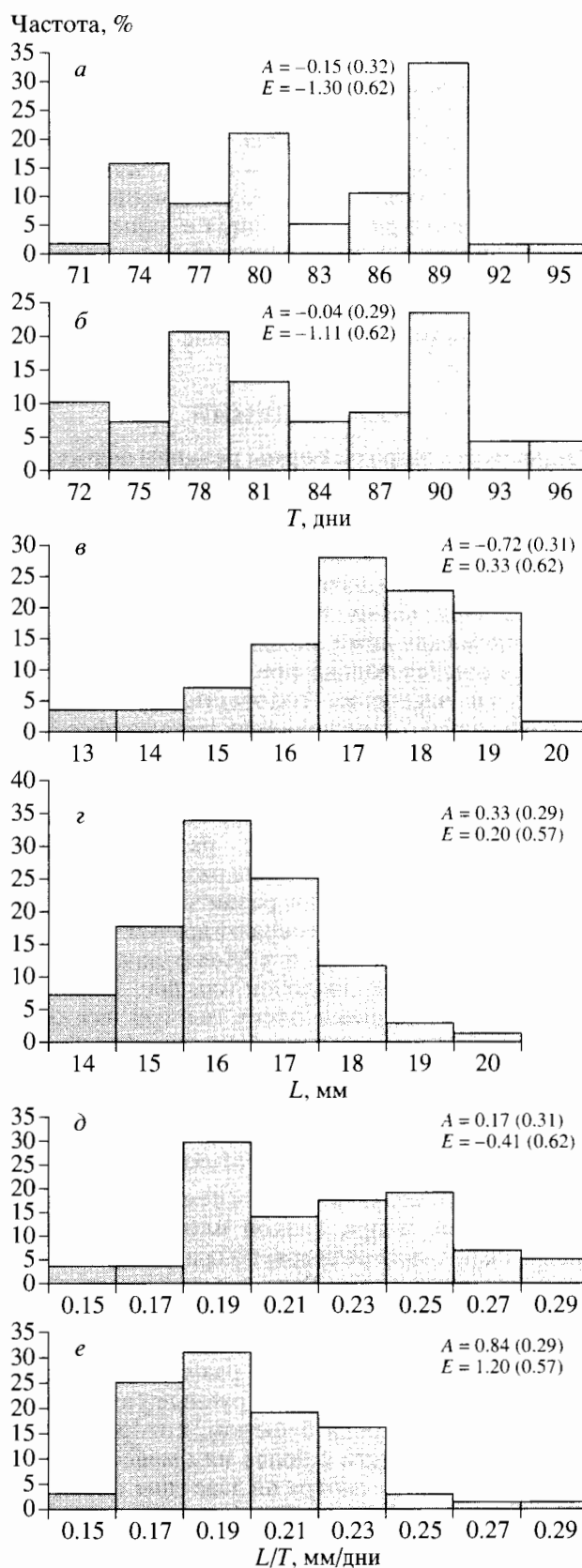


Рис. 3. Частотные распределения признаков сеголетков в опыте 1991 г. (обозначения как на рис. 1).

щих от плотности условий развития икры и вылупляющихся из нее головастиков.

По сравнению с размером яиц длина тела М-сеголеток увеличивается в 10.19 раз (в опыте 1990 г. – в 9.38 раз), а длина тела К-сеголеток – в 9.52 раз (в опыте 1990 г. – в 8.48 раз). Как и в опыте 1990 г., относительное увеличение размера по сравнению с размером яиц (т.е. происходящее за счет активного роста зародышей и головастиков), больше у М-особей, хотя этого увеличения все равно недостаточно, чтобы полностью компенсировать небольшие исходные размеры.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Зависимость широты нормы реакции онтогенеза от размера яиц

