

УДК 597.828:591.471.32

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ СЕРОЙ ЖАБЫ *BUFO BUFO* (ANURA, BUFONIDAE). 1. СРОКИ РАЗВИТИЯ И ОТКЛОНЕНИЯ ВО ВНЕШНЕМ СТРОЕНИИ

© 2013 г. Е. Е. Коваленко*, Ю. И. Кружкова**

*С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

**Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
191186 С.-Петербург, набережная реки Мойки, д. 48

E-mail: kovalenko_i@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.12 г.

Окончательный вариант получен 27.12.12 г.

Проведен анализ параметров развития всех потомков одной пары производителей серой жабы, полученных за одно спаривание в лабораторных условиях (при сведении к минимуму естественной элиминации). Всего исследовано 1633 экз. Приведенные фактические данные показывают, что диапазон возможностей вида по основным параметрам развития намного шире, чем это показывают данные стандартных таблиц развития. Описаны “фоновые аномалии” внешнего строения (Коваленко, 2003) и даны их возможные частоты в условиях, максимально приближенных к оптимальным.

Ключевые слова: *Bufo bufo*, лабораторное выращивание, параметры развития, изменчивость.

DOI: 10.7868/S0475145013040046

Понятие “нормальное развитие” объекта в сознании биологов прочно связано с понятием “оптимальные условия” развития для конкретного вида. То есть предполагается, что существует относительно узкий диапазон условий, в которых данный вид способен дать норму развития, и, соответственно, норму дефинитивного строения. Параметры строения и темпов развития данного вида устанавливаются эмпирически по принципу “что демонстрирует большинство” особей, а параметры “оптимальных” условий — по принципу “в каких условиях мы наблюдаем” это большинство (дружное развитие, высокий % нормального строения и др.). Казалось бы, эта задача была уже неоднократно решена при лабораторном разведении, во всяком случае, на модельных объектах (Nieuwkoop, Faber, 1956; Gosner, 1960; Дабагян, Слепцова, 1975 и т.д.). Но важно, для каких целей проводились такие исследования, т.к. от этого зависели поставленные задачи, а, следовательно, и полученный результат.

Так для установления параметров типичного (наиболее вероятного) развития модельного объекта с высокой плодовитостью, достаточно взять небольшую выборку из числа потомков, произведенных одной парой. Например, для модельных

видов бесхвостых амфибий, обычно отличающихся высокой плодовитостью (до 1.5–2 тыс. потомков), это будет небольшая группа головастиков (100–300 особей). Достаточно, чтобы эта группа дружно проходила основные этапы развития — с показателями, которые демонстрировало бы большинство потомков (средние показатели). Такую группу легко отобрать на стадии вылупления из яиц, на стадии появления почки задней конечности и на других значимых для Anura вехах онтогенеза, в том числе, на стадии начала и завершения метаморфоза. Если задача состоит в выявлении только типичных параметров развития, то, естественно, единичные отклонения от них на каждом этапе просто отбрасываются. В результате анализу подвергается выборка, значительно меньшая, чем плодовитость данной пары производителей (в анализ берется только часть произведенных потомков, а из них — только те, что показывают “типичные” признаки строения и развития).

Конечно, таблицы нормального развития строятся на основании данных, полученных на потомстве не одной пары производителей данного вида. Однако, если выборка из потомства каждой пары составляется по тому же принципу, то и результат будет выглядеть одинаково — как наиболее вероят-

ная для вида схема развития, что, собственно, и отвечает первоначально поставленным задачам.

Однако нередко этой схеме начинают приписывать большее значение, чем она действительно значит (наиболее вероятный сценарий), а именно — ее воспринимают как нормальный сценарий в значении “правильный”. А от представления о “правильном” ходе онтогенеза до представления о “единственно правильном” — остается всего один шаг. Но и этим шагом часто пренебрегают, легко совмещая эти понятия (см. Коваленко, 2003). Это, казалось бы, очевидное заблуждение, приводит к целому ряду неизбежных, но ложных заключений.

Среди них главное — убеждение в том, что онтогенез конкретного вида строго предопределен, а все отклонения от него есть результат случайных помех развитию. В конечном итоге варианты индивидуальной изменчивости выглядят не только как случайный продукт развития, но как ошибочный (порочный) результат, которого в принципе быть не должно. А поскольку абсолютное число каждого такого варианта в *намеренно созданных небольших* выборках очень мало, то и значимость их для эволюции либо подвергается серьезному сомнению, либо вовсе не учитывается. Более того, каждый из них обычно априори рассматривается, как нежизнеспособный (или неконкурентоспособный) вариант (Балахонов, 1990; Корольков, Петленко, 1977).

