

УДК 597.828:591.34

## МЕЖПОПУЛЯЦИОННОЕ СРАВНЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГАСТРУЛЯЦИИ ОСТРОМОРДОЙ И ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШЕК, ОБИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОДОЕМОВ<sup>1</sup>

© 2007 г. Е. А. Северцова, А. С. Северцов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы

E-mail: Severtsova@mail.ru

Поступила в редакцию 19.12.05 г.

Окончательный вариант получен 05.05.06 г.

Морфометрический анализ процесса гастрюляции в городских популяциях остромордой (*Rana arvalis*) и озерной (*Rana ridibunda*) лягушек показал, что в условиях антропогенного загрязнения водоемов раннее развитие более вариабельно, если сравнивать менее изменчивые размеры их икринок с подмосковной икрой этих видов. Вариабельность процессов гастрюляции, по-видимому, зависит от степени загрязнения нерестовых водоемов и сопровождается увеличением коррелированности формирующихся структур, которое может быть обусловлено двумя причинами: либо повышением числа взаимозависимых признаков, что приводит к согласованной дифференциации структур и регуляции изменчивости; либо усилением значений коэффициентов корреляции внутри небольшой группы признаков, что приводит к формированию структур, характерных для следующих стадий развития, вплоть до возникновения гетерохроний.

*Ключевые слова:* изменчивость, гастрюляция, *Rana arvalis*, *Rana ridibunda*, адаптациогенез.

Использование лабораторных животных как тест-объекты для индикации состояния окружающей среды в настоящее время широко распространено. В качестве таких объектов используют и мышей (Сатонкина, 2005), и рыб (Van Leeuwen et al., 1990; Dave, Xiu, 1991), и амфибий (Bantle et al., 1994; Fort et al., 1998). Однако, являясь именно тест-объектами, лабораторные животные в силу своей неприспособленности ко всему спектру факторов естественной природы не могут рассматриваться как индикаторы загрязнения экосистем. Так, экспериментальное воздействие пестицидов (в частности ДДТ (дихлордифенилтрихлорметилметана) и ГХЦГ (гептахлорциклогексана)) на икру шпорцевой и остромордой лягушек показало значительно более чувствительную реакцию *Xenopus laevis* по сравнению с *Rana arvalis*, взятой из природной популяции, что делает данную сравнительную оценку некорректной (Воронова и др., 1983). Поэтому для исследования последствий загрязнения именно природных биотопов более информативными являются представители природных популяций (Строганов, 1971).

Так, начатые еще в 70-х гг. прошлого века исследования показали, что в качестве тест-объектов состояния не только водных, но и сухопутных экосистем наиболее удобными и информативными являются земноводные в силу особенностей своего жизненного цикла (Cooke, 1974; Greenhouse, 1976; Sparling et al., 2001).

В настоящее время большинство экотоксикологических исследований направлены на выявление допустимых концентраций различных веществ-поллютантов, под воздействием которых проходит раннее развитие распространенных видов амфибий, например *Rana pipiens* (Allran, Karasov, 2000, 2001), *Rana arvalis* (Andren et al., 1989), *Rana temporaria* (Dunson et al., 1992; Леонтьева, Семенов, 1997; Johansson et al., 2001), *Bufo americanus* (Неснар, 1995) и других, в результате чего уже к 1992 г. было тестировано 211 различных поллютантов на 45 различных видах амфибий (Hall, Henry, 1992).

В то же время следует учитывать, что изменчивость раннего развития может зависеть от очень большого числа факторов, например от температуры и/или других колебаний условий среды. Именно поэтому изучение раннего развития амфибий из природных популяций должно проходить не только с учетом степени и характе-

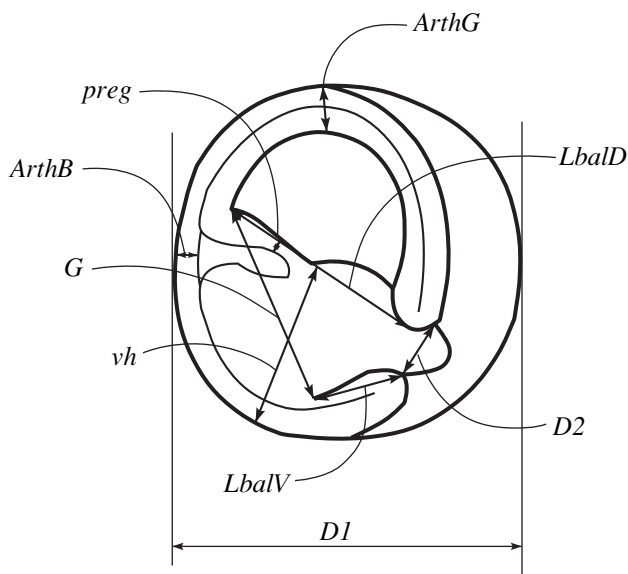
<sup>1</sup> Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 02-04-49230) и Российской государственной программой “Ведущие научные школы” (проект № 1825.203.4).

ра загрязнения нерестовых водоемов, но и с учетом естественных изменений среды. Как правило, полевые исследования ограничиваются лишь указанием доли умерших и/или аномальных эмбрионов (Beattie et al., 1991). Это, безусловно, важный показатель общего состояния популяции, но, на наш взгляд, недостаточный, поскольку не отражает реальные адаптационные процессы, происходящие в природной популяции, находящейся под действием эволюционно нового фактора среды (Вершинин, 1997; Северцова, 2002). Более информативным оказывается метод морфометрической оценки характера изменчивости, ранее примененный нами для изучения гастрюляции у травяной лягушки (Северцова, Северцов, 2005).

Цель данного исследования – изучение механизмов регуляции гастрюляционных процессов у остромордой и озерной лягушек, развивающихся в условиях антропогенного загрязнения нерестовых водоемов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования влияния антропогенного загрязнения водоемов на изменчивость раннего развития остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) и озерной (*Rana ridibunda* Pall.) лягушек проводили в период с 1997 по 2001 гг. в окрестностях Звенигородской биологической станции (ЗБС) МГУ (далее – контроль), в 50 км к западу от Москвы и на территории юго-западной части г. Москвы в двух муниципальных районах: Братеево (Южный административный округ) и Раменки (Западный административный округ). Следует отметить, что,



**Рис. 1.** Исследованные морфометрические признаки травяной лягушки *R. temporaria* на стадии среднепоздней гастрюлы. Условные обозначения см. в тексте.

так как кроме озерной в комплекс видов зеленых лягушек входят также прудовая (*Rana lessonae* Caperna) и съедобная (*Rana esculenta* L.) – морфологически очень близкие виды, точное определение видовой принадлежности особей возможно только генетическими методами (Борисовский и др., 2001). Наши данные основывались на выводах других авторов (Семенов и др., 2000), показывающих преимущественное распространение на территории Москвы озерной лягушки.

В районе Братеево было исследовано три неглубоких (не более 50 см) пруда с глинистым дном, площадью 400, 920 и 120 м<sup>2</sup>, находящихся на хорошо освещенном, открытом берегу речки Городня. В районе Раменки икрометание исследуемых видов амфибий наблюдали в водоеме площадью около 490 м<sup>2</sup>, расположенном в пойме речки Раменка, являющейся притоком речки Сетунь.

В окрестностях ЗБС исследовали одно нерестилище остромордой лягушки, представляющее собой лесную лужу площадью около 90 м<sup>2</sup>. Кладки озерной лягушки собраны в реке Москва вдоль береговой линии. Всего исследовано 8050 зародышей *R. arvalis* (1607 из Подмосковья и 8244 – из Москвы) и 3538 зародышей *R. ridibunda* (845 из Подмосковья и 2693 – из Москвы).

Химический анализ воды из исследованных водоемов был выполнен лабораторией Источников водоснабжения института “Водоканал”, НИИ “Проект” № Росс.RU001.510516. К сожалению, этот анализ проводился только весной 1999, 2000 и 2001 гг., а в 1997 и 1998 гг. не проводился из-за недостатка финансирования.

Состав воды оценивали по следующим показателям: запах (в баллах), мутность (мг/л), цветность (градус), рН, общая жесткость (мг экв/л); также была определена концентрация ионов Ca<sup>2+</sup> и Mg<sup>2+</sup> (мг экв/л), Cl<sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, Al<sup>3+</sup>, Zn<sup>2+</sup>, Pb<sup>2+</sup> и Fe<sup>3+</sup> (мг/л), HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> (мг экв/л) и нефтепродуктов (мг/л).

