

УДК 597.828:591.34

КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ *R. arvalis*. ЧАСТЬ 1: ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ ЗАРОДЫША¹

© 2011 г. Е. А. Северцова, А. С. Северцов

Московский государственный университет им М.В. Ломоносова,
119899 Москва, Ленинские горы

E-mail: Severtsova@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2010 г.
Окончательный вариант получен 13.09.2010 г.

Постадийный анализ изменения значений коэффициентов вариации признаков, характеризующих линейные размеры зародыша остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.), позволил выявить критические периоды в эмбриональном развитии этого вида. Эти критические периоды соответствуют стадиям поздней гастролы (18–20 стадии), стадии вылупления личинок из оболочек (32–33 стадии) и, по-видимому, стадии начала метаморфоза (39 стадия). Однако процесс формирования хвостовой пластины, в частности, значимость ее ширины, становится критическим на 34-й стадии развития, когда наблюдается переход головастика от прикрепленного к свободноплавающему образу жизни. Эти данные позволяют предположить, что адаптивные преобразования в эмбриогенезе происходят как раз во время критических периодов развития (в понимании П.Г. Светлова) или на узловых стадиях (в понимании В.Г. Черданцева) и могут определять эволюцию не только всего зародыша в целом, но и его отдельных структур, несущих самостоятельную функциональную нагрузку. На межзловых стадиях развития мы наблюдали различия в уровне вариабельности эмбриогенеза между районами с разным характером антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: критические периоды развития, изменчивость, *Rana arvalis*.

Исторически термин и понятие “критический период” зародились на рубеже XIX и XX веков в экспериментально-эмбриологических работах по изучению влияния повреждающих факторов окружающей среды на развитие. Эта проблема получила широкое развитие благодаря работам А. Вейсмана. Экспериментируя на личинках и куколках бабочки *Chrysonotus phlaes*, Вейсман (Weismann, 1894) показал, что длительные температурные воздействия, отклоняющиеся от физиологического оптимума, приводят к изменению ряда признаков у взрослых особей. В исследованиях Штандфуса на насекомых был выяснен интересный факт, а именно: “В проведенных экспериментах выявляются строго определенные фазы развития, являющиеся чрезвычайно реакционноспособными по отношению к применяемым факторам” (Standfuss, 1896, с. 324, цит. по Пучков, 1978).

Термин “критические периоды” в 1897 году ввел ботаник П.И. Броунов. Он говорил о периодах наибольшей чувствительности семян злаков, всходов картофеля и иных растений, отмечая, что в эмбрио-

нальном и постэмбриональном развитии происходит смена периодов, во время которых организм стоек к различным воздействиям, на периоды, когда он чувствителен, в равной степени, к действию различных агентов. Работами С.Р. Стоккарда (Stockard, 1907, 1921) и С. Келликота (Kellicot, 1916), проведенными на эмбрионах *Fundulus heteroclitis*, было положено начало серии исследований, так называемых критических периодов в ходе развития эмбрионов позвоночных. Стоккард (Stockard, 1921) “критическими периодами” называл периоды, когда происходит нарушение темпов развития отдельных закладок органов у эмбрионов. Эти представления получили дальнейшее развитие в работах Р. Гольдшмита (Goldschmidt, 1938), создавшего представление о координированной системе скоростей в перемещении клеточного материала, которая особенно легко нарушается в период закладки органов.

Классическими работами по изучению критических периодов развития признаны труды П.Г. Светлова (1960, 1978). Он писал: “Главным признаком, характеризующим критические периоды развития, является высокая чувствительность клеток зародышей к действию внешних агентов, обусловленная пониженной регулятивной деятельностью в эти периоды” (цит. по Светлов, 1960, с. 281). Эмбриологи-

¹ Предлагаемая статья является первой частью серии статей. Часть 2 будет посвящена изучению критических периодов в эмбриогенезе остромордой лягушки на основе анализа размеров головных структур, а часть 3 – на основе пропорциональных характеристик.

ческий смысл критических периодов заключается в том, что в это время происходит детерминация процессов развития до конечного состояния, достигаемого теми или иными единицами развивающейся системы к концу данного этапа онтогенеза. Внешние факторы, к которым особенно велика чувствительность в эти периоды, могут ускорять, замедлять или совсем приостанавливать развитие (Токин, 1987). Принято считать, что у низших позвоночных одним из таких критических периодов является стадия гастрюлы, а у млекопитающих — стадия бластоцисты, в период ее имплантации в стенку матки (Светлов, 1978). Однако выявление этих периодов проводилось на основе оценки увеличения числа проявляющихся в фенотипе нарушений морфогенеза в ответ на воздействие факторов окружающей среды. Иной подход был применен Дорфманом и Черданцевым, в работах которых был введен термин “узловые стадии развития” (Дорфман, Черданцев, 1977). И хотя, по мнению авторов, “они (т.е. узловые стадии) должны соответствовать так называемым “критическим периодам развития” (с. 167), их выделение основано на оценке варибельности нормального развития зародышей.

Проведенные ранее исследования по изучению влияния антропогенного загрязнения нерестовых водоемов на эмбриогенез бесхвостых амфибий показали, что при анализе морфометрии развития зародышей можно выявить стадии, для которых значения коэффициентов вариации оказываются близкими для разных кладок (Северцова, 2002). Это соответствует понятию “узловые стадии развития”, т.е. стадии, где происходит “сглаживание индивидуальных вариаций морфологии и зародыш приобретает более или менее стандартное строение...” (Дорфман, Черданцев, 1977, с. 167). Тем не менее, выделение критических периодов или узловых стадий на постгастрюляционных этапах развития не проводилось.

Задачей данного исследования было выявление критических периодов (или узловых стадий) в развитии остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.) с использованием метода оценки варибельности морфогенеза. Кроме того, нас интересовал вопрос о влиянии такого эволюционно нового фактора окружающей среды, как антропогенное загрязнение нерестовых водоемов, на характер динамики изменчивости эмбриогенеза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на эмбрионах остромордой лягушки *Rana arvalis* Nills., собранных на нулевой стадии развития из водоемов двух районов города Москвы и подмосковного водоема. В районе Южное Бутово из водоема, расположенного на окраине Битцевского парка, примерно в полукилometре от внешнего кольца МКАД, были взяты пробы от 6 кладок. Водоем представляет собой глубо-

кую яму, заполняемую талой водой и содержащую большое количество бытового и промышленного мусора (полиэтиленовые пакеты, автомобильные покрышки и т.п.). Второй водоем располагался в районе Востряково, в 200 метрах от внутреннего кольца МКАД, рядом с бензозаправкой. Этот водоем является постоянным, пополняемым как за счет талой воды, так и за счет воды, поступающей из соседних, более крупных прудов. Из него были собраны пробы от 6 кладок. Третий водоем, из которого осуществлялся сбор проб икры остромордой лягушки от пяти кладок, расположен в 50 км к западу от Москвы, на территории Звенигородской биологической станции МГУ, рядом с деревней Луцино. Этот водоем представляет собой зарастающее болото с достаточно кислой водой (рН 5.2).