Эти теоретические представления настолько укрепились в сознании, что им не мешают даже очевидные факты, с которыми постоянно сталкиваются исследователи. Хорошим примером являются так называемые “таблицы нормального развития” (см., например, Объекты биологии развития, 1975). В них каждая стадия характеризуется нормой морфологических и функциональных признаков, а также нормальными сроками развития. Создан эталон для сравнения, что очень удобно и им широко пользуются (судя по индексу цитирования). Но всякий, кто определял стадии развития у реальных объектов по этим таблицам, знает, что соответствие всех параметров установленному стандарту встречается крайне редко. Так, головастики одного вида, имеющие одинаковый личный возраст, могут демонстрировать очень разную степень развития и быть при этом одинаково жизнеспособными. Например, головастики, одновременно достигшие стадии “почки задней конечности”, могут показывать разную степень развития осевого скелета или других органов (Коваленко, 1985). Удивительно, но это не мешает устанавливать стадии развития объектов, поскольку исследователь интуитивно ориентируется на соответствие большинства признаков, игнорируя не

соответствие некоторых. Например, сроки развития головастика могут превышать установленную норму в несколько раз и, тем не менее, приводить к типичному строению и не нарушать функционирования (Коваленко, Данилевская, 1991) что позволяет определять их как нормальных. Одновременно, личинки, развивавшиеся примерно теми темпами, которые заданы в “таблицах”, могут иметь более или менее серьезные отклонения в строении, и даже пороки развития. При этом последние далеко не всегда приводят к летальному исходу (Коваленко, 2000а) и сразу возникает вопрос, считать ли их носителей нормальными, если они способны поддерживать целостность и функционирование, или выносить их за рамки нормы?

Целью данного исследования было: установить диапазон временных параметров развития, а также диапазон индивидуальной изменчивости признаков внешнего строения и признаков осевого скелета у всех потомков одной пары производителей, полученных от одного спаривания и выращенных в лаборатории в одинаковых условиях.

Для этого были поставлены следующие задачи:

- 1) использовать один из видов бесхвостых амфибий, отличающийся высокой плодовитостью и хорошо изученный на строение осевого скелета;
- 2) производителей взять из природной популяции в сезон размножения в стадии амplexуса;
- 3) получить максимально возможное число оплодотворенной икры от одной пары производителей (от одного спаривания);
- 4) вырастить всех полученных головастика в одинаковых условиях, рекомендованных для этого вида (в лаборатории), до стадии завершения метаморфоза; то есть снять все возможные факторы естественной в природе элиминации на личиночных стадиях развития;
- 5) провести анализ параметров развития группы (смертность, сроки вылупления, сроки начала и конца метаморфоза) и оценить их разброс;
- 6) провести анализ всех полученных потомков на внешнее строение и строение посткраниального скелета, в том числе и тех, что погибли во время развития;
- 7) при суммировании всех данных оценить развитие группы по критерию “развитие с эффектом нормы признаков” (Коваленко, 2003).

В качестве модельного объекта был выбран один из хорошо изученных видов бесхвостых амфибий — серая жаба *Bufo bufo* (сем. Bufonidae). Этот выбор был определен еще и тем, что ранее нами был проведен анализ разнообразия нормальных вариантов строения осевого скелета, встречаю-

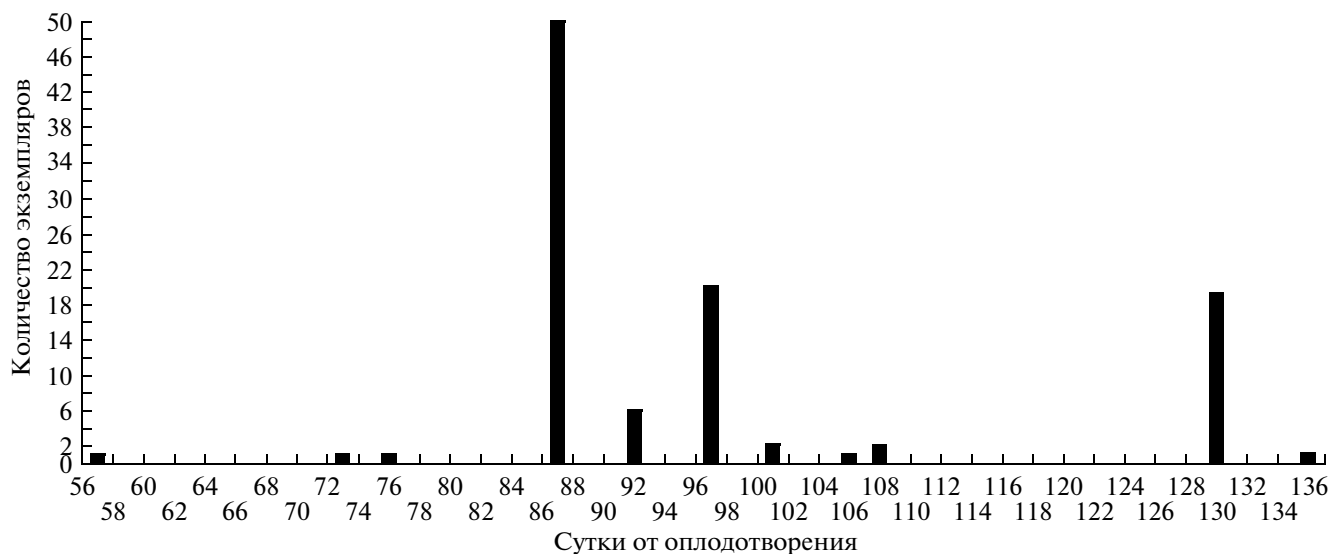


Рис. 1. Смертность личинок в серии лабораторного выращивания *Bufo bufo*.