Результаты опытов 1990 и 1991 гг. позволяют отнести развитие К-особей до завершения метаморфоза к консервативному, а развитие М-особей – к лабильному типу онтогенеза. Основное различие между ними, показанное на рис. 2а, 2б и проявляющееся только при достаточно высокой плотности населения головастиков, состоит в том, что размер завершающих метаморфоз К-сеголеток устойчив по отношению к гетерохрониям темпов роста и развития. За исключением самого начала выхода, сеголетки, выходящие из водоема в разное время, т.е. развивающиеся в разном темпе, имеют сходные размеры. Устойчивость к вариациям темпов развития, выражающаяся в независимости размера от времени завершения метаморфоза, есть и у М-сеголеток, но она имеет более узкий диапазон (ср. рис. 2а и 2б), и особи, развивающиеся очень быстро или очень медленно, оказываются за его пределами. Это, по определению (см., например, Уоддингтон, 1964; Черданцев, 2003), означает, что у К-особей развитие в водной фазе жизненного цикла имеет более узкую норму реакции, чем у М-особей.

Сказанное подтверждается тем, что М-особи и при высокой, и при низкой плотности сильнее увеличивают свои размеры по сравнению с исходными размерами яиц. Рост, зависящий от активного питания головастиков, а не от потребления накопленных в яйце запасов желтка, вносит относительно больший вклад в размеры сеголеток, чем у К-особей. Очевидно, крупные размеры яиц являются своего рода буфером, который позволяет К-особям расти с более или менее постоянной скоростью, несмотря на давление плотности. Это было показано в аквариумных опытах с *Rana sylvatica*, североамериканским аналогом остромордой лягушки (Berven, Chadra, 1988). Таким же буфером крупные размеры яиц могут быть и в отношении действия плотностно независимых факторов, таких, например, как кислая вода нересто-

вого водоема (Rasanen et al., 2005). Словом, как это обычно и происходит при сужении нормы реакции, развитие делается более не зависимым от любых средовых воздействий (Шмальгаузен, 1969).

Механизм, увеличивающий “буферную емкость” онтогенеза, чрезвычайно прост и состоит в том, что увеличение размера яиц устраняет взаимную зависимость (*trade off*) темпов роста и развития. Именно этим объясняется уменьшение изменчивости не только размеров, но и продолжительности развития сеголеток у К-особей по сравнению с М-особями, когда и те, и другие живут и развиваются при высокой плотности (см. таблицу). Все дело в том, что когда темпы роста и развития делят общий ресурс, между размерами сеголеток ( $L$ ) и продолжительностью их развития ( $T$ ) возникает *положительная* ковариация. Из теории коэффициентов путей следует (Wright, 1923), что в этом случае (т.е. у М-особей) изменчивость обоих признаков должна быть выше, чем при их независимом варьировании (как это происходит у К-особей).

Обычно уменьшение изменчивости и сужение нормы реакции приписывают действию стабилизирующего отбора и рассматривают как адаптацию к случайным флуктуациям условий развития (Шмальгаузен, 1969). Применительно к сеголеткам это справедливо в отношении К-особей, которым за устойчивость приходится платить уменьшением пластичности онтогенеза, в частности – отсутствием реакции на уменьшение плотности населения в водоеме по мере выхода сеголеток. Что же касается М-особей, то действующий на них отбор ведет не к сужению, а, напротив, к расширению нормы реакции (Северцов, 1981), или (что, в сущности, то же самое) к “генетической компенсации” ухудшения начальных условий развития (Grether, 2005), состоящего в том, что развиваться приходится из более мелких яиц.

Известно, что головастики ощущают собственную плотность, выделяя в воду продукты своего обмена, в угнетающем действии которых на рост и развитие нет ничего особо специфического (см., например, Северцов, 1990). Интенсивность производства и выделения этих продуктов пропорциональна объему тела, а их восприятие – площади его поверхности. Даже при изначально равных размерах головастиков изменчивость будет нарастать просто потому, что любой головастик, который случайно стал крупнее, имеет большее отношение объема своего тела к площади его поверхности. Он будет выделять в воду относительно больше продуктов обмена и относительно меньше подвергаться их действию, из чего следует, что особи, развивающиеся из крупной икры, с самого начала оказываются более устойчивыми к давлению плотности.