Пробы икры, объемом около 100 икринок от каждой кладки, переносились в лабораторию и помещались в кристаллизаторы с водой из нативных водоемов. Температура воды поддерживалась в пределах 15–19°C. Стадии развития определялись согласно таблицам Дабагян и Слепцовой (1975), разработанным для травяной лягушки, но часто применимым и для развития остромордой лягушки. Каждые 3–4 часа по 10–15 зародышей, развивающихся в кристаллизаторах, фотографировали при помощи фотокамеры, установленной на бинокуляре фирмы Zeisse. На стадиях от 33–34-й до 39-й головастиков фиксировали каждые 3–4 ч по 10–15 штук. По достижении 39-й стадии эксперимент прекращали и фотографировали фиксированных зародышей.

На основе полученных фотографий, с помощью программы Axio Vision (Zeisse) проводились промеры зародышей по следующим признакам (рис. 1). У зародышей до стадии поздней нейрулы измерялся апико-базальный диаметр икринки ($D1$), что позволяло сопоставить эти промеры с промерами общей длины зародыша (Lo), полученными для более поздних стадий. На стадиях, начиная со стадии хвостовой почки, помимо Lo , отдельно измерялась длина тела зародыша (Lb), от наиболее выступающей части головы до анального отверстия; длина хвостовой пластины (Lx), от анального отверстия до конца хвостовой пластины; и ширина хвостовой пластины (Wx), по наиболее широкой части середины хвостовой пластины.

Полученные данные обрабатывались при помощи программ Excel и Statistica 6.0. Рассчитывался коэффициент вариации для каждой стадии каждой кладки. На основе однофакторного дисперсионного анализа вычислялся коэффициент внутриклассовой корреляции по Фишеру (η^2 (%)), с помощью которого определялась доля (в %) внутрикладочной и межкладочной изменчивости.

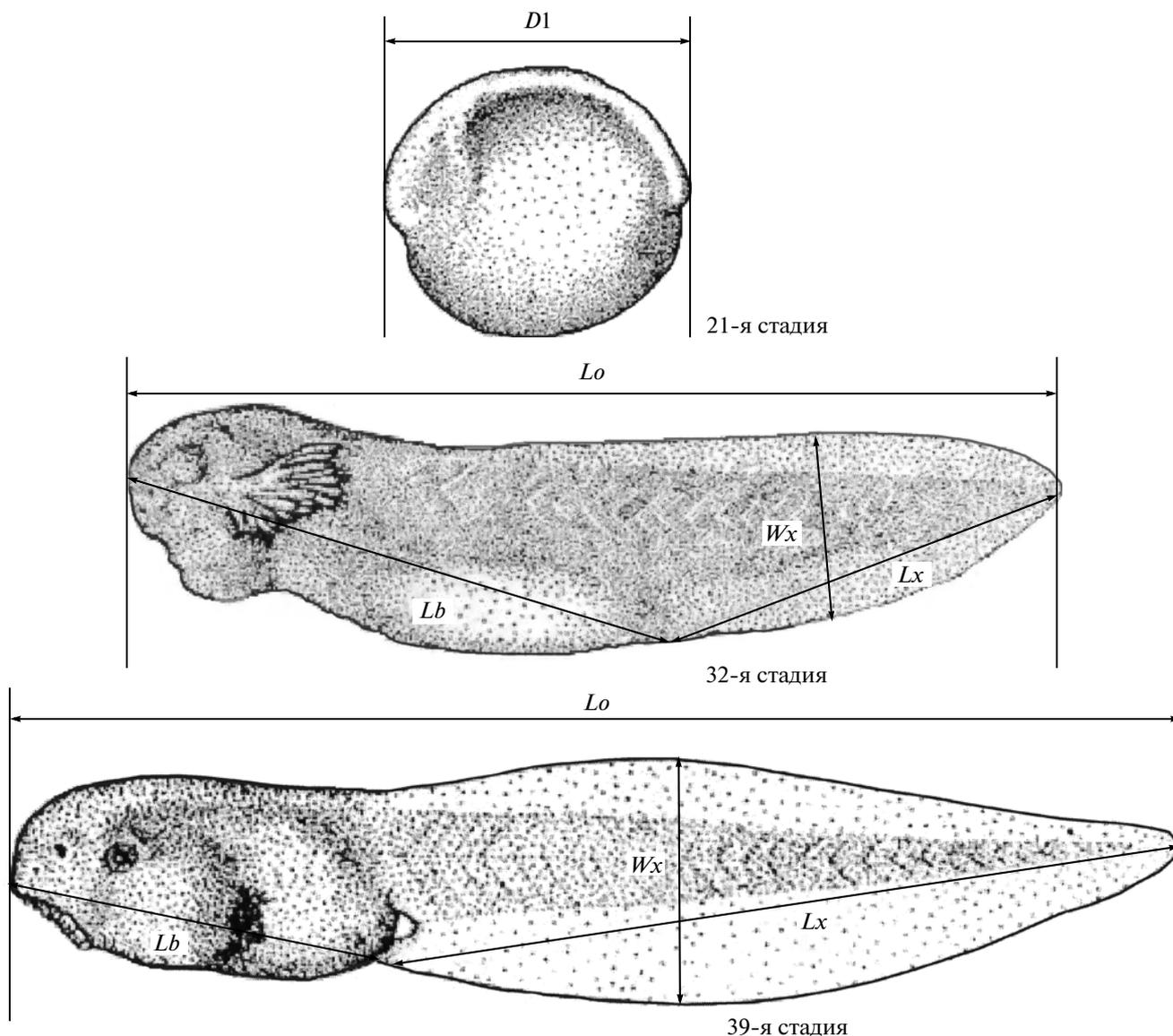


Рис. 1. Морфометрические признаки на примере трех стадий развития остромордой лягушки (*Rana arvalis*). Обозначения признаков см. в тексте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе экспериментальной работы нами регистрировались случаи возникновения аномалий развития и гибели зародышей (рис. 2). Две кладки из районов Луцино (№ 5) и Бутово (№ 6) погибли полностью на стадиях поздней гастролы (16–19-й стадии развития). Поскольку аномалии, которые мы фиксировали, в природных условиях не совместимы с жизнью, мы объединили имеющиеся данные в единый показатель “смертность”. Наиболее высокий показатель такой “смертности” наблюдался в кладках из района Бутово. Так, пик “смертности” наблюдался на стадиях 32–33 в четырех кладках и составлял от 2 до 30%. В дальнейшем развитии “смертность” не велика, менее 2%, и только к