шихся в этом семействе (Коваленко, Данилов, 2006а, б).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В разгар сезона размножения, 15 мая 1996 года, была взята пара производителей *Bufo bufo* из природной популяции в окрестностях г. Санкт-Петербурга (поселок Толмачево). Пара была изъята в состоянии амplexуса и примерно через 3 часа доставлена в лабораторию. В лаборатории она была помещена в аквариум с отстоянной водопроводной водой. За время перемещения производителей амplexус не был прерван. Примерно через 12 часов после доставки в лабораторию пара приступила к икрометанию.

После откладки яиц, икра была помещена в несколько емкостей с водой с учетом оптимальной плотности будущих личинок (см. Коваленко, Данилевская, 1991). Всего было организовано 5 кювет с разным объемом воды, в которых содержалось от 180 до 1142 личинок (в зависимости от объема воды). Условия для развития личинок создавались в лаборатории по стандартной методике, разработанной для травяной лягушки *Rana temporaria* (Дабагян, Слепцова, 1975).

Весь полученный материал (умершие до завершения метаморфоза и закончившие метаморфоз личинки) фиксировался в 4% формальдегиде. В дальнейшем из него изготавливались тотальные препараты, дифференцированно окрашенные на хрящ и кость, и просветленные в глицерине (Wassersug, 1976). Всего исследовано 1633 экземпляра.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Плодовитость, успех оплодотворения и смертность личинок в группе

Визуальный подсчет после икрометания показал, что пара серых жаб отложила примерно 2000 яиц. Такой показатель можно рассматривать как нормальный для данного вида (см. Дунаев, 1999).

Вылупление головастиков в разных кюветах началось практически одновременно и продолжалось в течение суток. Всего вылупилось 1900 личинок.

Зафиксировать смертность на самых ранних стадиях развития в больших группах личинок очень трудно (их тела очень быстро разлагаются, а также быстро утилизируются другими личинками). Но смертность на ранних стадиях развития можно примерно оценить по косвенным данным. Так, при наблюдении за развитием данной группы зафиксированы тела 1684 личинки (в том числе 104 экз., найденных мертвыми). Следовательно, около 120 инициированных к развитию особей (примерно 6%) погибли на самых ранних стадиях развития (вскоре после вылупления).

Тела погибших во время развития личинок мы начали регистрировать на 57 сутки развития (начиная от оплодотворения). Общая смертность до начала метаморфоза составила 166 экз. — 8.7% от общего числа вылупившихся личинок. Во время метаморфоза погибло 57 особей (3%). При этом максимальный показатель смертности в конкретный момент этого периода (50 экз., 2.6%) зарегистрирован на 87 сутки развития (рис. 1). На этих

стадиях онтогенеза бесхвостых амфибий нередко регистрируется повышенная смертность (Duellman, Trueb, 1986). Еще один пик смертности (19 экз., 1%) отмечен на 130 сутки развития. Он не показывает прямой связи со стадиями прохождения метаморфоза, а также не связан с какими-либо изменениями в условиях содержания личинок.

В целом показатель смертности за все время развития группы от вылупления до завершения метаморфоза составил 11.7% (223 экз.). Это очень низкий уровень смертности, что говорит о том, что условия развития группы не выходили из диапазона оптимальных для вида условий.

2. Характер развития группы и общие сроки развития

Одним из показателей нормального развития группы сибсов является то, что они дружно проходят определенные стадии онтогенеза. Известно, что в намеренно созданных экстремальных условиях в лаборатории (Коваленко, Данилевская, 1991), а также в экстремальных условиях в природе — например, в быстро пересыхающих временных водоемах, или в сильно затененных лесных водоемах и пр. (Коваленко, 1992), развитие головастики группы может носить принципиально другой характер. Сибсы распадаются на несколько групп, резко различающихся темпами онтогенеза, так что их окончательное развитие существенно различается и сроками, и результатами (Коваленко, 2000а). Но в данной серии не отмечено никаких признаков аномального характера развития группы. Это позволяет констатировать, что существенных отклонений в основных параметрах условий развития не было.