Все фиксированные зародыши на стадии среднепоздней гастрюлы подвергались морфометрическому анализу по методике, предложенной Черданцевым и Скобеевой (Cherdantsev, Scobeyeva, 1994). С фиксированных икринок удаляли все оболочки, включая желточную, делали по стандартной эмбриологической методике сагиттальные сколы и измеряли под биноклем с помощью окуляр-микрометра (ок/мкм) с точностью до 1 деления (20 делений линейки ок/мкм = 1 мм) следующие признаки (рис. 1): *D1* – общий диаметр гастрюлы, *D2* – диаметр желточной пробки, *ArthG* – высоту крыши архентерона, *vh* – максимальную высоту желточного столба, *LbalD* – глубину вворачивания дорсальной губы бластопора, *LbalV* – глубину вворачивания вентральной губы бластопора, *G* – расстояние между точками наибольшей глубины вворачивания дорсальной и

вентральной губ blastopora, *preg* – расстояние между полостями гастроцеля и blastocela, *ArthB* – высоту крыши blastocela.

Выбор этих признаков обеспечивает наиболее полное описание гастрюляции – одного из важнейших этапов эмбриогенеза (Slack et al., 1992; Гилберт, 1993; Черданцев, 2003). Такие признаки, как *LbalD*, *LbalV* и *G* являются основными показателями продвинутой гастрюляционных процессов, поскольку отражают степень и характер формирования губ blastopora. *ArthG* характеризует процесс формирования хордомезодермы на исследуемой стадии развития. Признаки *preg* и *ArthB* тесно связаны с предыдущим этапом эмбриогенеза – blastulation, так как маркируют местоположение редуцирующегося blastocela, а следовательно, могут служить вкуче с *ArthG* показателем “рыхлости” зародыша. “Рыхлыми”, как правило, называют гастрюлы либо с неплотными межклеточными контактами, либо с аномально крупными клетками, не позволяющими из-за физических особенностей морфогенеза формировать полости или даже продолжать дальнейшее развитие.

Согласно таблицам нормального развития (Дабагян, Слепцова, 1975), разработанным для травяной лягушки, но часто аппроксимируемым для остромордой, а в нашем случае и для озерной лягушки, гастрюляция бесхвостых амфибий продолжается с 11-й по 19-ю стадии. Для проведения морфометрического анализа раннего развития мы выбрали 17-ю стадию, характеризующуюся небольшой желточной пробкой и сформировавшимися дорсальной и вентральной губами blastopora. Однако ввиду асинхронности развития икринок даже из одной кладки достичь однородности фиксационного материала не представляется возможным. Поэтому гастрюлы из всех исследованных популяций были фиксированы с 16-й по 20-ю стадию развития, а статистическую обработку проводили как на всей выборке в целом, так и отдельно на икринках, фиксированных только на 17-й стадии развития. Кроме того, исследование изменчивости диаметра икринок *DI* показало статистическую значимость межпопуляционных различий по этому признаку, что делает затруднительным сравнение абсолютных значений остальных признаков, характеризующих гастрюляционные процессы зародыша и связанных с общим диаметром икринки. Поэтому для более корректного исследования морфометрической изменчивости раннего развития анализ проводили с помощью как абсолютных, так и относительных значений признаков, нормированных относительно *DI*.

Обработку полученных результатов проводили с использованием статистических пакетов Excel и Statistica (версия 5.0).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрический анализ раннего развития остромордой и озерной лягушек был проведен аналогично таковому, выполненному для травяной лягушки (Северцова, Северцов, 2005). Из популяций *Rana arvalis* Москвы, района Братеево, а также из контрольной, подмосковной, популяции были фиксированы икринки на стадии средне-поздней гастрюлы в основном на 17-й стадии развития. В выборке из района Братеево их доля составляла 73.33% от общего числа фиксированных икринок, тогда как из района Раменки всего 18.74%, при этом 40% гастрюл были фиксированы на 19-й стадии развития. У озерной лягушки значительная часть фиксированных гастрюл также была представлена икринками, находящимися на 17-й стадии развития. В районе Братеево их доля составляла 55.8, в Раменках – 46.8, а в контрольной популяции 41.9%. При этом следует отметить, что развитие подмосковных икринок происходило более дружно – в этой популяции всего 2.1% икринок на момент фиксации находились на 19-й стадии развития, – тогда как в Братеево их доля составляла 30.9, а в Раменках – 36.8%.

Таким образом, существенные межпопуляционные различия диаметра и возраста икринок объясняют необходимость анализа как абсолютных, так и относительных средних значений морфометрических признаков гастрюл остромордой и озерной лягушек, а также исследование их как во всей выборке, так и на 17-й стадии развития отдельно.

Межпопуляционное сравнение изменчивости развития остромордой лягушки из Подмосковья и района Раменки показывает, что по средним значениям исследуемых морфометрических признаков наблюдаются значимые различия, хотя фиксация гастрюл и проходила на близких стадиях, а икра имела схожие размеры. У икринок из Подмосковья наблюдались более высокие значения таких признаков, как *vh*, *D2*, *ArthG*, *LbalD*, *G*, *ArthB* (табл. 1). Только *LbalV* имела значимо большие значения у гастрюл из района Раменки как при анализе абсолютного значения данного признака, так и при межпопуляционном сравнении относительного значения этого признака у гастрюл, фиксированных только на 17-й стадии развития.

По характеру изменчивости более варибельным оказалось развитие икры из района Раменки: здесь значения дисперсии по признакам, характеризующим гастрюляционные изменения зародыша (*LbalD*, *G*, *LbalV*), максимальны. Размеры икринок в большей степени варьируют в подмосковной популяции.

В районе Братеево, напротив, наибольшее число не крупных гастрюл, фиксированных на более ранних стадиях развития при относительно

Таблица 1. Статистические показатели исследованных признаков зародышей остромордой лягушки *R. arvalis*

Признаки*	Районы	$x \pm SE$	Lim	$\sigma^2$	As	Es	
Выборка в целом	<i>Stad</i>	Подмосковье	17.65 ± 0.05	16–20	1.17	0.39	–0.88
		Братеево	17.03 ± 0.05	16–19	0.27	0.05	0.83
		Раменки	18.36 ± 0.07	16–20	1.03	–0.34	–0.56
17-я стадия	<i>D1</i>	Подмосковье	37.19 ± 0.99	30–43	5.09	–0.21	–0.56
		Братеево	34.13 ± 0.14	30–38	2.41	–0.03	–0.25
		Раменки	30.57 ± 0.15	25–36	5.33	–0.03	–0.53
	<i>D1</i>	Подмосковье	36.66 ± 0.15	30–42	4.99	–0.15	–0.51
		Братеево	33.96 ± 0.16	30–37	2.24	–0.19	–0.35
		Раменки	28.89 ± 0.26	25–32	2.96	0.15	–0.43
Выборка в целом	<i>vh</i>	Подмосковье	17.56 ± 0.13	8–25	8.03	–0.14	0.34
		Братеево	18.67 ± 0.13	15–22	1.89	0.01	–0.14
		Раменки	13.24 ± 0.16	7–24	5.83	0.09	1.04
	<i>vh/D1</i>	Подмосковье	0.47 ± 0.00	0.23–0.65	0.01	–0.16	0.71
		Братеево	0.55 ± 0.01	0.44–0.71	0.01	0.55	0.82
		Раменки	0.44 ± 0.00	0.25–0.83	0.01	0.52	1.96
17-я стадия	<i>vh</i>	Подмосковье	16.84 ± 0.19	8–24	8.41	–0.38	–0.32
		Братеево	18.67 ± 0.14	15–22	1.76	0.03	0.31
		Раменки	13.33 ± 0.43	9–24	8.32	1.30	3.21
	<i>vh/D1</i>	Подмосковье	0.46 ± 0.00	0.23–0.65	0.01	–0.35	0.36
		Братеево	0.55 ± 0.01	0.44–0.71	0.01	0.72	1.12
		Раменки	0.46 ± 0.01	0.31–0.83	0.01	1.46	4.37
Выборка в целом	<i>D2</i>	Подмосковье	6.05 ± 0.17	0–17	15.15	0.13	–0.53
		Братеево	6.39 ± 0.02	3–13	4.91	0.75	–0.03
		Раменки	2.71 ± 0.16	0–11	6.21	0.56	–0.38
	<i>D2/D1</i>	Подмосковье	0.17 ± 0.01	0–0.47	0.01	0.14	–0.64
		Братеево	0.19 ± 0.01	0.08–0.37	0.01	0.73	0.04
		Раменки	0.09 ± 0.01	0–0.37	0.01	0.59	–0.39
17-я стадия	<i>D2</i>	Подмосковье	7.98 ± 0.13	0–16	3.64	0.15	2.07
		Братеево	6.49 ± 0.21	4–12	3.52	0.81	–0.03
		Раменки	5.56 ± 0.17	3–9	1.25	0.36	0.95
	<i>D2/D1</i>	Подмосковье	0.22 ± 0.00	0–0.43	0.01	–0.04	1.62
		Братеево	0.19 ± 0.01	0.11–0.36	0.01	0.86	0.16
		Раменки	0.19 ± 0.01	0.12–0.32	0.01	0.64	1.36
Выборка в целом	<i>ArthG</i>	Подмосковье	3.08 ± 0.04	2–9	0.66	1.44	7.39
		Братеево	2.99 ± 0.05	2–6	0.34	1.27	6.31
		Раменки	2.82 ± 0.05	2–4	0.54	0.30	–1.11
	<i>ArthG/D1</i>	Подмосковье	0.08 ± 0.00	0.05–0.24	0.00	1.32	5.73
		Братеево	0.088 ± 0.00	0.05–0.19	0.00	1.68	9.33
		Раменки	0.09 ± 0.00	0.06–0.15	0.00	0.34	–0.95
17-я стадия	<i>ArthG</i>	Подмосковье	3.21 ± 0.06	2–9	0.76	1.99	10.89
		Братеево	2.93 ± 0.06	2–6	0.29	1.72	11.64
		Раменки	2.56 ± 0.08	2–4	0.29	0.21	–1.09
	<i>ArthG/D1</i>	Подмосковье	0.09 ± 0.00	0.05–0.24	0.00	1.71	7.58
		Братеево	0.09 ± 0.00	0.06–0.19	0.00	2.31	15.75
		Раменки	0.09 ± 0.00	0.06–0.14	0.00	0.26	–0.79
Выборка в целом	<i>LbalD</i>	Подмосковье	30.75 ± 0.11	25–37	5.15	0.11	–0.41
		Братеево	28.68 ± 0.17	23–32	3.53	–0.49	0.08
		Раменки	24.29 ± 0.17	14–29	6.81	–1.09	2.04
	<i>LbalD/D1</i>	Подмосковье	0.83 ± 0.00	0.66–0.94	0.00	–0.24	0.55
		Братеево	0.84 ± 0.00	0.68–0.94	0.00	–0.99	2.71
		Раменки	0.79 ± 0.01	0.46–0.96	0.01	–1.01	2.23