39-й стадии развития присутствовала в трех кладках и составляла от 2 до 5%. Среди зародышей из района Луцино “смертность” наблюдалась в меньшей степени, но, как и для зародышей из района Бутово, проявлялась в определенные периоды развития. Так, в кладках № 1 и № 4 смертность на 17-й стадии развития составляла около 9–19%, а кладка № 5 в течение двух следующих стадий погибла полностью. Вторым периодом, когда наблюдается “смертность” в кладках, — это вылупление зародышей из оболочек, с максимальным значением на 30-й стадии развития — 26.67%. На 38-й стадии развития в кладке № 1 наблюдается новый пик “смертности”, который составляет всего 9%. В кладках из района Востряково доля погибших и аномальных зароды-

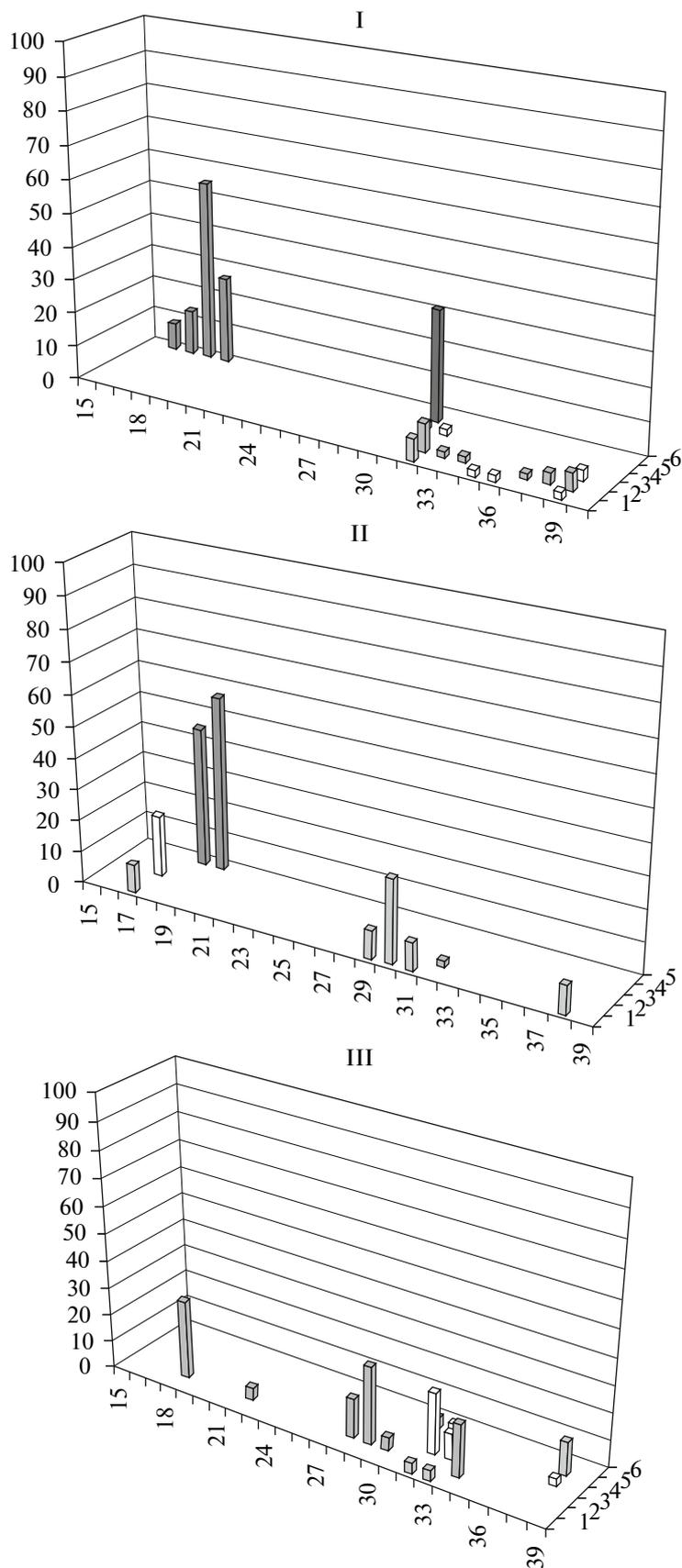


Рис. 2. Постатийная смертность зародышей в кладках остромордой лягушки из района Бутово (I), района Луцино (II) и района Востряково (III). По оси X – номер стадии, по оси Y – доля погибших зародышей (в %), по оси Z – номера кладок.