Известно, что личиночное развитие бесхвостых амфибий делят на два принципиально разных периода — до метаморфоза и сам метаморфоз. В период метаморфоза происходит переход от водной организации к наземной организации (Duellman, Trueb, 1986), независимо от того, какой образ жизни в дальнейшем будет вести дефинитивная особь. Смена личиночных черт строения на черты наземной стадии происходит в относительно короткий период, сопровождается принципиальными физиологическими перестройками организма и характеризуется повышенной смертностью (см. выше).

В данной лабораторной серии серой жабы минимальный срок развития до состояния наземной формы (постметаморфозная стадия) составил 66 суток, а максимальный — 162 суток. Поскольку вылупление личинок было дружным (в течение 1 суток), то следует констатировать, что общая

длительность развития личинок до конца метаморфоза в одинаковых условиях может различаться почти в 2.5.

Несмотря на то, что общие сроки развития группы существенно превышают предполагаемые “оптимальные” для этого вида сроки (50–65 дней), группа развивалась без существенных отклонений, как по общему характеру развития, так и по результатам окончательного строения (см. вторую часть данного сообщения).

3. Сроки метаморфоза

Самый ранний срок начала метаморфоза отмечен на 63 сутки (рис. 2; 9 личинок, 0.5%), самый поздний — на 153 сутки (3 личинки, 0.2%).

На диаграмме как будто бы видны два пика, когда начало метаморфоза отмечено сразу у относительно большого числа личинок: 1) на 77 сутки (169 экз., 8.89%); 2) на 97 сутки (142 экз., 7.47%). Однако, во-первых, временные границы пиков определить довольно трудно (особенно второго из них). А, во-вторых, объем обеих групп лишь относительно велик — он составляет весьма скромную долю от общего числа личинок приступавших к метаморфозу.

Остальные личинки (1322 экз., 69.58%) приступали к метаморфозу в разное время и разными по объему партиями (0.05–6.11%). В результате четко очертить временной интервал, который можно было бы считать нормой начала превращения для данного вида довольно трудно, если исходить из представления, что норма — это большинство. Во всяком случае, этот интервал намного больше, чем тот, который можно вычислить, наблюдая за развитием небольшой и специально отобранной выборки. Добавим, что хотя диаграмма (рис. 2) показывает в целом нормальное распределение, ее левая часть заметно растянута по оси времени. Это связано с тем, что партий, относительно рано приступающих к метаморфозу, значительно меньше, чем партий, поздно начинающих превращение. При этом, в последней трети общего срока развития группы, партии, одновременно начинающих метаморфоз личинок, становятся все меньше по объему.

Самый ранний срок завершения метаморфоза отмечен на 66 сутки (рис. 3; 5 экз., 0.26%), самый поздний — на 162 сутки (3 экз., 0.16%). Общая картина темпов завершения метаморфоза совпадает с таковой начала превращения. Отмечены два условных пика, когда метаморфоз завершает сразу относительно большое число личинок: 1) 78–80 сутки (210 экз., 11.05%); 2) 94–100 суток (423 экз., 22.26%).

