

УДК: (575.826+57.017.64):597.8

Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии скороспелости и тугорослості: определение на примере бесхвостых амфибий
Д.А.Шабанов, А.В.Коршунов, М.А.Кравченко, Е.В.Мелешко, А.В.Шабанова, Е.Е.Усова

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
d.a.shabanov@gmail.com

В работе предложены определения внутрипопуляционных онтогенетических стратегий, рассматриваемых в первую очередь на примере бесхвостых амфибий (*Bufo bufo* и представителей *Pelophylax esculentus* complex). Стратегия (в биологии) – иерархия приоритетов, проявляющихся в комплексе адаптаций организма (экологическая стратегия), его развитии (онтогенетическая стратегия) или поведении (стратегия поведения, этологическая стратегия). Внутрипопуляционная стратегия – один из дискретных или объединенных в континуум вариантов реализации видоспецифичной стратегии, встречающихся у представителей одной популяции. Скороспелость – внутрипопуляционная онтогенетическая стратегия, которая характеризуется относительно высокой скоростью роста, ранним созреванием, повышенным количеством потомков за каждый цикл размножения и относительно более короткой продолжительностью жизни. Тугорослость – внутрипопуляционная онтогенетическая стратегия, которая характеризуется относительно низкой скоростью роста, замедленным созреванием, уменьшенным количеством потомков за каждый цикл размножения и относительно большей продолжительностью жизни, следствием которой является увеличение количества циклов размножения, в которых может принимать участие особь.

Ключевые слова: стратегия, продолжительность жизни, плодовитость, онтогенез, скороспелость, тугорослость, *Bufo bufo*, *Pelophylax esculentus* complex.

Внутрішньопопуляційні онтогенетичні стратегії скоростиглості і тугорослості: визначення на прикладі безхвостих амфібій
Д.А.Шабанов, О.В.Коршунов, М.О.Кравченко, О.В.Мелешко, Г.В.Шабанова, О.Є.Усова

В роботі запропоновані визначення внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій, що розглядаються, у першу чергу, на прикладі безхвостих амфібій (*Bufo bufo* і представників *Pelophylax esculentus* complex). Стратегія (в біології) – ієрархія пріоритетів, що проявляються в комплексі адаптацій організму (екологічна стратегія), його розвитку (онтогенетична стратегія) або поведінки (етологічна стратегія). Внутрішньопопуляційна стратегія – один з дискретних або об'єднаних у континуум варіантів реалізації видоспецифічної стратегії, що зустрічається у представників однієї популяції. Скоростиглості – внутрішньопопуляційна онтогенетична стратегія, для якої характерними є відносно висока швидкість росту, рання зрілість, підвищена кількість потомків за кожен цикл розмноження і відносно коротша тривалість життя. Тугорослості – внутрішньопопуляційна онтогенетична стратегія, для якої характерними є низька швидкість росту, затримане досягнення зрілості, зменшена кількість потомків за кожний цикл розмноження і відносно триваліше життя, наслідком якого є збільшення кількості циклів розмноження, в яких може приймати участь особина.

Ключові слова: стратегія, тривалість життя, плодючість, онтогенез, скоростиглості, тугорослості, *Bufo bufo*, *Pelophylax esculentus* complex.

The intrapopulation developmental strategies of precocity and stuntedness: determination by the example of anurans
D.A.Shabanov, A.V.Korshunov, M.A.Kravchenko, E.V.Meleshko, A.V.Shabanova, E.E.Usova

A definition of intrapopulation developmental strategies discussed primarily by the example of anurans (*Bufo bufo* and representatives of *Pelophylax esculentus* complex) is proposed in this paper. Strategy (in biology) is the hierarchy of priorities that are manifested in the complex of organism adaptations (environmental strategy), in its development (developmental strategy) or behavior (behavioral strategy, ethological strategy). Intrapopulation strategy is one of the variants of realization of species-specific strategies (discrete or integrated into the continuum) found in representatives of the population. Precocity is intrapopulation developmental strategy, which is characterized by a relatively high rate of growth, early maturation, an increased number of offspring per

breeding cycle and the relatively short life span. Stuntedness is intrapopulation developmental strategy, which is characterized by a relatively low rate of growth, delayed puberty, reduced number of offspring per breeding cycle and a relatively longer life span, that results in increasing the number of cycles of reproduction in which the individual can participate.