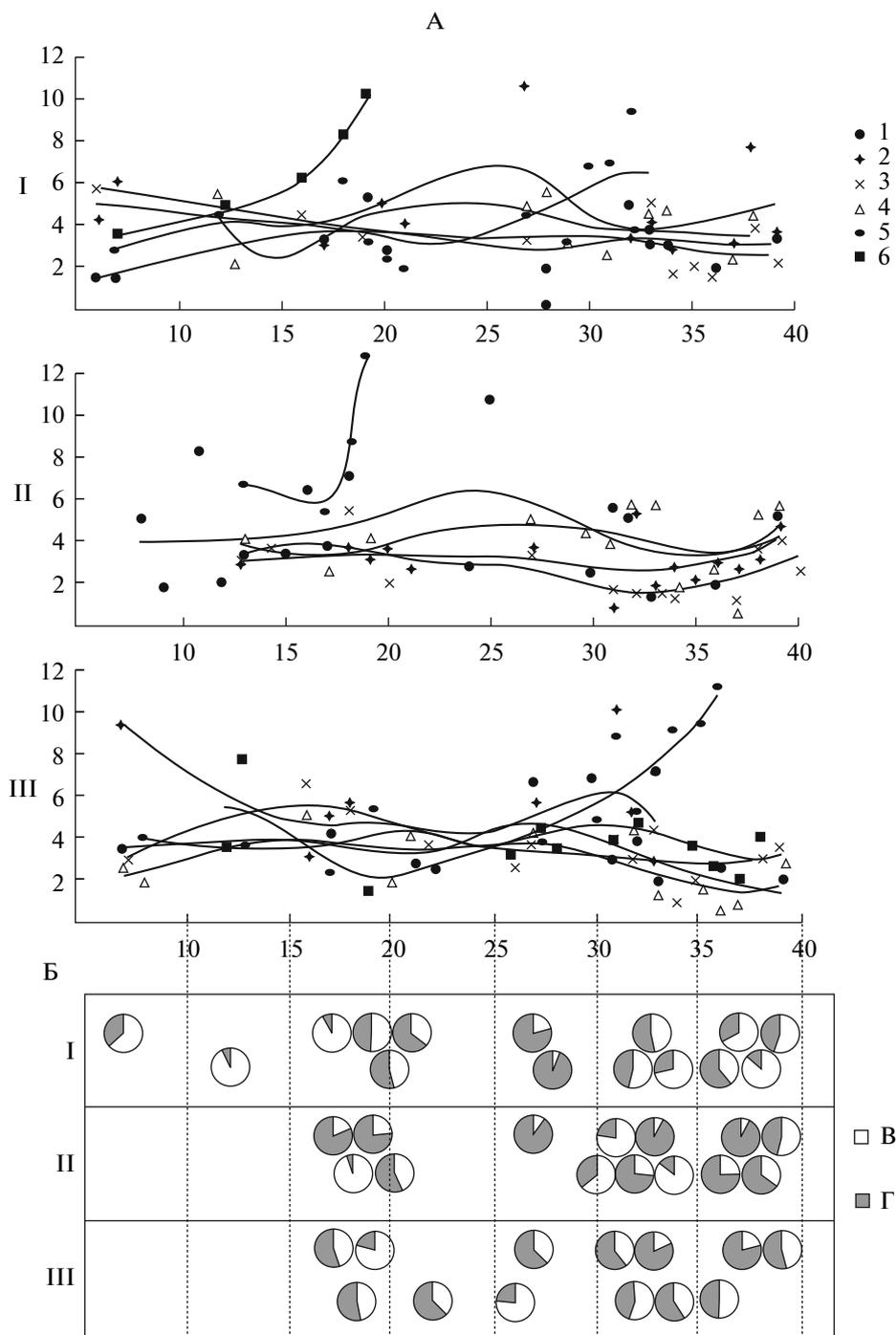


Рис. 3. А – динамика значений коэффициентов вариации (C_v) признака общая длина зародыша (L_o) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X – номера стадий, по оси Y – значения C_v .

Б – постадийная динамика значений коэффициента внутриклассовой корреляции по Фишеру признака общая длина зародыша (L_o) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X – номера стадий. В – доля внутрикладочной изменчивости, Г – доля межкладочной изменчивости.

шей выше, чем из района Луцино, но существенно меньше, чем из района Бутово. На 18-й и с 28-й по 29-й стадию развития в кладке № 2 погибает по 29% эмбрионов, а на стадии 34 – еще 19%. Интересно отметить, что в остальных кладках наблюдается

смертность на 32–33-й стадиях развития, при этом “смертность” невысока и составляет от 4 до 23%. Еще меньший уровень “смертности” наблюдается в двух кладках на 39-й стадии развития и составляет от 2 до 12%.

Анализ динамики изменения значений коэффициентов вариации признака “общая длина зародыша” (L_0) показывает, что имеются два критических периода в развитии эмбрионов из района Бутово, на которых уровень изменчивости этого признака принимает определенные значения (рис. 3А-I). До и после этого этапа значения коэффициентов вариации (C_v) могут быть как выше, так и ниже. Первым критическим периодом является стадия поздней гаструлы (19–20-я стадия развития). Значения C_v для зародышей этой стадии в разных кладках колеблются от 2.7 для кладки № 1 до 5.1 для кладки № 5 (в среднем 3.8). Только для кладки № 6 к 20-й стадии развития значения C_v значительно возрастают до значений около 10.2, и кладка погибает. Второй стадией, значения C_v для которой для всех кладок должны быть примерно одинаковыми, является стадия вылупления (32–33-я стадия). Изменчивость зародышей на этой стадии в разных кладках также колеблется вблизи 4, хотя в разных кладках она может варьировать от 3.1 до 4.9. Только в кладке № 5 значения C_v равно 9.66 на 32-й стадии. Дальше этой стадии кладка не развивалась. Расчеты коэффициентов внутриклассовой корреляции по Фишеру (η^2 (%)), проведенные на основе однофакторного дисперсионного анализа по фактору “кладка”, показали, что во время критического периода развития, т.е. на 19–20-й стадиях и на 32–33-й стадиях наблюдается примерно 50%-й вклад внутрикладочной в общую изменчивость (рис. 3Б-I). На стадиях до 19-й значения внутрикладочной изменчивости высоки, т.е. превышают 63% и доходят даже до 93%. В промежутке между 20-й и 31-й стадиями, наоборот, внутрикладочная изменчивость крайне мала и даже может составлять всего 5%. После “перехода” второго критического периода – 32–33-й стадий, доля внутригрупповой изменчивости снова возрастает до 70–80%.

В развитии зародышей из района Луцино также прослеживаются два критических периода (рис. 3А-II). На стадиях 18–20 среднее значение C_v составляет 4, хотя в разных кладках может колебаться от 3.23 для кладки № 2 до 5.52 для кладки № 3. Для зародышей кладки № 5 значение коэффициента вариации к 20-й стадии развития превышают 12-и кладка погибает. Видимо, эту стадию можно рассматривать, как критическую, поскольку только для этой стадии коэффициент внутриклассовой корреляции приобретает значение приблизительно равное 50% (рис. 3Б-II). Сближение пределов значений C_v наблюдается на стадиях развития после вылупления: к 36-й стадии развития. При этом, изменчивость оказывается низкой (от $C_v = 1.93$ до $C_v = 3.06$). Интересно отметить, что на стадии вылупления мы можем не наблюдать “сближения” кривых динамики коэффициентов вариации по причине общей невысокой изменчивости развития: к 32–33-й стадиям C_v принимает значение, близкое к 4. Отсутствие критических стадий также видно и