Таблица 1. Окончание

Признаки*	Районы	$x \pm SE$	Lim	$\sigma^2$	As	Es	
17-я стадия	<i>LbalD</i>	Подмосковье	30.59 ± 0.15	25–37	5.26	0.22	-0.52
		Братеево	28.81 ± 0.18	25–32	2.85	-0.35	-0.22
		Раменки	23.09 ± 0.48	14–28	10.22	-0.98	0.78
	<i>LbalD/DI</i>	Подмосковье	0.83 ± 0.00	0.71–0.94	0.00	-0.06	0.46
		Братеево	0.85 ± 0.00	0.75–0.94	0.00	-0.12	0.36
		Раменки	0.79 ± 0.02	0.51–0.97	0.01	-1.02	1.35
Выборка в целом	<i>LbalV</i>	Подмосковье	7.33 ± 0.09	2–13	4.59	-0.45	0.01
		Братеево	6.37 ± 0.17	2–10	3.51	-0.79	0.06
		Раменки	8.42 ± 0.27	2–23	18.02	1.79	2.73
	<i>LbalV/DI</i>	Подмосковье	0.21 ± 0.00	0.05–0.33	0.00	-0.59	0.12
		Братеево	0.19 ± 0.01	0.05–0.27	0.00	-0.92	0.29
		Раменки	0.27 ± 0.01	0.06–0.69	0.02	1.65	2.36
17-я стадия	<i>LbalV</i>	Подмосковье	7.24 ± 0.09	2–11	2.27	-0.22	0.30
		Братеево	6.59 ± 0.15	3–9	1.85	-0.76	0.50
		Раменки	6.67 ± 0.39	3–19	6.95	2.34	9.98
	<i>LbalV/DI</i>	Подмосковье	0.20 ± 0.00	0.05–0.29	0.00	-0.23	0.50
		Братеево	0.19 ± 0.01	0.08–0.26	0.00	-0.74	0.71
		Раменки	0.23 ± 0.01	0.11–0.63	0.01	2.21	9.22
Выборка в целом	<i>G</i>	Подмосковье	22.35 ± 0.11	17–32	6.07	0.57	0.29
		Братеево	21.47 ± 0.20	16–29	5.06	0.59	0.76
		Раменки	16.24 ± 0.28	4–26	18.16	-1.11	0.88
	<i>G/DI</i>	Подмосковье	0.61 ± 0.00	0.43–0.84	0.01	0.55	0.17
		Братеево	0.63 ± 0.01	0.50–0.81	0.00	0.56	-0.18
		Раменки	0.54 ± 0.01	0.12–0.84	0.02	-1.20	1.09
17-я стадия	<i>G</i>	Подмосковье	22.65 ± 0.15	17–29	4.89	0.44	-0.17
		Братеево	21.06 ± 0.20	16–27	3.59	0.37	1.05
		Раменки	17.69 ± 0.45	6–26	9.31	-1.03	4.84
	<i>G/DI</i>	Подмосковье	0.62 ± 0.00	0.48–0.83	0.00	0.27	0.79
		Братеево	0.62 ± 0.01	0.50–0.79	0.00	0.51	0.18
		Раменки	0.61 ± 0.02	0.20–0.84	0.01	-1.54	5.58
Выборка в целом	<i>preg</i>	Подмосковье	1.22 ± 0.08	0–7	1.62	2.32	6.42
		Братеево	1.12 ± 0.08	0–4	0.35	3.01	12.80
		Раменки	0.99 ± 0.11	0–6	1.63	1.73	3.31
	<i>preg/DI</i>	Подмосковье	0.03 ± 0.00	0–0.21	0.00	2.23	5.91
		Братеево	0.03 ± 0.00	0–0.12	0.00	3.04	12.47
		Раменки	0.03 ± 0.00	0–0.19	0.00	1.49	2.27
17-я стадия	<i>preg</i>	Подмосковье	0.97 ± 0.06	0–5	0.64	1.31	3.99
		Братеево	0.94 ± 0.04	0–1	0.06	-3.86	13.74
		Раменки	1.13 ± 0.14	0–4	0.89	0.91	0.94
	<i>preg/DI</i>	Подмосковье	0.03 ± 0.00	0–0.15	0.00	1.46	4.63
		Братеево	0.03 ± 0.00	0–0.03	0.00	-3.67	12.78
		Раменки	0.04 ± 0.01	0–0.14	0.00	0.95	1.22
Выборка в целом	<i>ArthB</i>	Подмосковье	3.22 ± 0.13	1–9	4.99	0.82	-0.51
		Братеево	3.47 ± 0.29	1–8	4.17	0.46	-0.87
		Раменки	1.01 ± 0.07	0–5	0.74	1.54	5.23
	<i>ArthB/DI</i>	Подмосковье	0.09 ± 0.00	0–0.26	0.01	0.82	-0.42
		Братеево	0.10 ± 0.01	0.1–0.23	0.00	0.43	-0.87
		Раменки	0.03 ± 0.00	0–0.17	0.00	1.51	4.93
17-я стадия	<i>ArthB</i>	Подмосковье	3.31 ± 0.16	1–9	4.69	0.78	-0.52
		Братеево	3.58 ± 0.35	1–7	3.94	0.35	-0.91
		Раменки	1.18 ± 0.13	0–5	0.78	1.89	6.99
	<i>ArthB/DI</i>	Подмосковье	0.09 ± 0.00	0.02–0.26	0.00	0.81	-0.39
		Братеево	0.11 ± 0.01	0.03–0.22	0.00	0.36	-0.86
		Раменки	0.04 ± 0.01	0–0.17	0.00	1.71	5.95

Примечания. Здесь и в табл. 2, 3: \* условные обозначения признаков см. в тексте;  $x \pm SE$  – среднее значение и стандартная ошибка, Lim – лимиты,  $\sigma^2$  – значения дисперсии, As – коэффициент асимметрии, Es – коэффициент эксцесса.