Key words: *strategy, life span, fecundity, ontogeny, precocity, stuntedness, Bufo bufo, Pelophylax esculentus complex.*

Введение

На современном этапе развития биологии исследование онтогенетических стратегий проводится в первую очередь при сравнении различных видов. Само понятие стратегии остается достаточно расплывчатым; зачастую понятия «онтогенетическая стратегия», «стратегия развития», «стратегия жизни», «приспособительная стратегия», «экологическая стратегия», «эколого-ценотическая стратегия» и другие используются как полностью или частично заменяемые.

Данная статья посвящена выработке понятийной базы для описания внутривидового разнообразия по скорости роста, плодовитости и продолжительности жизни. Здесь будет коротко рассмотрена история формирования представлений об онтогенетических стратегиях и выработаны рабочие определения внутривидовых онтогенетических стратегий скороспелости и тугорослости.

Видовые экологические стратегии

Как указывают М.Б.Миркин и Л.Г.Наумова (2005), первые аналоги современных представлений об экологических стратегиях появились еще в XIX веке. Английский философ Герберт Спенсер в 1870 году указал, что для любого организма поддержание собственного существования и продолжение себя в потомках в значительной степени являются альтернативами. Пример, приводимый Спенсером (слоны и мыши), звучит вполне современно: и сейчас сравнение слонов и мышей является расхожей иллюстрацией r- и K-стратегий у млекопитающих. Говоря современным языком, повышение собственной выживаемости и увеличение количества потомков находятся в отношении трейдоффа – сильной отрицательной корреляции, антагонизма (Миркин, Наумова, 2005).

Кроме того, в 1884 году бельгийский ботаник Юлиус Мак-Лиод (J.MacLeod) описал «пролетариев» и «капиталистов» среди растений. «Пролетарии» зимуют на стадии семян, «капиталисты» формируют к зиме массивные запасующие органы: луковицы, клубни, корневища и т.д. (Нерму, Stieperaete, 1985).

Серьезное изучение экологических стратегий началось с опубликованной в 1967 г. работы выдающихся американских биологов: эколога Роберта Мак-Артура и мирмеколога-эволюциониста Эдварда Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967). В этой работе установлено существование двух видов отбора, приводящих к формированию двух различных экологических стратегий; эти типы отбора и стратегий названы r- и K- по аналогии с параметрами, фигурирующими в логистическом уравнении

П.Ферхюльста
$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$
, где N – численность популяции, r – репродуктивный потенциал, или

параметр Мальтуса, а K – емкость среды, или параметр Ферхюльста (Бобильев та ін., 2014). Как указывает Э.Пианка, сыгравший большую роль в развитии обсуждаемых представлений, этим стратегиям соответствуют два различных типа популяций (Пианка, 1981). В оппортунистических популяциях регулярно возникают условия, способствующие быстро размножающимся организмам. Такой тип отбора назван r-отбором. Поскольку репродуктивный потенциал в логистическом уравнении является переменной, для его обозначения используется строчная буква. В равновесных популяциях преимущество имеют высококонкурентоспособные особи. Этот тип отбора Мак-Артур и Уилсон назвали K-отбором. Поскольку емкость среды в логистическом уравнении является постоянной, для его обозначения используется заглавная буква.

Очевидно, что r/K-стратегии отражают отмеченный Спенсером антагонизм между поддержанием собственного существования (K-стратегия) и размножением (r-стратегия). Необходимо подчеркнуть, что пространство r/K-стратегий – это континуум, в котором никакой из видов не может быть абсолютным r- или K-стратегом. Сравнивая распределение видов в этом континууме, можно устанавливать лишь отношения «более-менее» (мышь является r-стратегом лишь по сравнению со слоном; по сравнению с кишечной палочкой она – ярко выраженный K-стратег).