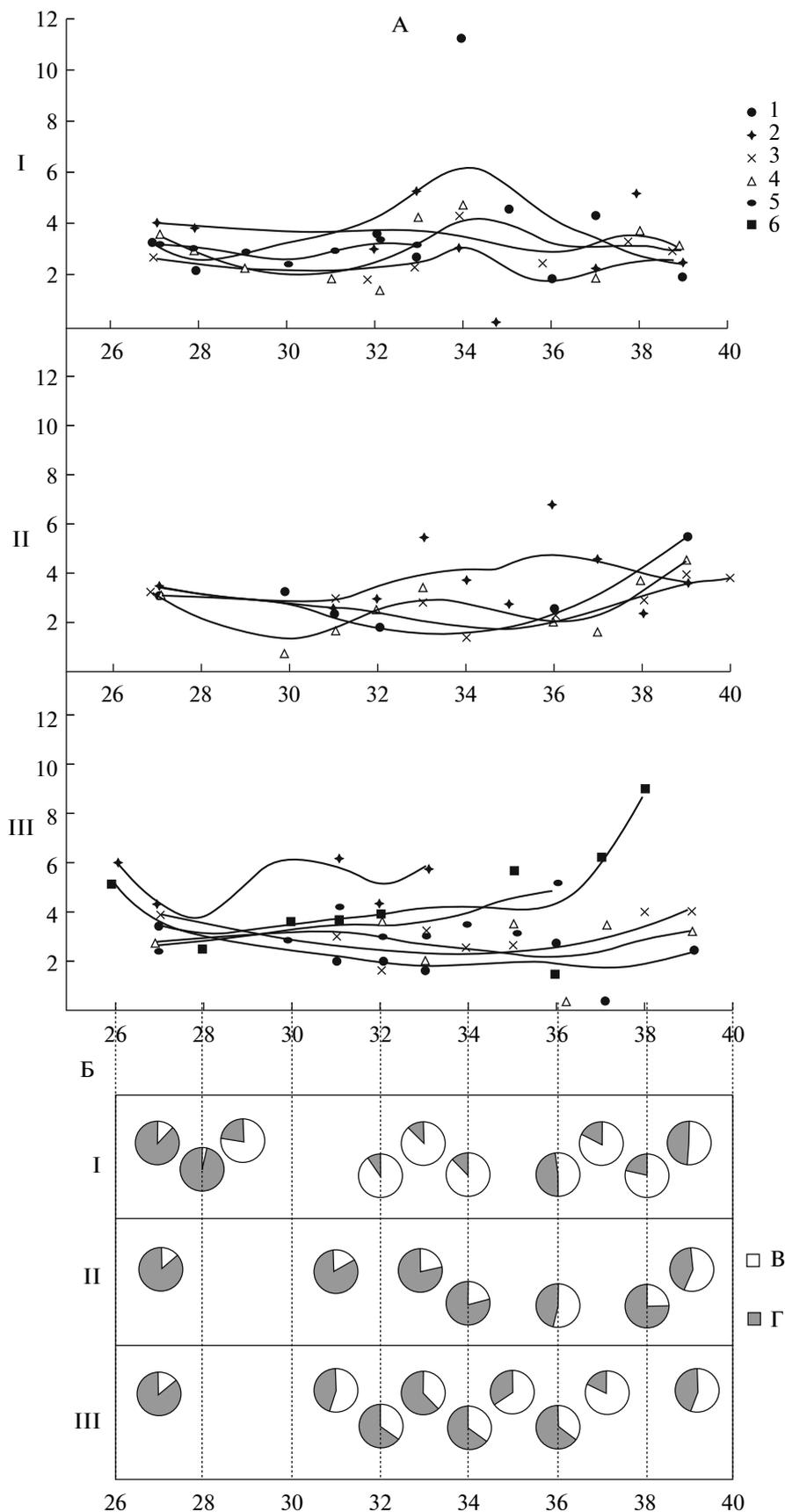
при анализе значений коэффициентов внутриклассовой корреляции, – на всех анализируемых стадиях наибольшую роль играет межкладочная изменчивость.

Высокая вариабельность развития зародышей из района Востряково связана с крайней индивидуализацией динамики изменчивости развития каждой кладки (рис. 3А-III). Так, кладки № 1, 3 и 4 характеризуются ровным развитием, с колебаниями значений C_v в районе 4 на протяжении всего периода наблюдений. Однако в кладке № 2 отмечен изначально высокий уровень изменчивости, который к 18–19-й стадии достигает значений 5.63 и остается примерно таким же до стадии, на которой анализ был прекращен. Обратная картина наблюдается для кладки № 5. Ровное развитие приблизительно до 26–27-й стадии сменяется резким увеличением изменчивости признака L_0 до значений коэффициента вариации 11.3 на 36-й стадии. Видимо, резкое увеличение изменчивости приводит к гибели данной кладки. Значения коэффициентов внутриклассовой корреляции Фишера указывают на два критических периода в развитии эмбрионов остромордой лягушки из района Востряково (рис. 3Б-III). Эти периоды соответствуют стадиям 17–18 и 32–36, что близко к критическим периодам в развитии эмбрионов из района Бутово.

Следует отметить, что для всех трех исследованных районов можно выделить еще одну критическую стадию в развитии – 39-ю стадию, на которой происходит формирование почки задней конечности. К сожалению, поскольку эксперимент был прекращен на этой стадии, не представляется возможным проследить продолжительность этого периода. Однако тот факт, что вне зависимости от условий и характера развития эмбрионов из разных районов исследования мы наблюдаем формирование вариабельности на уровне значения коэффициента вариации, близкого к 4, и примерно 50% вклад внутрикладочной изменчивости, говорит о важности, т.е. критичности, этого периода в эмбриогенезе остромордой лягушки.

Анализ признака “длина тела” (L_b) был проведен у зародышей начиная с 26–27-й стадий развития, когда у эмбрионов развивается хвостовая пластинка (рис. 4А-I). У зародышей из района Бутово вариабельность этого признака невелика. Только в период 32–36-й стадий наблюдается увеличение значений C_v , которое в дальнейшем снижается до уровня менее 4. Анализ значений коэффициентов внутриклассовой корреляции показывает, что на двух стадиях, 36-й и 39-й, значения этого коэффициента близки к 50% (рис. 4Б-I).

Значения коэффициентов вариации у зародышей из района Луцино также практически на всех анализируемых стадиях не превышают 4. При этом, не наблюдается ни на одной из анализируемых стадий схождения линий динамики C_v до какого-либо



определенного значения для всех кладок (рис. 4А-II). Тем не менее, изменения η приобретают значения, близкие к 50% на стадиях 36 и 39, как и у зародышей из района Бутово.

В районе Востряково также наблюдается уровень значений C_v ниже 4 практически на протяжении всего анализируемого периода (рис. 4А-III). Только для двух кладок, № 2 и № 6, значения C_v превышают значения 4, и эти кладки погибли до окончания эмбриогенеза, на 33-й и 36-й стадиях, соответственно. Значения коэффициентов внутриклассовой корреляции по Фишеру демонстрируют две стадии, на которых значения близки к 50%, — это 31-я и 39-я стадии.