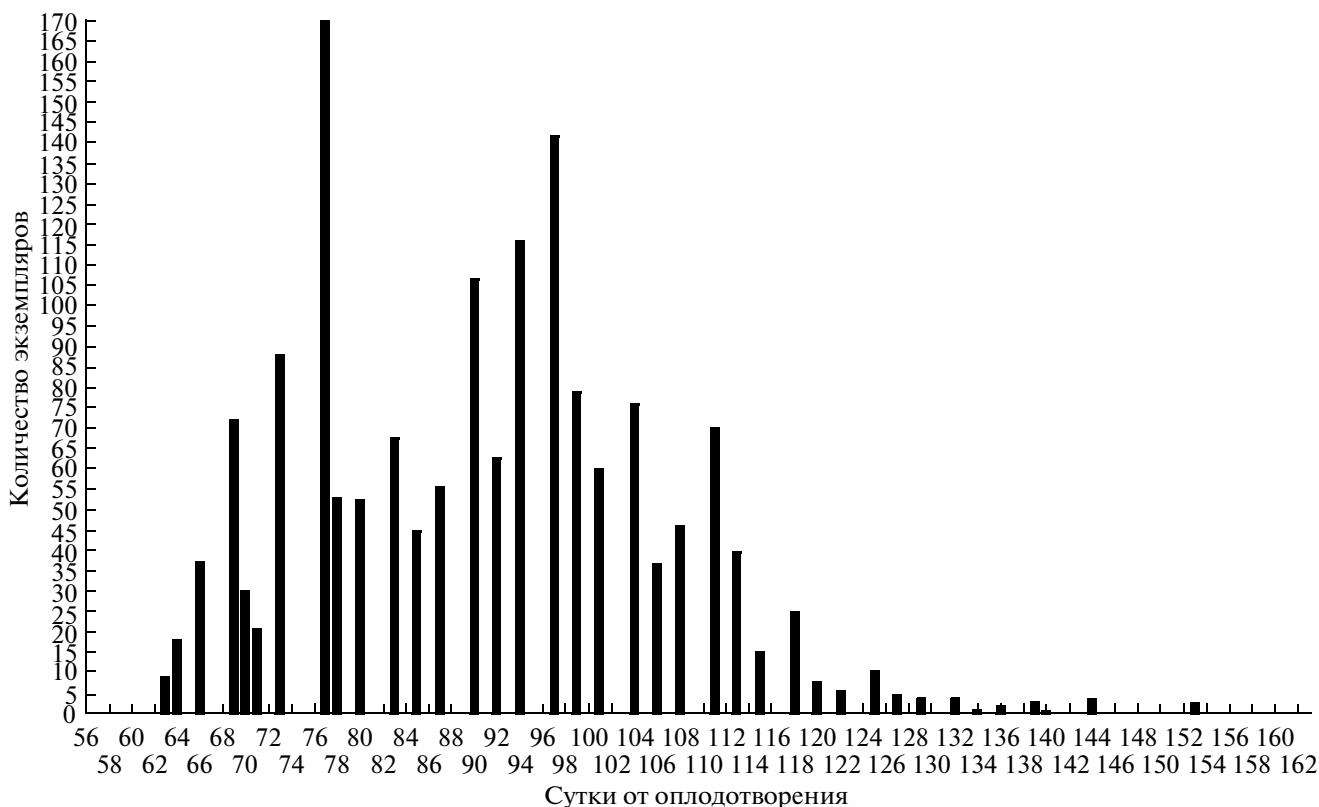


Рис. 2. Динамика начала метаморфоза в серии лабораторного выращивания *Bufo bufo*.

Остальные личинки (823 экз., 43.32%) заканчивали метаморфоз в разное время небольшими партиями (0.05–4%). Диаграмма завершения метаморфоза показывает такую же картину, как и диаграмма его начала (рис. 3): 1) партий, относительно рано заканчивающих метаморфоз, значительно меньше, чем партий, поздно завершающих превращение; 2) партии личинок, завершивших метаморфоз, по мере приближения к концу общего срока развития становятся все меньше по объему.

Темпы прохождения самих стадий метаморфоза разными партиями личинок были примерно одинаковыми (или несущественно различались). Иными словами длительность самого метаморфоза не показывает прямой связи со сроками его начала.

4. Результаты развития (строение)

Основным показателем развития считают его результаты, т.е. конечное строение особи. А именно: ее соответствие или несоответствие установленной норме строения. Но если речь идет о соответствии норме строения целой группы особей (тем более большей группы), то вопрос решается

не так легко, как могло бы показаться. Так, ранее (Коваленко, 2000а, б) было предложено различать фоновые и массовые аномалии, т.к. проявление их различается не только по частоте встречаемости, но и по ряду других показателей.

Фоновые аномалии – варианты состояния признака (признаков), отличные от нормы, но постоянно проявляющиеся на ее фоне, даже в оптимальных условиях развития. Частоты встречаемости каждого из них настолько малы по сравнению с нормой признака, что не требуется никаких специальных статистических методов для их определения (их частоты составляет единицы, а чаще десятые или даже сотые доли %).

Массовые аномалии – проявляются в результате резкого снижения частоты реализации нормы отдельных признаков (эффект “падения нормы”). При этом бывшая “норма” замещается не одним, а множеством вариантов каждого из признаков (Коваленко, 2003). Аномальные варианты признаков образуют между собой новые для вида комбинации и, в результате, число вариантов строения структуры резко возрастает (проявляется поливариантность).