Таблица 2. Статистические показатели исследованных признаков зародышей озерной лягушки *R. ridibunda*

Признаки*	Районы	$x \pm SE$	Lim	$\sigma^2$	As	Es	
Выборка в целом	<i>Stad</i>	Подмосковье	16.79 ± 0.04	16–19	0.53	0.69	0.25
		Братеево	17.74 ± 0.04	16–19	0.82	0.49	-1.53
		Раменки	17.79 ± 0.09	16–19	1.07	-0.01	-1.44
17-я стадия	<i>D1</i>	Подмосковье	32.82 ± 0.09	29–36	2.30	-0.16	-0.55
		Братеево	36.91 ± 0.12	28–43	8.24	-0.26	-0.18
		Раменки	34.95 ± 0.16	30–41	4.66	0.27	-0.39
Выборка в целом	<i>vh</i>	Подмосковье	16.02 ± 0.09	11–22	2.34	0.52	1.51
		Братеево	18.97 ± 0.08	13–27	3.08	-0.34	1.10
		Раменки	17.44 ± 0.15	13–23	3.77	0.44	-0.01
17-я стадия	<i>vh/D1</i>	Подмосковье	0.49 ± 0.00	0.35–0.73	0.00	1.13	4.36
		Братеево	0.52 ± 0.00	0.39–0.73	0.00	0.41	1.02
		Раменки	0.51 ± 0.00	0.41–0.71	0.00	0.79	1.66
Выборка в целом	<i>vh</i>	Подмосковье	16.28 ± 0.13	13–22	2.13	0.66	1.07
		Братеево	18.77 ± 0.10	13–25	3.07	-0.20	0.37
		Раменки	16.90 ± 0.25	14–23	4.56	1.11	0.42
17-я стадия	<i>vh/D1</i>	Подмосковье	0.49 ± 0.00	0.41–0.73	0.00	1.37	4.69
		Братеево	0.52 ± 0.00	0.39–0.68	0.00	0.12	0.14
		Раменки	0.49 ± 0.01	0.41–0.70	0.00	1.16	2.19
Выборка в целом	<i>D2</i>	Подмосковье	9.68 ± 0.24	0–18	16.53	0.11	-0.91
		Братеево	5.04 ± 0.16	0–14	14.01	-0.14	-1.29
		Раменки	4.45 ± 0.29	0–15	15.44	0.65	-0.11
17-я стадия	<i>D2/D1</i>	Подмосковье	0.29 ± 0.01	0–0.57	0.02	0.12	-0.90
		Братеево	0.14 ± 0.01	0–0.41	0.01	-0.06	-1.21
		Раменки	0.13 ± 0.01	0–0.42	0.01	0.48	-0.45
Выборка в целом	<i>D2</i>	Подмосковье	8.26 ± 0.21	2–14	6.21	0.57	-0.36
		Братеево	7.79 ± 0.11	2–14	3.63	-0.05	0.28
		Раменки	6.41 ± 0.20	4–11	2.94	0.71	0.09
17-я стадия	<i>D2/D1</i>	Подмосковье	0.25 ± 0.01	0.06–0.42	0.01	0.52	-0.42
		Братеево	0.22 ± 0.00	0.06–0.40	0.00	0.04	0.31
		Раменки	0.19 ± 0.01	0.11–0.30	0.00	0.29	-0.43
Выборка в целом	<i>ArthG</i>	Подмосковье	3.11 ± 0.04	2–7	0.51	0.54	2.21
		Братеево	2.58 ± 0.02	2–5	0.33	0.48	0.00
		Раменки	2.39 ± 0.04	2–4	0.31	1.03	0.06
17-я стадия	<i>ArthG/D1</i>	Подмосковье	0.09 ± 0.00	0.06–0.19	0.00	0.43	0.80
		Братеево	0.07 ± 0.00	0.05–0.13	0.00	0.32	-0.77
		Раменки	0.07 ± 0.00	0.05–0.13	0.00	0.91	-0.16
Выборка в целом	<i>ArthG</i>	Подмосковье	2.99 ± 0.06	2–7	0.49	1.34	6.97
		Братеево	2.74 ± 0.03	2–5	0.32	0.27	0.74
		Раменки	2.40 ± 0.06	2–4	0.27	0.73	-0.80
17-я стадия	<i>ArthG/D1</i>	Подмосковье	0.09 ± 0.00	0.06–0.19	0.00	0.93	4.09
		Братеево	0.08 ± 0.00	0.05–0.12	0.00	-0.07	-0.63
		Раменки	0.07 ± 0.00	0.05–0.13	0.00	0.87	0.03
Выборка в целом	<i>LbalD</i>	Подмосковье	26.83 ± 0.13	19–31	5.01	-0.73	0.31
		Братеево	32.25 ± 0.14	20–39	10.74	-0.10	-0.22
		Раменки	30.30 ± 0.17	22–36	5.11	-0.21	1.18
17-я стадия	<i>LbalD/D1</i>	Подмосковье	0.82 ± 0.00	0.63–0.97	0.00	-0.68	0.36
		Братеево	0.87 ± 0.00	0.65–0.96	0.00	-0.83	2.31
		Раменки	0.87 ± 0.00	0.71–0.97	0.00	-0.85	2.56

Таблица 2. Окончание

Признаки*	Районы	$x \pm SE$	Lim	$\sigma^2$	As	Es		
17-я стадия	<i>LbalD</i>	Подмосковье	27.86 ± 0.12	24–31	1.93	-0.23	0.14	
		Братеево	30.93 ± 0.15	22–38	6.72	-0.25	0.28	
		Раменки	29.62 ± 0.26	22–36	5.05	-0.10	2.97	
	<i>LbalD/DI</i>	Подмосковье	0.84 ± 0.00	0.73–0.97	0.00	-0.09	0.69	
		Братеево	0.86 ± 0.00	0.69–0.97	0.00	-0.51	1.37	
		Раменки	0.87 ± 0.01	0.69–0.97	0.00	-1.18	3.37	
	Выборка в целом	<i>LbalV</i>	Подмосковье	4.67 ± 0.13	1–10	4.65	0.03	-1.17
			Братеево	8.21 ± 0.09	2–14	4.02	0.08	-0.07
			Раменки	7.96 ± 0.12	3–12	2.52	0.00	0.27
<i>LbalV/DI</i>		Подмосковье	0.22 ± 0.00	0.03–0.31	0.004	0.08	-1.06	
		Братеево	0.22 ± 0.00	0.06–0.36	0.002	-0.13	0.42	
		Раменки	0.23 ± 0.00	0.09–0.38	0.002	0.01	0.52	
17-я стадия	<i>LbalV</i>	Подмосковье	5.51 ± 0.13	2–8	2.16	-0.45	-0.74	
		Братеево	7.13 ± 0.08	2–12	2.11	-0.39	1.08	
		Раменки	7.21 ± 0.16	4–10	1.78	-0.09	-0.64	
	<i>LbalV/DI</i>	Подмосковье	0.17 ± 0.00	0.06–0.25	0.01	-0.44	-0.76	
		Братеево	0.20 ± 0.00	0.06–0.31	0.00	-0.62	1.13	
		Раменки	0.21 ± 0.00	0.11–0.29	0.00	-0.34	-0.27	
	Выборка в целом	<i>G</i>	Подмосковье	22.41 ± 0.14	17–28	5.49	-0.04	-0.61
			Братеево	23.91 ± 0.11	16–30	6.85	-0.16	-0.57
			Раменки	22.19 ± 0.19	18–30	5.97	0.67	0.10
<i>G/DI</i>		Подмосковье	0.68 ± 0.01	0.51–0.87	0.01	0.09	-0.78	
		Братеево	0.65 ± 0.00	0.45–0.83	0.00	-0.22	0.38	
		Раменки	0.64 ± 0.01	0.51–0.91	0.00	1.00	2.39	
17-я стадия	<i>G</i>	Подмосковье	21.56 ± 0.17	17–26	3.70	-0.01	-0.11	
		Братеево	23.54 ± 0.13	17–29	5.14	-0.14	-0.47	
		Раменки	21.90 ± 0.26	18–28	4.95	0.72	0.10	
	<i>G/DI</i>	Подмосковье	0.65 ± 0.01	0.51–0.79	0.00	0.19	-0.39	
		Братеево	0.66 ± 0.00	0.49–0.83	0.00	-0.04	0.26	
		Раменки	0.64 ± 0.01	0.51–0.81	0.00	0.39	0.63	
	Выборка в целом	<i>preg</i>	Подмосковье	1.36 ± 0.04	0–4	0.37	0.94	1.45
			Братеево	1.51 ± 0.04	0–4	0.42	0.88	0.29
			Раменки	1.12 ± 0.08	0–3	0.25	2.61	8.67
<i>preg/DI</i>		Подмосковье	0.04 ± 0.00	0–0.13	0.00	1.07	2.15	
		Братеево	0.04 ± 0.00	0–0.12	0.00	1.09	1.30	
		Раменки	0.03 ± 0.00	0–0.1	0.00	2.84	9.14	
17-я стадия	<i>preg</i>	Подмосковье	1.21 ± 0.06	0–3	0.30	1.31	2.58	
		Братеево	1.37 ± 0.05	0–4	0.36	1.42	2.06	
		Раменки	1.18 ± 0.13	1–3	0.28	3.14	9.79	
	<i>preg/DI</i>	Подмосковье	0.04 ± 0.00	0–0.09	0.00	1.38	3.13	
		Братеево	0.04 ± 0.00	0–0.12	0.00	1.59	3.02	
		Раменки	0.03 ± 0.00	0.03–0.10	0.00	3.08	9.53	
	Выборка в целом	<i>ArthB</i>	Подмосковье	1.77 ± 0.11	1–8	2.31	2.25	4.53
			Братеево	5.81 ± 0.17	1–10	7.05	-0.28	-1.11
			Раменки	4.17 ± 0.34	1–8	4.65	0.11	-1.07
<i>ArthB/DI</i>		Подмосковье	0.05 ± 0.00	0.03–0.26	0.00	2.33	5.09	
		Братеево	0.16 ± 0.01	0.02–0.32	0.01	-0.24	-1.05	
		Раменки	0.11 ± 0.01	0.02–0.22	0.00	0.18	-1.01	
17-я стадия	<i>ArthB</i>	Подмосковье	2.11 ± 0.18	1–8	2.99	1.62	1.75	
		Братеево	6.29 ± 0.19	1–10	6.50	-0.59	-0.59	
		Раменки	4.12 ± 0.55	1–8	5.11	0.49	-0.77	
	<i>ArthB/DI</i>	Подмосковье	0.06 ± 0.01	0.03–0.25	0.00	1.66	1.99	
		Братеево	0.17 ± 0.01	0.03–0.32	0.01	-0.53	-0.51	
		Раменки	0.11 ± 0.01	0.03–0.22	0.00	0.46	-0.79	