Анализ динамики изменения значений коэффициентов вариации признака Lx у зародышей из района Бутово показывает, что вариабельность длины хвостовой пластины выше, чем для признаков Lo и Lb , и может достигать значений больше 20 (рис. 5А-hI). Столь высокая вариабельность, характерная для кладки № 5, видимо, и явилась причиной гибели этой кладки. Для остальных кладок динамика значений C_v имеет схождения к 32–33-й и к 36–37-й стадиям. Однако, в отличие от признаков “общая длина зародыша” и “длина тела”, вариабельность длины хвостовой пластины на стадии вылупления в среднем в два раза выше, и составляет около 8. К стадиям же расплытия с галлерт C_v в среднем близки к 4. Анализ коэффициентов внутриклассовой корреляции по Фишеру (рис. 5Б-I) показывает, что примерно 50% внутрикладочной изменчивости приходится на эти же стадии развития.

Развитие зародышей из Луцино имеет более четкую картину динамики изменчивости признака Lx . Высокая вариабельность на этапе формирования хвостовой пластины сменяется снижением значений C_v к 36-й стадии развития и, по завершении этого периода, для всех исследованных кладок принимает значения в диапазоне от 4 до 6 (рис. 5А-II). Значения коэффициентов внутриклассовой корреляции оказываются приблизительно равными 50% на стадиях 32 и 36 (рис. 5Б-II), хотя только с началом расплытия головастиков C_v в исследованных кладках, в среднем, близок 4. На стадии вылупления он выше и может достигать значений, близких к 9.

Очень схожую картину мы наблюдаем и для зародышей из района Востряково (рис. 5А-III). Только в кладке № 2 на стадии 33 значения коэффициентов вариации снижаются до 2-х, после чего кладка погибает. Для кладки № 5 наблюдается обратная картина — при анализе динамики значений C_v , для зародышей характерно постадийное увеличение значений коэффициентов вариации до значений, близких 18, и кладка погибает на 36-й стадии развития. В остальных кладках значения C_v колеблются от 6 до 8.

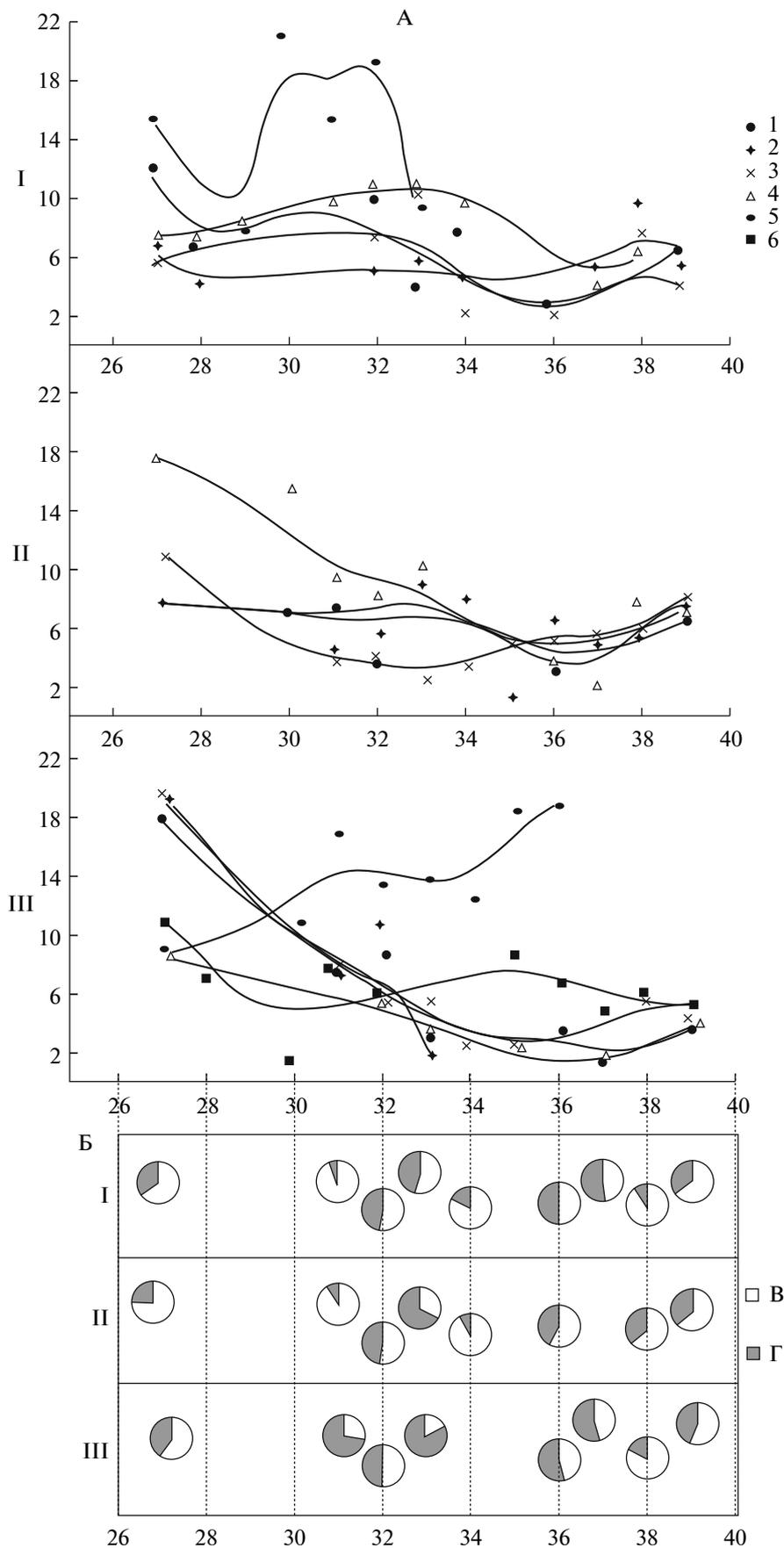
Измерение ширины хвостовой пластины (Wx) проводилось не во всех кладках одновременно с измерением ее длины — этим обусловлены неполные данные для этого признака. Тем не менее, на рис. 6А-I видно, что наиболее вариабельным оказывается процесс увеличения ширины хвостовой пластины у зародышей из района Бутово. Особенно высока изменчивость этого признака в период, когда зародыши вылупились и сидят на галлертах. На этих стадиях эмбриогенеза значения C_v могут быть около 10–17. С началом расплытия, с 34-й по 38-ю стадии развития, изменчивость ширины хвостовой пластины падает, а затем снова возрастает к моменту начала формирования почки задней конечности. Вычисление коэффициентов внутриклассовой корреляции для каждой стадии показало, что на стадиях 34 и 37 значения этого коэффициента примерно равны 50% (рис. 6Б-I).