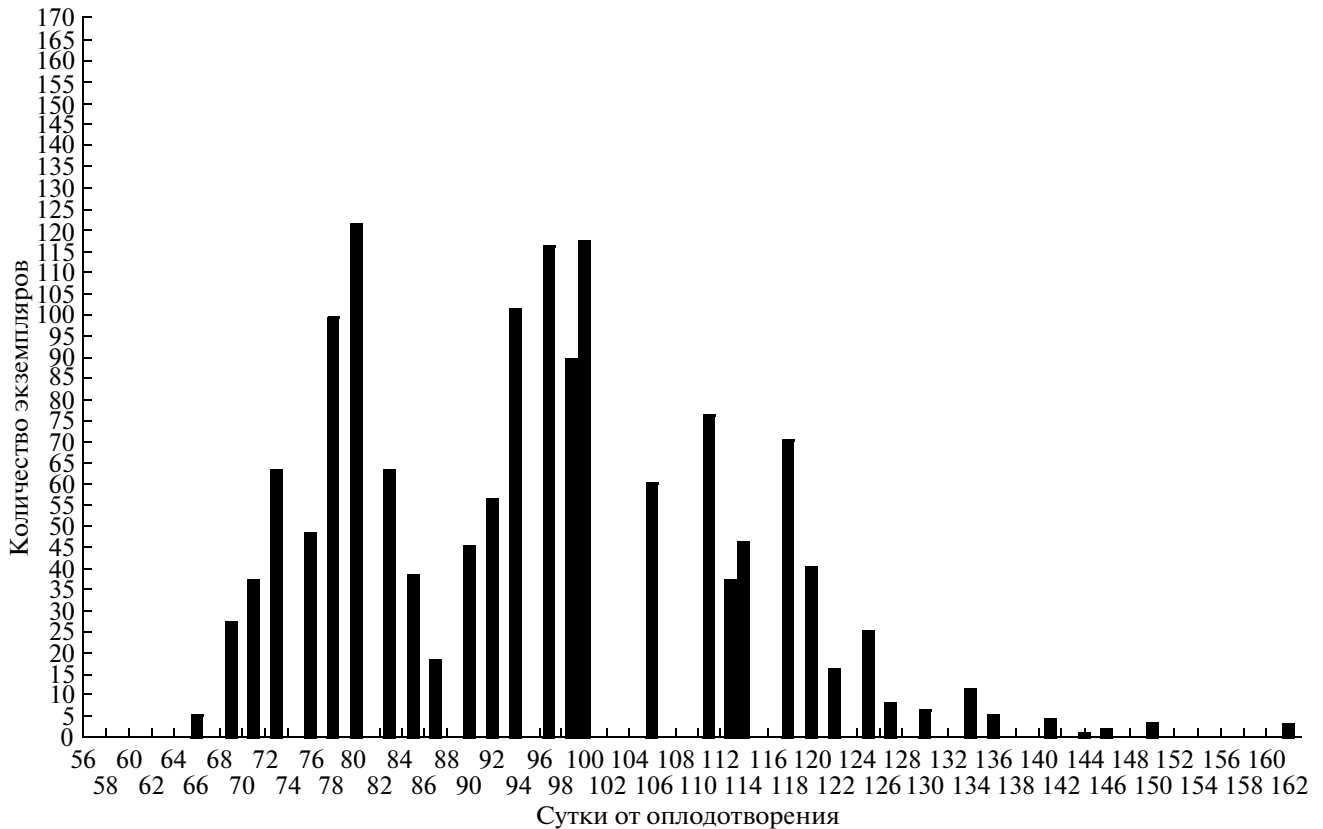


Рис. 3. Динамика окончания метаморфоза в серии лабораторного выращивания *Bufo bufo*.

В данной группе потомков серой жабы отмечены только фоновые аномалии (как внешнего, так и внутреннего строения). Иными словами, и по этому показателю развитие группы можно считать нормальным (соответствующим наиболее вероятному пути онтогенеза).

5. Аномалии внешнего строения¹

Отклонения от нормы во внешнем строении регистрировались по следующим показателям: наличие всех частей тела, самые общие пропорции тела в целом и его отдельных частей.

Строение близкое к норме показали 1616 особей (99%), соответственно, все особи с аномалиями внешнего строения составили всего 1%. Встречены следующие отклонения:

- а) аномалия развития головного отдела – 1 экз. (0.06%);
- б) явное нарушение строения парных конечностей – 8 экз. (0.49%);
- в) искривление и/или укорочение туловища – 8 экз. (0.49%).

¹ В данном разделе статьи доля аномальных особей высчитывается от общего числа исследованных экземпляров (1633 экз.).

Аномалия головного отдела выражалась в непропорциональном развитии черепа. Один глаз был переразвит, а второй – фактически отсутствовал. Переразвитый глаз занимал латеральное положение, в отличие от известных вариантов циклопии, при которой формируется одна глазница, расположенная в середине лицевой части (см. Балахонов, 1990). Обычно при циклопии отсутствует или существенно недоразвивается носовой отдел черепа. У данного экземпляра (коллекционный № 341) носовой отдел черепа развит, хотя общие пропорции черепа нарушены. Циклопия у разных позвоночных животных связана с существенным пороком развития головного мозга. Большинство циклопов нежизнеспособны и погибают на ранних стадиях развития. В нашем случае личинка вполне успешно прошла развитие до последних стадий метаморфоза и была прижизненно зафиксирована для дальнейшего исследования. Различные варианты одноглазия хорошо известны у самых разных позвоночных животных, хотя и являются одними из самых редких по частоте среди пороков развития.