**Таблица 3.** Значения коэффициентов вариации исследованных относительных значений признаков гаструл остромордой и озерной лягушек всей выборки в целом и фиксированных только на 17-й стадии развития

Районы	Исследованные признаки*									
	<i>Stad</i>	<i>D1</i>	<i>D2/D1</i>	<i>ArthG/D1</i>	<i>vh/D1</i>	<i>LbalD/D1</i>	<i>G/D1</i>	<i>LbalV/D1</i>	<i>preg/D1</i>	<i>ArthB/D1</i>
<b>Остромордая лягушка</b>										
Выборка в целом										
Подмосковье	6.13	6.06	65.24	27.32	13.61	5.11	11.59	25.93	105.08	69.23
Братеево	3.04	4.55	34.36	20.97	8.42	4.81	10.74	28.34	54.27	58.56
Раменки	5.52	7.36	92.95	25.77	18.11	10.04	27.07	45.74	122.58	85.26
17-я стадия										
Подмосковье		6.09	24.03	27.86	14.87	4.95	8.86	19.95	84.43	65.09
Братеево		4.41	28.32	20.19	8.53	4.04	9.36	19.78	26.17	55.88
Раменки		5.96	20.55	22.74	20.26	12.51	16.62	38.02	83.14	73.81
<b>Озерная лягушка</b>										
Выборка в целом										
Подмосковье	4.35	4.62	42.29	23.47	9.45	7.23	11.07	46.01	45.28	84.83
Братеево	5.12	7.78	75.48	23.99	8.71	4.89	8.62	21.23	42.09	46.76
Раменки	5.81	6.18	85.44	24.72	8.74	4.75	9.55	19.13	53.27	51.52
17-я стадия										
Подмосковье		4.37	29.57	22.58	9.41	4.67	9.49	26.65	45.18	81.39
Братеево		6.74	25.48	20.57	8.78	5.03	8.11	19.47	45.16	40.72
Раменки		5.39	25.19	24.01	10.42	5.27	9.19	17.41	53.87	53.26

высоком в среднем запасе питательных веществ, имело незначительное развитие дорсальной и вентральной губ blastopora и расстояния между ними соответственно. Однако различия между гастралами района Братеево и другими исследованными популяциями были практически незаметны при анализе эмбрионов 17-й стадии развития (табл. 1).

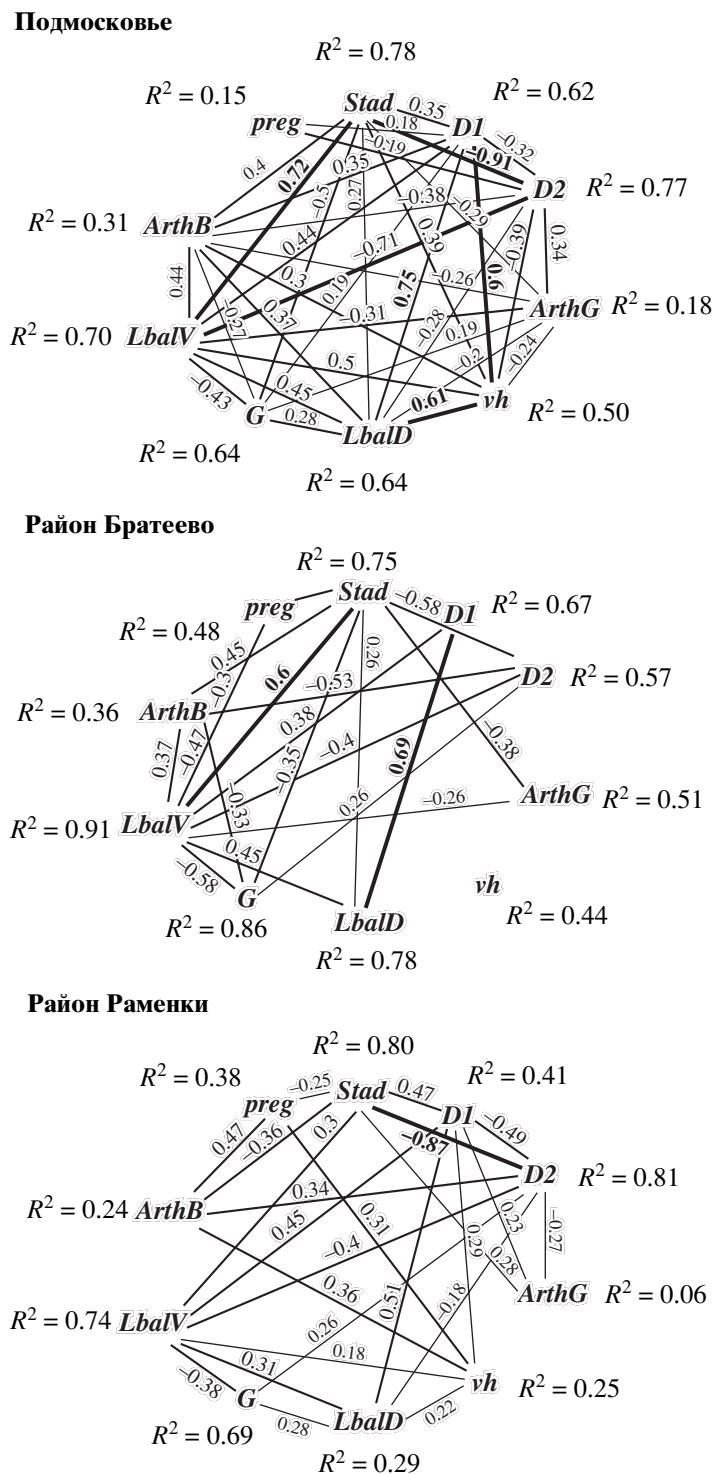
У озерной лягушки результаты аналогичного анализа показывают, что наиболее существенные различия как по средним значениям морфометрических признаков, так и по их изменчивости наблюдаются при сравнении выборок из подмосковной популяции и популяций Москвы (табл. 2). Фиксированные на несколько более поздней стадии развития гастралы из Подмосковья характеризуются небольшими размерами и относительно малым запасом питательных веществ. В результате этого средние значения таких признаков, как *LbalD* и *LbalV*, невысоки, а *D2* и *ArthG*, напротив, в среднем имеют наибольшие значения.