Зародыши из разных кладок Луцино развиваются по единой схеме: высокая изменчивость на первых этапах формирования хвостовой пластины сменяется снижением вариабельности Wx к стадии расплытия и активной функциональной нагрузки (рис. 6А-II). Далее изменчивость этого признака снова возрастает с началом формирования почки задней конечности. Именно на стадиях, где значения коэффициентов вариации во всех кладках имеют меньшие значения, наблюдаются и 50% значения коэффициентов внутриклассовой корреляции (рис. 6Б-II). Это видно на стадиях 34 и 36, где в среднем значения C_v равны 5.5 и 4, соответственно.

Близкой к картине, характерной для Бутово, является динамика развития зародышей из района Востряково, с той лишь разницей, что вариабельность данного признака ниже (рис. 6А-III).

Рис. 4. А — динамика значений коэффициентов вариации (C_v) признака длина тела зародыша (Lb) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X — номера стадий, по оси Y — значения C_v .

Б — постадийная динамика значений коэффициента внутриклассовой корреляции по Фишеру признака длина тела зародыша (Lb) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X — номера стадий. В — доля внутрикладочной изменчивости, Г — доля межкладочной изменчивости.



Тем не менее, коэффициент η^2 (%) имеет значение, близкое к 50%, только на 34-й стадии. На 37-й стадии, где можно было бы так же ожидать сходное значение этого коэффициента, он равен 37% (рис. 6Б-III).

ОБСУЖДЕНИЕ

Постадийный анализ изменения значений коэффициентов вариации признаков, характеризующих линейные размеры зародыша остромордой лягушки, позволил выявить критические периоды в эмбриональном развитии этого вида. Продолжительность этих критических периодов может ограничиваться как несколькими последовательными стадиями, так и наблюдаться в пределах одной, выделяемой, согласно таблицам Дабаган и Слепцовой (1975), стадии. Во время этих периодов изменчивость линейных размеров развивающегося зародыша должна быть на определенном уровне. Между критическими периодами изменчивость может быть как выше, так и ниже значения, характерного для критического периода. Это наглядно видно при анализе изменения значений коэффициентов вариации в кладках, погибших во время эксперимента. У зародышей этих кладок, по всем анализируемым признакам, к критическому периоду развития значения S_v были выше или ниже критического значения, и кладки погибали целиком. Среди выживших кладок также наблюдалась смертность и возникновение аномалий, несовместимых с жизнью, именно в критический период развития, но доля таких зародышей была невысока и кладка развивалась дальше.

Наиболее ранней узловой стадией оказываются стадии завершения гастрюляции — начало нейруляции, т.е. с 18-й по 20-ю стадии развития. Именно в этот период наблюдается наибольшая смертность зародышей, а доля внутрикладочной изменчивости развивающихся приблизительно равна 50%, и значения S_v приблизительно равны 4. Интересно отметить, что в городских популяциях остромордой лягушки этот критический период несколько уже, чем в подмосковной популяции, развитие в которой проходит, в целом, менее вариабельно.

Дальнейший анализ линейных размеров развивающихся зародышей позволил выявить второй критический период в раннем эмбриогенезе, включающий стадии после вылупления личинок из оболочек, т.е. 32–33-ю стадии развития. Этот период оказывается критическим для формирования общей

длины зародыша и длины его хвостовой пластины. В то же время, критической для формирования ширины хвостовой пластины оказывается следующая стадия, стадия 34, на которой наблюдается переход головастика от прикрепленного к галлертам к свободноплавающему образу жизни. 36-я стадия развития оказывается критической для формирования признаков “длина туловища” и “длина хвостовой пластины”, но не для признака “общая длина зародыша”. Для всех этих признаков, по-видимому, критическим периодом оказывается и 39-я стадия развития, но для подтверждения этого факта необходимо провести исследования на еще более поздних стадиях развития.

Таким образом, в развитии остромордой лягушки можно выделить критические периоды, однако эти периоды оказываются критическими не только для развития всего зародыша в целом, но и для процесса формирования его отдельных структур. В ряде случаев эти периоды могут не совпадать. Связано это может быть с разной функциональной нагрузкой структур зародыша. Возможно, именно на эти стадии или даже периоды стоит обращать внимание при исследованиях возможных эволюционных преобразований, происходящих в процессе адаптивной эволюции к окружающей среде, в том числе, и к антропогенному загрязнению нерестовых водоемов.

Помимо критических периодов, есть и более продолжительные периоды развития, на которых мы наблюдаем широкий спектр значений коэффициентов вариации. В разных кладках эти значения могут существенно отличаться и быть как больше, так и меньше тех значений, которые приобретают S_v на критических стадиях. Следовательно, каждая кладка развивается по индивидуальному пути, что обеспечивает формирование общей изменчивости морфогенеза. Прежде всего, на уровень этой изменчивости и может оказывать влияние воздействие окружающей среды, в частности, загрязнение воды из нерестовых водоемов. На такое предположение наталкивает факт более вариабельного развития зародышей из городских популяций, по сравнению с подмосковной. Возможно, субвитальное воздействие окружающей среды на раннее развитие приводит к увеличению изменчивости формирующихся структур, которая должна отрегулироваться к критическому периоду. В случае, если такая регуляция по тем или иным причинам невозможна, — кладка погибает либо полностью, либо частично.

Рис. 5. А — динамика значений коэффициентов вариации (S_v) признака длина хвостовой пластины зародыша (L_x) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X — номера стадий, по оси Y — значения S_v .

Б — постадийная динамика значений коэффициента внутриклассовой корреляции по Фишеру признака длина хвостовой пластины зародыша (L_x) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X — номера стадий. **В** — доля внутрикладочной изменчивости, **Г** — доля межкладочной изменчивости.