Компенсировать это изначальное преимущество К-особей, обусловленное просто физической природой размеров, М-особи могут только одним способом – уменьшив зависимость темпов своего роста от размера яиц. Поскольку относительный прирост размера сеголеток относительно размера яиц у них больше, чем у К-особей, это означает, что отбор направлен на ускорение роста у активно плавающих и питающихся головастиков. При ограниченности ресурса это достигается путем его перераспределения между ростом и развитием. В результате онтогенез М-особей становится более пластичным, т.е. норма реакции расширяется (ср. Северцов, 1981).

У остромордой лягушки это ведет лишь к частичной компенсации различия начальных размеров К- и М-особей. Травяная лягушка, *Rana temporaria*, продвинулась по этому пути гораздо дальше. В аквариумных опытах головастики, развивавшиеся из мелкой икры, увеличивали темпы своего роста настолько, что по завершении метаморфоза средний размер сеголеток был таким же, как у сеголеток, развивавшихся из крупной икры, зато и изменчивость была гораздо выше (Сулова, Черданцев, 1987).

#### Негенетическое воспроизведение и эволюционная устойчивость размерных различий

Положительная связь между размерами яиц и развивающихся из них сеголеток, показанная в этой работе, является последним звеном, необходимым для образования замкнутой петли негенетического воспроизведения размерных различий: размеры яиц в поколении  $n$  → размеры сеголеток по окончании метаморфоза → темпы роста и созревания самок → размеры яиц в поколении  $n + 1$ . Такая возможность имеется у К-особей, развивающихся в условиях достаточно высокой плотности и выходящих из водоема в первую очередь (см. рис. 2а). Благодаря тому, что рост и развитие не делят между собой общий ресурс, быстрый рост сеголеткам удается сочетать с быстрым же наступлением метаморфоза. Учитывая данные наших опытов с мечением крупных и мелких сеголеток (Ляпков и др., 2001; 2001а), такие особи (речь идет только о самках) быстрее других растут первые два года наземной жизни и уже на третий год начинают размножаться. Именно у таких самок их собственный размер (длина тела) сильнее всего коррелирует с размером откладываемых ими яиц (Ляпков и др., 2001; 2005). Напомним (см. выше), что при умеренной эмбриональной гибели, создающей высокую плотность населения головастиков, такие самки имеют наибольшую величину  $R_0$ . Если бы отбор в их пользу был эффективным, то в первую очередь должны были изменяться демографические характеристики

исследуемой популяции. Этого, однако, не происходило ни при стабильной численности, но при ее сокращении (Ляпков, 2003; Ляпков и др., 2005).

Совершенно недостаточно (и даже просто неверно) сказать, что отбор в пользу таких особей невозможен из-за отсутствия генетического механизма воспроизведения их фенотипа. Путем генетической ассимиляции (Waddington, 1961) отбор мог бы создать механизм генетического контроля темпов роста на основе их зависимости от размера яиц. Вопрос, следовательно, состоит в том, почему признак, дающий преимущество, не стал объектом генетической ассимиляции?

Преимущество крупных сеголеток, из какой бы икры они ни развивались, математически эквивалентно тому, которое данный фенотип имеет при частотно-зависимом отборе, в том смысле, что это преимущество имеет обратную зависимость от частоты, с которой этот фенотип встречается в популяции. В генерации 1990 г., когда выход сеголеток уже значительно сократился по сравнению с предыдущими годами, крупные сеголетки уже не имели преимущества перед более мелкими. Из-за большой эмбриональной гибели величины  $R_0$  у крупных и мелких сеголеток были почти одинаково низкими (подробнее см. Ляпков и др., 2001а). При этом, благодаря падению численности, сеголетки были крупнее, чем в предыдущий год, когда их численность была гораздо выше, а крупные сеголетки имели преимущество.