Нарушение строения парных конечностей у бесхвостых амфибий часто описываются в литературе (см. обзоры Dubois, 1979; Коваленко, 2000б)

как в составе фоновой изменчивости, так и при массовом характере их проявления. Но при анализе данных из природных популяций, определить границу между этими явлениями по частоте встречаемости не так просто. И это понятно — трудно определить, каково общее число произведенных на свет потомков, а уж тем более, каково число потомков от каждой пары производителей (о методических трудностях см. у Коваленко, 2000б). По нашим данным, полученным в лабораторных условиях, при массовом проявлении аномалий конечностей и их поясов (без специальных воздействий на ход развития) доля аномальных особей может достигать 85–100% (Коваленко, Данилевская, 1991; Коваленко, Кружкова, 2000). В составе фоновой изменчивости аномалии конечностей (и их поясов) встречаются крайне редко и зарегистрировать их можно только в большой группе потомков, полученных от одной пары и доведенных до стадий метаморфоза (Kovalenko, Danilevskaya, 1994; Коваленко, 2000а). Согласно данным, ранее полученным при выращивании травяной лягушки (*Rana temporaria*, Kovalenko, Danilevskaya, 1994), шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*, Kovalenko, 1995), серой жабы (*Bufo bufo*, Kovalenko E., Kovalenko S., 1996) мы предполагали, что такие аномалии у бесхвостых амфибий должны составлять не более десятых, а, скорее всего, даже сотых долей процента. Данные по серой жабе подтвердили это предположение.

Аномалии конечностей (и их поясов), отмеченные в исследованной серии серой жабы, можно с полной уверенностью отнести к группе “фоновая изменчивость”. Всего отмечено 8 экз. (0.49%). Из них аномалии обеих задних конечностей описано у 5 экз., аномалия только передних конечностей — у 2 экз., аномалии и передних и задних конечностей — у 1 экз.

Искривление и/или укорочение туловища. Эта аномалия зарегистрирована у 8 экз. (0.49%).

Если речь идет об описании животного с ярко выраженной продольной осью двусторонней симметрии, то полагаем, что нет необходимости специально определять, что такое “искривление” его туловищного отдела. Отметим только, что изгибы тела могут быть ориентированы не только латерально, но и дорсо-вентрально. Несколько труднее дать ориентир для определения, что туловищный отдел “укорочен”, хотя такого рода диспропорция хорошо видна внешне.

Незначительное искривление тела, при котором длина туловищного отдела практически соответствует нормальным пропорциям, отмечено у 4 экз. (0.25%). Совпадение искривления и укорочения

туловищного отдела встречено у 3 экз. (0.18%). Все они демонстрируют синдром НС (нарушение сегментации) и синдром НА (нарастающей асимметрии в расположении зачатков позвонков) (Коваленко, 1983, 1992). Подробнее об этих аномалиях внутреннего строения будет рассказано во второй части данной статьи. Только у одной особи (0.06%) была отмечена диспропорция отделов тела (явное укорочение туловищного отдела), при котором не отмечено никаких существенных нарушений в строении осевого скелета.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно поставленным задачам (в частности, задаче № 7) можно с уверенностью констатировать, что развитие группы потомков одной пары производителей в лабораторных условиях прошло с “эффектом нормы признаков” (Коваленко, 2003). Это означает, что каждый из учтенных признаков внешнего и внутреннего строения продемонстрировал ярко выраженную норму (см. вторую часть данного сообщения). Основные показатели развития группы также подтверждают такое заключение. Это — успешность оплодотворения, низкая смертность на ранних этапах развития и в течение всего личиночного развития. А также то, что группа не распалась на несколько подгрупп, резко различающихся темпами онтогенеза, часть из которых показывала бы долгие остановки развития на одной из стадий, и явно ускоренные темпы на следующих этапах. Иными словами, группа не показывала тех признаков, которые свойственны развитию личинок бесхвостых амфибий, развивающихся в явно экстремальных условиях (Коваленко, 2000а).

Это дает нам право на этом примере обсуждать минимум два аспекта онтогенеза:

1) насколько канализирован этот процесс у конкретного вида в примерно одинаковых и постоянных лабораторных условиях;

2) и почему в гораздо более широком диапазоне условий в природных популяциях вид продолжает производить норму?

По первому пункту приведенные здесь данные, на наш взгляд, говорят вполне определенно. Диапазон возможностей вида по основным параметрам развития намного шире, чем это представляется по данным, вычисленным на основании наблюдения за развитием небольшой (репрезентативной) выборки. Об этом говорят и общие сроки развития (общая длительность развития личинок до конца метаморфоза в одинаковых условиях может различаться в 2.5–3 раза), и сроки достижения

определенных стадий развития (например, начала и конца метаморфоза).

Так, время достижения начала метаморфоза варьирует от 63 суток до 153 суток (от дня оплодотворения). То есть возможности достижения этой стадии различаются почти в 2.5 раза, не смотря на то, что в пределах этого интервала можно выделить два пика численности приступающих к метаморфозу (рис. 2). Но они охватывают меньшую часть группы. Большая часть личинок (1322 экз., 69.58%, см. выше) выпадает из этого правила. И более того, не демонстрирует никакого правила — они приступали к метаморфозу в разное время и разными по объему партиями (0.05–6.11%).

Общая картина завершения метаморфоза совпадает с таковой начала превращения. Срок завершения превращения варьирует от 66 суток до 162 суток (от дня оплодотворения). То есть длительность развития может различаться так же почти в 2.5 раза. И так же отмечены два пика численности — 210 экз. на 78–80 сутки и 423 экз. на 94–100 сутки. И точно также большая часть личинок (823 экз., 43.32%) заканчивали метаморфоз в разное время небольшими партиями (0.05–4%).