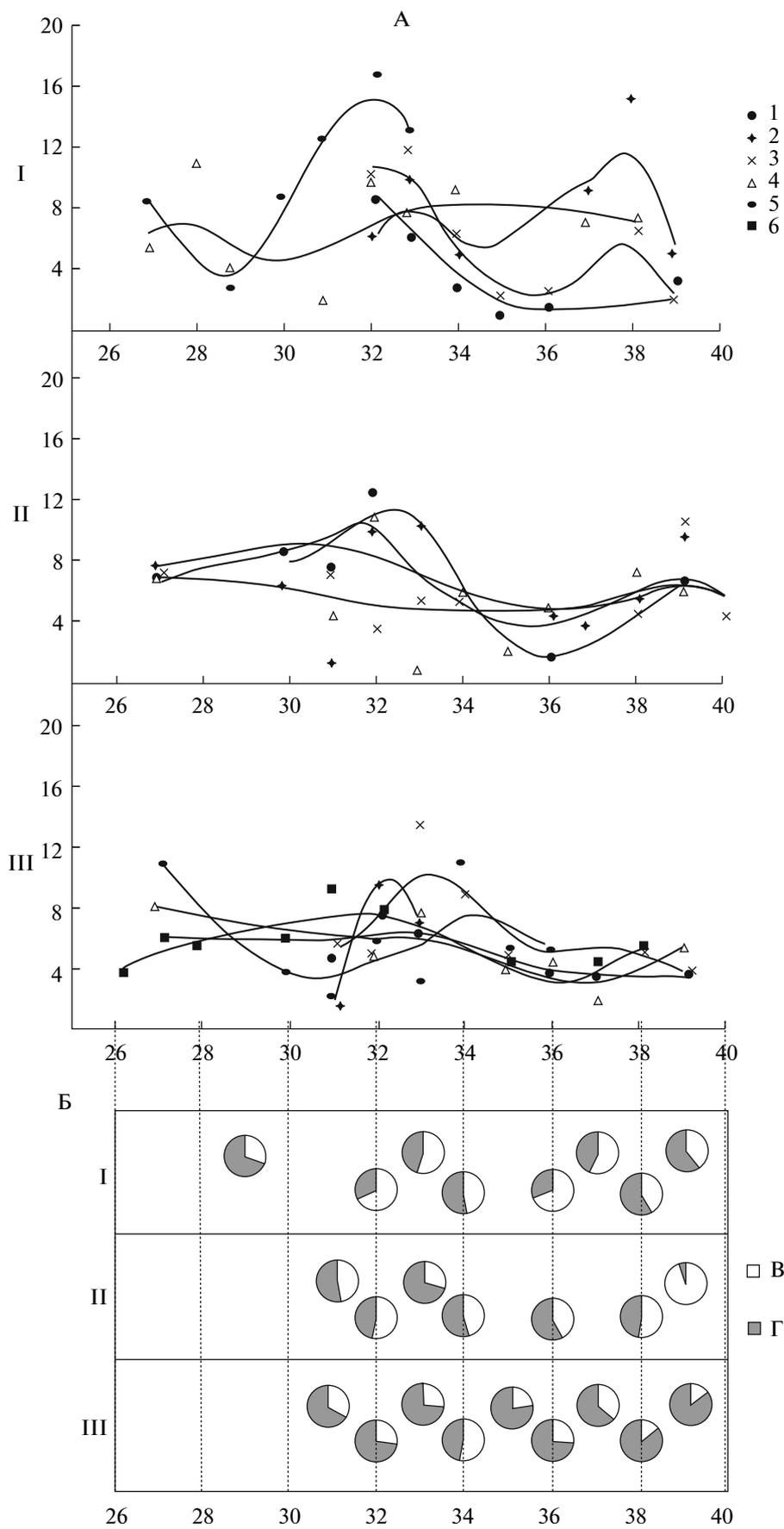


Рис. 6. А — динамика значений коэффициентов вариации (C_v) признака ширина хвостовой пластины зародыша (W_x) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X — номера стадий, по оси Y — значения C_v . Б — постадийная динамика значений коэффициента внутриклассовой корреляции по Фишеру признака ширина хвостовой пластины зародыша (W_x) из районов Бутово (I), Луцино (II) и Востряково (III). По оси X — номера стадий. В — доля внутрикласовой изменчивости, Г — доля межкласовой изменчивости.

При втором варианте возможны эволюционные преобразования эмбриогенеза.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-04-00664) и Российской государственной программой “Ведущие школы” (проект № НШ-4813.2010.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРА

- Броунов П.И. Метеорология как наука о вихревых движениях воздуха // Морской сборник. 1897. № 3.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- Дорфман Я.Г., Черданцев В.Г. Роль силы тяжести в раннем развитии // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, 1977. С. 140–173.
- Пучков В.Ф. Критические периоды роста, морфогенетический аппарат и эволюционный подход к их изучению с позиции телеономии // Арх. анат., гистол. и эмбриологии. 1978. № 75 (10). С. 20–29.
- Светлов П.Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // “Вопросы цитологии и обшей физиологии” / Под ред. Ю.И. Полянского. М.—Л., 1960. С. 263–285.
- Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978. Т. 1. Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях. 279 с. Т. 2. Внутренние и внешние факторы развития. 263 с.
- Северцова Е.А. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2002. 24 с.
- Токин Б.П. Общая эмбриология, М.: Высшая школа, 1987.
- Goldschmidt R., Physiological genetics. New York—London, McGrawHill Book Comp., 1938. 375 p.
- Kellicott C. Effect of low temperature on the development of fundulus // Amer. J. Anat. 1916. V. 20. P. 449.
- Stockard C.R. Observations on the natural history of *Polyodon spathula*. Am. Nat. 1907. V. 41. P. 753–766.
- Stockard C.R. Developmental rate and structural expression an experimental study of twins, double monsters and single deformities, and interaction among embryonic organs during their origin and development // Amer. J. anat. 1921. V. 28. № 2. P. 115–226.
- Weismann A. The effect of external influences upon development. London: Frowde, 1894.

Crucial Stages of Embryogenesis of *R. arvalis*: Part 1. Linear Measurements of Embryonic Structures

E. A. Severtsova and A. S. Severtsov

Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119899 Russia
E-mail: Severtsova@mail.ru

Abstract—Investigations of individual variability have allowed us to reveal the crucial (=nodal) stages in embryogenesis of the moor frog (*Rana arvalis* Nills.). These crucial stages are: the late gastrula stage (stages 18–20), the hatching stages (stages 32–33) and, apparently, early metamorphosis (stage 39). Moreover, we have found that each embryonic structure passes through its specific crucial stages. For example, stage 34 is crucial for the trait “tail width” but is internodal for all other embryonic traits. At this stage, larva passes from an attached to a free-swimming life style. We also found considerable differences between the different frog populations in the level of developmental variability. These differences were associated with internodal developmental stages.

Keywords: crucial stages of ontogenesis, variability, *Rana arvalis*