Аналогичные отношения складываются между К- и М-особями в опытах 1990 и 1991 гг. В 1990 г. плотность была еще высока, а сеголетки – относительно мелкими, и до завершения метаморфоза гибель у К-особей была гораздо меньше, чем у М-особей. В 1991 г. гибель икры и головастиков резко возросла, вышедшие сеголетки стали крупнее, и выживаемость К- и М-особей стала практически одинаковой.

Очевидно, отрицательная связь между долей К-особей в популяции и скоростью их размножения объясняется тем, что влияние размеров яиц на размеры сеголеток и взрослых лягушек носит пороговый характер. Крупные размеры яиц облегчают развивающимся из них особям – головастикам, сеголеткам и взрослым лягушкам – достижение некоторого порогового размера, после чего вероятность гибели уменьшается и уже не зависит от размера. Однако, в силу расширения нормы реакции, М-особи тоже могут достичь этого порога при уменьшении плотности или других благоприятных обстоятельствах. Генетическая ассимиляция подразумевает сдвиг и сужение нормы реакции (Waddington, 1961; Grether, 2005), а отбор, напротив, направлен на ее расширение. Возникает равновесие, объясняющее эволюционную устойчивость размеров особей и демографической структуры популяции.

В свое время Холден (1935) представил математические расчеты, показывающие, что если один фенотип превосходит другой жизнеспособностью и (или) репродуктивной приспособленностью, то другой фенотип может компенсировать это превосходство. Компенсация может происходить за счет большей изменчивости этого фенотипа (пластичности его онтогенеза), при условии, что различия приспособленности достаточно малы, как и выживаемость обоих фенотипов. Именно с таким положением мы встречаемся у амфибий. Даже если брать в расчет только водную фазу жизненного цикла, эмбриональная и постэмбриональная гибель очень велика (Северцов, 1990; Ляпков и др., 2001, 2001а), а различия в жизнеспособности особей, развивающихся из крупной и мелкой икры, показанные в этой работе, проявляются только при достаточно высокой плотности головастиков. В этом случае сама по себе лабильность онтогенеза (широта нормы реакции), увеличивающая вероятность случайного успеха, вполне может компенсировать меньшую устойчивость к давлению плотности и противодействовать генетической ассимиляции признаков К-особей.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны проф. А.С. Северцову за помощь в проведении опыта.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (02-04-49230, 05-04-48701) и гранта ведущих научных школ (1825.2003.4 тема 330-11).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К., 1989. Экология // Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 672 с., Т. 2. 480 с.
- Ляпков С.М., 1995. Факторы, обуславливающие гибель сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в начале наземной жизни // Зоол. журн. Т. 74, № 1, С. 92–106. – 1995а. Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. Т. 74, № 2, С. 66–79. – 2003. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер // Научно-методическое руководство. М.: Изд-во КМК. 116 с.
- Ляпков С.М., Смирнова Э.М., 1983. Динамика размеров сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria*) в период выхода на сушу по окончании метаморфоза // Экол. № 2, С. 50–57.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2001. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 1. Динамика репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 4. С. 438–446. – 2001а. 2. Динамика компонент приспособленности // Вып. 5. С. 567–575. – 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за репродуктивными и демографическими характеристиками одной популяции // Зоол. журн. Т. 85. № 9. С. 1128–1142.
- Северцов А.С., 1981. Отбор на расширение нормы реакции // Журн. общ. биол. Т. 42. № 3. С. 351–361. – 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 272 с. – 1999. Контрбаланс векторов движущего отбора как причина эволюционного стагнации // Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир. С. 27–54.
- Северцов А.С., Сухова Г.С., 1981. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции // Журн. общей биол. Т. 42. № 2. С. 181–192.
- Сухова Г.С., Черданцев В.Г., 1987. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек: размеры яиц и темпы роста личинок у подмосковных *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Зоол. журн. Т. 66. С. 1864–1872.
- Уоддингтон К.Х., 1964. Морфогенез и генетика. М.: Мир. 365 с.
- Холден Дж.Б.С., 1935. Факторы эволюции. М.–Л.: Биомедгиз. 303 с.
- Черданцев В.Г., 2003. Морфогенез и эволюция. М.: Изд-во КМК. 360 с.
- Шмальгаузен И.И., 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 493 с.
- Berven K.A., Chadra B.G., 1988. The relationship among egg size density and food level on larval development in the wood frog *Rana sylvatica* // Oecologia (Berl.) V. 75. P. 67–72.
- Cherdantsev V.G., Kreslavsky A.G., Severtsov A.S., 1996. Episelective evolution // Evolutionary Theory. V. 11. P. 69–87.
- Crumpp M., 1984. Intra clutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura Hylidae) // Copeia. P. 302–308.
- Eldredge N., Thompson J.N. et al., 2005. The dynamics of evolutionary stasis // Paleobiology. V. 31. № 2. P. 133–145.
- Grether G.F., 2005. Environmental Change, Phenotypic Plasticity, and Genetic Compensation // Am. Nat. V. 166. № 4. P. E115–E123.
- Kaplan R.H., 1998. Maternal effects, developmental plasticity, and life history evolution // Maternal effects as adaptations. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 244–260.
- Loman J., 2002. Microevolution and maternal effects on tadpole *Rana temporaria* growth and development rate // J. Zool. L. V. 257. P. 93–99.
- Loman J., Claesson D., 2003. Plastic response to pond drying in tadpoles *Rana temporaria*: tests of cost models // Evolutionary Ecology Research. V. 5. P. 179–194.
- Rasanen K., Laurila A., Merila J., 2005. Maternal investment in egg size: environment- and population-specific effects on offspring performance // Oecologia V. 142. P. 546–553.
- Semlitsch R.D., Schmiedhausen S., 1994. Parental contributions to variation in hatchling size and its relationship to