Различия между популяциями из районов Братеево и Раменки выражены в меньшей степени (табл. 2). Гастралы из популяции Братеево являются самыми крупными, с высокими средними значениями признаков *vh*, *D2*, *ArthG*, *G*, *preg*, *ArthB*, *LbalD* и *LbalV*. Однако при сравнении одно-

стадийных зародышей *LbalD* и *LbalV* у этих гастрал меньше, чем в популяции из района Раменки.

Анализ значений коэффициентов вариации позволяет выделить три группы признаков: высокоизменчивые (*D2*, *ArthB*, *preg* – группа 1), занимающие промежуточное положение (*LbalV*, *ArthG* – группа 2) и малоизменчивые (*Stad*, *D1*, *LbalD*, *G*, *vh* – группа 3). Межрайонное сравнение коэффициентов вариации первой группы признаков у *R. arvalis* не проводили, поскольку в нее помимо *D2/D1*, *ArthB/D1* входит и признак *preg/D1*, из-за эффекта шкалы имеющий незначимые значения (табл. 3). Для *R. ridibunda* четких межпопуляционных различий по этой группе признаков выделить тоже не удалось. При анализе всей выборки в целом значения коэффициентов вариации высокоизменчивых признаков наблюдали для подмосковной популяции, а при сравнении гастрал только 17-й стадии развития оказалось, что наиболее вариабельны пассивные процессы у икринок озерной лягушки из района Раменки (табл. 3). Во второй группе признаков, отражающих активные гастралационные процессы (вворачивание вентральной губы blastopora и подготовку клеток крыши архентерона к следующему этапу развития – нейруляции), не наблюдали одно-





**Рис. 2.** Результаты корреляционного анализа морфометрических признаков стадии среднепоздней гастрюлы остро-мордой лягушки *R. arvalis*. Здесь и на рис. 3 указаны только значимые коэффициенты корреляции Спирмена и значения множественных коэффициентов корреляции  $R^2$ : (–) –  $R^2 > 0.6$ .

ного преобладания уровня изменчивости в каком-то районе. Так, по признаку *ArthG* наибольшие значения коэффициентов вариации наблюдали в Подмоскowie, тогда как по признаку *LbalV* – в

районе Раменки. У озерной лягушки картина была обратной – у зародышей из Подмоскowie более изменчиво шло развитие вентральной губы blastopora, тогда как формирование крыши ар-

хентерона было более вариабельно у гаструл из района Раменки. Третья группа признаков имеет наибольшие значения коэффициентов вариации у гаструл из района Раменки, причем как для озерной, так и для остромордой лягушек. Интересно отметить, что вне зависимости от того, в какой группе вышеописанных признаков проводился анализ, гастролы из района Братеево оказались наименее вариабельными.

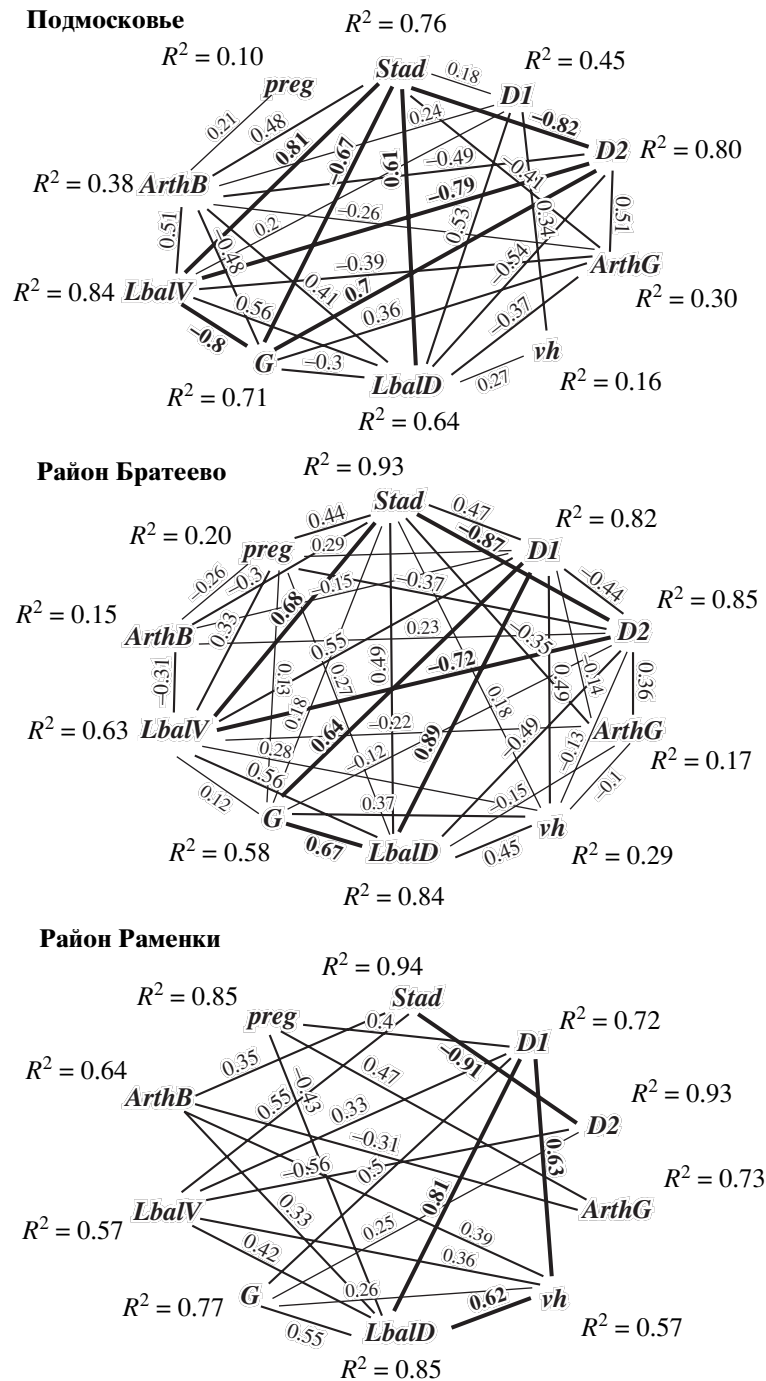
Корреляционный анализ (рис. 2) показал, что процесс гастрюляции остромордой лягушки из Подмосковья происходит более взаимосвязано, чем у гаструл из исследованных районов Москвы. Доля значимых коэффициентов корреляции составляет 71.2%, причем наиболее высокие значения ( $>0.6$ ) характерны для 18.8% пар признаков. В двух других популяциях остромордой лягушки, исследованных на территории Москвы, число значимых коэффициентов корреляции между анализируемыми признаками существенно меньше. В районе Братеево их доля составляет всего 40%, при этом в среднем жесткость взаимосвязи между признаками довольно высока в основном за счет коэффициентов корреляции со значением от 0.3 до 0.6, тогда как доля высоко коррелированных признаков составила всего 11.1%. В районе Раменки, напротив, коррелированность развития относительно низка, поскольку основную массу составляют невысокие коэффициенты. Общее число значимых коэффициентов корреляции в этом районе невелико – 43.6%, что больше, чем в Братеево, но меньше, чем в Подмосковье. Кроме того, оценка характера изменения общей коррелированности развития показывает, что у гаструл из районов Братеево и Раменки большинство пар коэффициентов корреляции при сравнении их значений с таковыми из подмосковной популяции из группы относительно высоко коррелированных признаков (от 0.3 до 0.6) переходят в группу слабо коррелированных (со значением ниже 0.3) либо утрачиваются (рис. 2).

У озерной лягушки общая коррелированность признаков гаструл из Подмосковья и исследованных районов Москвы примерно одинакова (рис. 3). В районе Раменки из небольшого числа значимых коэффициентов корреляции (всего 44.4%) почти половина (20%) со значением более 0.6. Доля же слабо ( $<0.3$ ) связанных пар признаков в этом районе минимальна – всего 10%, тогда как в подмосковной популяции и в популяции из Братеево она составляет соответственно 21.4 и 39.5%. У гаструл из района Братеево число пар признаков, чьи коэффициенты корреляции имеют значение не более 0.6, но и не менее 0.3, наименьшее – 44.7%, причем общая доля значимых коэффициентов корреляции составляет 84.4%. В подмосковной популяции их доля уже 55.6% при общем числе значимо взаимосвязанных пар – около 60%.