Это и есть фактические данные, подтверждающие тезис, выдвинутый выше — диапазон возможностей вида по основным параметрам развития намного шире, чем это показывают данные стандартных таблиц развития.

На второй вопрос, поставленный в начале Обсуждения дать ответ намного сложнее. Почему в гораздо более широком диапазоне условий в природных популяциях вид продолжает производить норму, если даже в оптимальных условиях он показывает такой диапазон возможностей? Приведенные здесь данные о частоте аномалий внешнего строения показывают, что частота вариантов индивидуальной изменчивости слишком мала, чтобы серьезно ограничивать потенцию вида для воспроизведения нормы.

Для ответа на этот вопрос нам не хватает данных об отклонениях во внутреннем строении. Может быть, именно они отсекают те варианты, которые выходят за рамки предполагаемого диапазона нормального развития? Анализ аномалий осевого скелета у данного вида дан во второй части статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балахонов А.В. Ошибки развития. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. 278 с.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. в сб.: Детлаф Т.А. (ред.). Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- Дунаев Е.А. Разнообразие земноводных (по материалам экспозиции Зоол. музея МГУ). Разнообразие животных. М.: Изд-во МГУ, 1999. С. 101–108.
- Коваленко Е.Е. Коррелятивные изменения в позвоночнике травяной лягушки *Rana temporaria* // Зоол. Журн. 1983. Т. 62. Вып. 4. С. 564–569.
- Коваленко Е.Е. Строение, развитие и изменчивость позвоночника травяной лягушки (*Rana temporaria* L.): Автореф. канд. дис. Л., 1985. С. 1–16.
- Коваленко Е.Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1992. 142 с.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий: Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб.: ЗАО “Познание”, 2000а. 117 с.
- Коваленко Е.Е. Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. 2000б. Т. 61. № 4. С. 412–427.
- Коваленко Е.Е. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. 2003. Вып. 2. С. 66–87.
- Коваленко Е.Е., Данилевская С.Э. Экспериментальное получение аномалий позвоночника у бесхвостых амфибий. 1. Развитие личинок. 2. Аномалии позвоночника // Вестн. Ленингр. ун-та. 1991. Вып. 2. № 1. С. 11–23.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г. Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 1. Фактическое разнообразие крестца у буфонид // Зоол. Журн. 2006а. Т. 85. № 4. С. 500–516.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г. Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 2. Анализ разнообразия методом спектров // Зоол. Журн. 2006б. Т. 85. № 6. С. 725–740.
- Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И. Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). 1. Феномен массовых аномалий // Вестн. СПбГУ. 2000. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 3–21.
- Корольков А.А., Петленко В.П. Философские проблемы теории нормы в биологии и медицине. М.: Медицина, 1977. 391 с.
- Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. 582 с.
- Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana “esculenta”* complex (Amphibia, Anura) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. H. 1. P. 59–87.
- Duellman W.E., Trueb L. Biology of amphibians. N.-Y.: McGraw-Hill, 1986. 670 p.
- Gosner K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. 1960. V. 16. P. 183–190.
- Kovalenko E.E. On some sacral anomalies in laboratorial common plattana *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae) // Rus. J. Herpetol. 1995. V. 2. № 2. P. 170–173.
- Kovalenko E.E., Danilevskaya S.E. On unique forms of anomalous sacral structure in tailless amphibians // Rus. J. Herpetol. 1994. V. 1. № 1. P. 30–36.

- Kovalenko E.E., Kovalenko Ju.I.* Certain pelvic and sacral anomalies in Anura // Russ. J. Herpetol. 1996. V. 3. № 2. P. 172–177.
- Nieuwkoop P.D., Faber J.* Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin). A systematical and chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1956. 243 p.
- Wassersug R.J.A.* Procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates // Stain Techn. 1976. V. 51. № 2. P. 131–134.

Individual Variation in the Development of the Common Toad, *Bufo bufo* (Anura, Bufonidae): 1. Timing of Development and Anomalies of External Structure

E. E. Kovalenko^a and Yu. I. Kruzhkova^b

^aSt. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

^bHerzen State Pedagogical University, nab. reki Moiki 48, St. Petersburg, 191186 Russia

e-mail: kovalenko_j@mail.ru

Abstract—Parameters of development have been analyzed in all offspring (1633 ind.) from the same spawn of one pair of common toads under conditions of laboratory rearing, with natural elimination being reduced to a minimum. The results show that the range of developmental options for the species is much wider than it follows from the standard tables of development. “Background anomalies” (Kovalenko, 2003) in the external structure of developing larvae are described and their probable frequencies under nearly optimal conditions are indicated.

Keywords: *Bufo bufo*, laboratory rearing, parameters of development, variation.