- growth and metamorphosis in tadpoles of *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // *Copeia*. P. 406–412.
- Tejedo M., Reques R., 1992. Effects of egg and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*) // *J. Herpetol.* V. 26. P. 146–152.
- Waddington C.H., 1961. Genetic assimilation // *Advances in Genetics*. V. 10. P. 257–290.
- Wilbur H.M., Collins J.P., 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis // *Science*. V. 182. P. 1305–1314.
- Wright S., 1923. The theory of path coefficients // *Genetics*. V. 8. P. 239–255.

## THE INFLUENCE OF EGG SIZE ON THE INTENSITY AND DURATION OF *RANA ARVALIS* METAMORPH DEVELOPMENT IN AN EXPERIMENT PERFORMED IN A SPAWNING WATER BODY

E. M. Cherdantseva, V. G. Cherdantsev, S. M. Lyapkov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia  
e-mail: lyapkov@mail.ru

In an experiment performed in a spawning water pool (Moscow district, 1990–1991) under natural conditions, larger and smaller metamorphs developed from large and small *Rana arvalis* eggs, respectively. The positive correlation between the body length and egg size was constant, despite the different density of tadpole population in 1990 and 1991. The duration of the development of this year's brood from the blastula stage to the end of metamorphosis was not related to the egg sizes. The sizes of the metamorphs developed from large eggs did not depend on the duration of their development, but the rates of the growth of the metamorphs from small eggs negatively correlated to their sizes. In the individuals developing from the larger eggs, the density-dependent mortality of tadpoles was lower, while the variation of their size was higher than that in the individuals developing from the smaller eggs. The described phenomena affords the possibilities of non-genetic reproduction of size differences based on the positive correlation between the egg size, growth rate of tadpoles and metamorphs, size of females and that of eggs laid by these females. At the same time, the resource redistribution between the growth and development makes the ontogeny of metamorphs developing from the smaller eggs more plastic and less dependent on the egg size, that is, with a wider reaction norm. The widening of the ontogeny reaction norm prevents the genetic assimilation of the non-genetic reproduction of size differences that is one of the reasons of the evolutionary stability of an organism.