Результаты факторного анализа (рис. 4, а) показывают, что для гаструл *R. arvalis* из подмосковной популяции и из района Братеево наибольшие нагрузки по фактору 1 имеют признаки *D2*, *G*, *LbalV* и *Stad*. Взаимодействие этих признаков указывает на важность гастрюляционных процессов, особенно вворачивания вентральной губы blastopora. Распределение факторных нагрузок по фактору 2 в этих районах также практически совпадает. Здесь важную роль играют размерные характеристики икры (*D1* и *LbalD*), а в популяциях из Подмосковья еще и *vh*. Проведение факторного анализа для икры из района Раменки указывает на своеобразие этой популяции. Наиболее высокие значения факторных нагрузок по фактору 1 приходятся на признаки *D2*, *ArthG* и *Stad*, т.е. на признаки, связанные со стадией развития и характеризующие изменения в клеточных слоях крыши архентерона. Учитывая, что по фактору 2 максимальные нагрузки имеют признаки, связанные с процессом вворачивания вентральной губы blastopora (*LbalV* и *G*), можно предположить, что в развитии икры из района Раменки процесс формирования нейральной пластинки начинается раньше, чем в других исследованных популяциях остромордой лягушки, – еще до окончания процесса гастрюляции. На размерные характеристики икры оказывает влияние третий фактор, имеющий максимальные нагрузки по признакам *D1*, *vh*, *LbalD*, однако его действие не менее важно, чем фактора 2, поскольку собственные значения для этих факторов близки.

У озерной лягушки факторный анализ показал, что наиболее близки популяции из Подмосковья и из района Братеево (рис. 4, б). Именно в этих популяциях высоко собственное значение фактора 1, а наибольшие факторные нагрузки приходятся на признаки *D2*, *G*, *LbalV* и *Stad*. Единственным отличием является роль признака *G*: для гаструл из района Братеево на него большее влияние оказывает фактор 2, однако это различие является существенным. Сочетание признаков *D2*, *LbalV* и *Stad* с признаком *G* указывает на важность процесса вворачивания вентральной губы blastopora. Таким образом, несмотря на высокую роль фактора 1 и на близость факторных нагрузок на признаки *D2*, *G*, *LbalV* и *Stad*, в подмосковной популяции и в популяции из района Братеево происходят разные процессы.

В районе Раменки наиболее значимую роль в процессе гастрюляции играют размерные характеристики икры, причем не только размер икринок как таковой, но и относительный запас питательных веществ в ней. По фактору 2 наибольшие нагрузки имеют признаки *D2*, *LbalV* и *Stad*, т.е. показатели скорости развития гаструл.

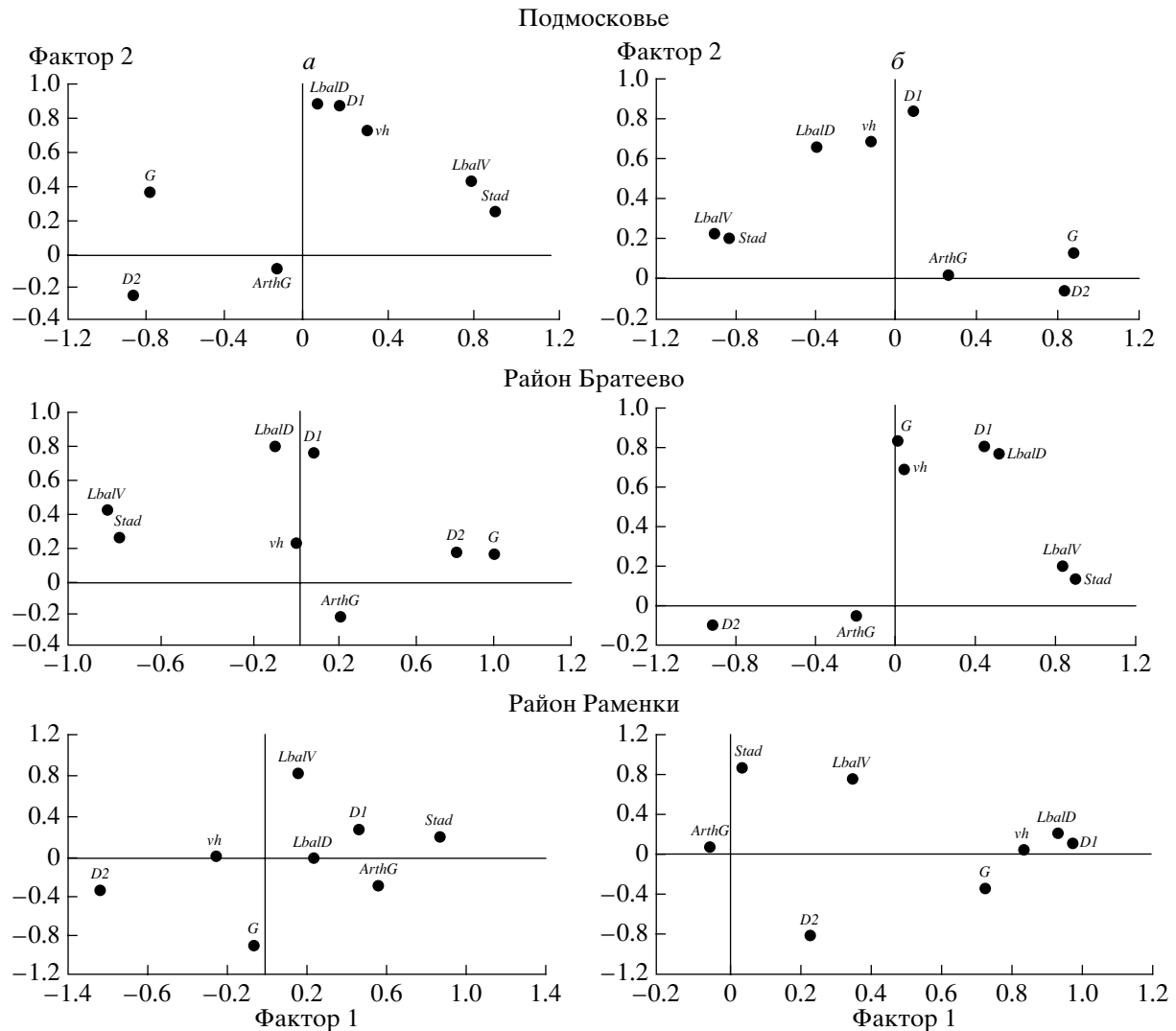


**Рис. 3.** Результаты корреляционного анализа морфометрических признаков стадии среднепоздней гастреры озерной лягушки *R. ridibunda*.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование изменчивости раннего развития гаструл из городских популяций остромордой и озерной лягушек показало, что наиболее вариабельным процесс гастрюляции является у икры из района Раменки. При этом отмечается не только высокая изменчивость исследованных морфометрических признаков, но и относительно низ-

кая коррелированность их между собой. Результаты факторного анализа показывают, что наиболее существенную роль в развитии гаструл из этого района играют признаки, связанные со скоростью формирования нейральной пластинки. Характер изменения средних значений признаков *LbalV* и *G* позволяет предположить, что процесс нейрүляции икры обоих видов из этого района на-



**Рис. 4.** Результаты факторного анализа признаков стадии гастролы остромордой *R. arvalis* (а) и озерной *R. ridibunda* (б) лягушек.

чинается уже тогда, когда процесс гастрюляции еще не закончен. А это возможно только при ослаблении или отсутствии взаимодействия развивающихся структур гастролы, что мы и видим по результатам корреляционного анализа. Таким образом, для икры как остромордой, так и озерной лягушек из района Раменки ускорение развития и переход на следующую стадию является наиболее важным. Однако такое ускорение развития при высокой его изменчивости и дискорреляции приводит к высокой смертности. За период с 1999 по 2001 гг. смертность икринок составляла у остромордой лягушки 20.51, а у озерной – 6.43%. Для сравнения: в подмосковных популяциях этих видов доля погибших икринок была соответственно 4.48 и 0.75%.

Также во многом схож и характер развития остромордой и озерной лягушек из района Братее-

во, где икра оказывается наименее изменчивой по всем исследованным признакам при более высокой коррелированности развития, выражающейся в большом числе значимых и довольно жестких коэффициентов корреляции между парами исследуемых признаков. Результаты факторного анализа показывают, что для гастрол из района Братеево наиболее важную роль в развитии играет процесс вворачивания вентральной губы бластопора, а размер икринок оказывается менее важным. Таким образом, можно предположить, что сочетание низкой изменчивости и высокой коррелированности позволяет ускорить эмбриогенез, поскольку в данном случае нет необходимости тратить время на регуляцию различных отклонений. Это приводит к меньшей, чем в районе Раменки, смертности: для остромордой лягушки – 9.66, а для озерной – 2.96%. Инте-

ресно отметить, что у еще одного вида бурых лягушек, обитающих в этом районе, – у травяной – наблюдается схожая картина развития (Северцова, Северцов, 2005), причем именно между высоко вариабельными, формирующимися на исследуемой стадии развития признаками наблюдаются наиболее высокие коэффициенты корреляции.

У гаструл из Подмоскovie существенное влияние на общий характер морфогенеза также оказывает высокая коррелированность формирующихся структур в сочетании с невысокой их изменчивостью. Однако для икры из подмосковной популяции размерные характеристики тесно связаны с количеством желтка, тогда как в икре из района Братеево количество клеток с гранулами желтка не оказывает никакого влияния на морфогенез зародыша, несмотря на то, что его содержание относительно высоко.

На основании изложенных выше данных можно утверждать, что изменение характера морфогенетических процессов, происходящих на ранних стадиях развития бесхвостых амфибий, возможно двумя способами: либо в результате повышения числа взаимозависимых признаков, либо за счет увеличения изменчивости формирующихся структур. В первом случае наблюдается сохранение и поддержание целостности развития зародыша, что позволяет провести более четкую дифференциацию развивающихся структур. Однако в данном случае наблюдается увеличение смертности зародышей. Второй возможный способ регуляции раннего онтогенеза реализуется при усилении коррелятивных связей, формирующихся именно на исследуемой стадии, в сочетании с возрастающей изменчивостью всех морфогенетических процессов. В результате этого на исследуемой стадии процесс развития определенной структуры ускоряется, и возникают гетерохронии.

Не менее важным оказывается вывод о том, что, несмотря на межвидовые различия, даже столь существенные, какие наблюдаются между бурыми и зелеными лягушками как в морфологии, так и в экологии этих видов, механизмы регуляции раннего развития происходят по общей схеме, тип которой, по-видимому, зависит от характера и степени загрязнения среды обитания популяции.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вест. Удмурт. ун-та. 2001. № 3. С. 51–63.
- Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. ... докт. биол. наук: Екатеринбург, 1997. 47 с.
- Воронова Л.Д., Голиченков В.А., Попов Д.В. и др. Реакции пигментной системы личинок земноводных на малые концентрации некоторых пестицидов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VI. Л.: Гидметеиздат, 1983. С. 77–90.
- Гилберт С. Биология развития. Т. 1. М.: Мир, 1993. С. 110–144.
- Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- Леонтьева О.А., Семенов Д.В. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. Вып. 6. С. 726–736.
- Сатонкина О.А. Эколого-физиологические особенности мелких млекопитающих природных и техногенных ландшафтов уральского региона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: Екатеринбург, 2005. 22 с.
- Северцова Е.А. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: М.: МГУ, 2002. 24 с.
- Северцова Е.А., Северцов А.С. Межпопуляционное сравнение изменчивости гастрюляции эмбрионов травяной лягушки, развивающейся в условиях антропогенного загрязнения водоемов // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 2. С. 110–122.
- Семенов Д.В., Леонтьева О.А., Павлинов И.Я. Оценка факторов, связанных с существованием популяций земноводных (*Vertebrata: Amphibia*) на урбанизированных территориях г. Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 2. С. 3–9.
- Строганов Н.Н. Методика определения токсичности водной среды // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука, 1971. С. 14–60.
- Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2003. 359 с.
- Allran J.W., Karasov W.H. Effects of atrazine and nitrate on northern leopard frog (*Rana pipiens*) larvae exposed in the laboratory from posthatch through metamorphosis // Environ. Toxicol. Chem. 2000. V. 19. № 11. P. 2850–2855.
- Allran J.W., Karasov W.H. Effects of atrazine on embryos, larvae and adults of anuran amphibians // Ibid. 2001. V. 20. № 4. P. 769–775.
- Andren C., Marden M., Nilson G. Tolerance to low pH in a population of moor frogs, *Rana arvalis*, from an acid and a neutral environment: a possible case of rapid evolutionary response to acidification // Oikos. 1989. V. 56. P. 215–223.
- Bantle J.A., Burton D.T., Dawson D.A. et al. Initial interlaboratory validation study of FETAX: phase I testing // J. Appl. Toxicol. 1994. V. 14. № 3. P. 213–223.
- Beattie R.C., Aston R.J., Milner A.G.P. A field-study of fertilization and embryonic-development in the common frog (*Rana temporaria*) with particular reference to acidity and temperature // Ibid. 1991. V. 28. № 1. С. 346–357.
- Cherdantsev V.G., Scobeyeva V.A. The morphological basis of self-organization. Developmental and evolutionary aspects // RiVista di Biologica-Biology Forum. 1994. V. 87. № 1. P. 57–85.

- Cooke A.S. The effect of pp'-DDT on adult frog (*Rana temporaria*) // Brit. J. Herp. 1974. № 4. P. 647–652.
- Dave G., Xiu R.Q. Toxicity of mercury, copper, nickel, lead, and cobalt to embryos and larvae of zebrafish, *Brachydanio rerio* // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1991. V. 21. № 1. P. 126–134.
- Dunson W.A., Wyman R.L., Corbett E.S. A symposium of amphibians declines and habitat acidification // J. Herpetol. 1992. V. 26. P. 349–352.
- Fort D.J., Stover E.L., Bantle J.A. et al. Phase III interlaboratory study of FETAX, Part 2: interlaboratory validation of an exogenous metabolic activation system for frog embryo teratogenesis assay-*Xenopus* (FETAX) // Drug. Chem. Toxicol. 1998. V.21 № 1. P. 1–14.
- Greenhouse G. The evaluation of toxic effects of chemicals in fresh water by using frog embryos and larval // Environ. Poll. 1976. V. 11. № 4. P. 303–315.
- Hall R.J., Henry P.F.P. Assessing effects of pesticides on amphibians and reptiles: status and needs // Herpetol. J. 1992. V. 2. P. 65–71.
- Hecnar S.J. Acute and chronic toxicity of ammonium nitrate fertilizer to amphibians from southern Ontario // Environ. Toxicol. Chem. 1995. V. 14. P. 2131–2137.
- Johansson M., Rasanen K., Merila J. Comparison of nitrate tolerance between different populations of the common frog, *Rana temporaria* // Aquatic Toxicol. 2001. V. 54. P. 1–14.
- Slack J.M., Isaacs H.V., Johnson G.E. et al. Specification of the body plan during *Xenopus* gastrulation: dorsoventral and anteroposterior of the mesoderm // Development. Suppl. 1992. V. 1. P. 143–149.
- Sparling D.W., Linder G., Bishop C.A. Ecotoxicology of amphibian and reptiles. Pensacola: SETAC press, 2001. 887 p.
- Van Leeuwen C.J., Grootelaar E.M., Niebeek G. Fish embryos as teratogenicity screens: a comparison of embryotoxicity between fish and birds // Ecotoxicol. Environ. Saf. 1990. V. 20. № 1. P. 42–52.

## Interpopulation Comparison of Variations in Gastrulation of *Rana arvalis* and *Rana ridibunda* Occurring under the Conditions of Anthropogenic Contamination of Water Bodies

E. A. Severtsova and A. S. Severtsov

*Moscow State University, Leninskie gory, Moscow, 119992 Russia*

*E-mail: Severtsova@mail.ru*

**Abstract**—The results of morphometric analysis of gastrulation in city populations of *Rana arvalis* and *Rana ridibunda* suggest that under the conditions of anthropogenic contamination of water bodies, the early development is more variable, if we compare less variable sizes of their eggs in the city and suburb populations. The variability of gastrulation appears to depend on the degree of contamination of spawning water bodies and is accompanied by increased correlation between the forming structures. This latter may be determined by two causes: (1) increased number of interdependent features, which leads to coordinated differentiation of structures and regulation of variability, and (2) increased coefficients of correlation within a small group of features, which leads to the formation of structures characteristic for the subsequent developmental stages, including the appearance of heterochronies.

*Key words:* variability, gastrulation, *Rana arvalis*, *Rana ridibunda*, adaptogenesis.