Представления о r/K-стратегиях послужили основой концепции эволюции жизненного цикла (обзор – Бигон и др., 1989; Begon et al., 2006). В частности, в ней получили развитие представления о репродуктивной ценности особи, заложенные Рональдом Фишером (Fisher, 1930). Согласно этому подходу, на каждом этапе жизненного цикла репродуктивная ценность особи может быть представлена как сумма двух слагаемых: ее потомства на данном этапе и ее остаточной репродуктивной ценности, зависящей от ожидаемой вероятностной выживаемости и плодовитости особи (Бигон и др., 1989). Очевидно, что r-стратегии максимизируют ожидаемое количество своего потомства в короткой перспективе (в пределе – за единственный цикл размножения, наступающий как можно раньше), а K-стратегии максимизируют потомство в течение достаточно длительной жизни со множеством ожидаемых циклов размножения.

К сожалению, классики представлений о r/K-стратегиях не предложили терминологии для описания внутривидового разнообразия особей по приоритетности для них поддержания собственного существования или размножения. Поскольку описанные стратегии являются результатами соответствующего отбора, очевидно, что особи внутри популяции отличаются по соотношению указанных приоритетов. С нашей точки зрения это упущение (с учетом авторитета, завоеванного подходом Мак-Артура и Уилсона) привело к задержке в описании внутривидового разнообразия особей.

В отличие от двухполюсной классификации стратегий по Мак-Артуру и Уилсону, в ботанике широкое распространение получила трехполюсная классификация растений, независимо предложенная Л.Г.Раменским (1938) и Дж.Граймом (Grime, 1974). В ней принимается наличие трех полюсов. Тип C (от англ. *competitor* – конкурент) по Грайму, или виолент (от лат. *violens* – неистовый) по Раменскому, включает наиболее конкурентоспособные виды. Это виды-доминанты, определяющие облик большинства растительных сообществ. Тип S (от англ. *stress-tolerant* – устойчивый к стрессу) по Грайму, или пациент (от лат. *patiens* – терпеливый) по Раменскому, соответствует видам, населяющим местообитания, где практически отсутствует конкуренция. Успех таких видов связан с их способностью переживать неблагоприятные значения абиотических факторов среды. Наконец, тип R (от лат. *ruderalis* – сорный) по Грайму, или эксплерент (от лат. *explere* – заполняющий) по Раменскому, включает виды, приспособленные к быстрому захвату неиспользуемых ресурсов.

Очевидно, что тип R (эксплеренты) соответствует r-стратегам по Мак-Артуру и Уилсону, а типы C и S (виоленты и пациенты) являются двумя формами K-стратегов, которые отличаются по степени благоприятности условий в характерных для них местообитаниях.

Достоинством классификации Раменского-Грайма является то, что она допускает выделение смешанных вариантов, выделяя вторичные стратегии (SR, CR, CS, CRS), которые являются комбинациями первичных стратегий. В то же время и этой классификации присуще ограничение, проявляющееся в том, что ее применяют для анализа видовых стратегий (а также стратегий популяций одних и тех же видов в разных по характеру местообитаниях или частях ареала).

Следует упомянуть о предложении А.А.Протасова (2009), добавившего к стратегиям по Раменскому-Грайму еще одну. Тип E, экстремалы, по Протасову, населяет крайне неблагоприятные нарушенные местообитания. Отличие стратегии E от стратегии S связано с тем, что стратегия E реализуется в нарушенных местообитаниях, а ее отличие от стратегии R связано с тем, что она реализуется в крайне неблагоприятных условиях. Не оценивая удобство этого предложения для описания экологического разнообразия в антропогенно трансформированных биогеоценозах, укажем, что обсуждаемый подход касается исключительно видовых стратегий и не может быть использован для описания внутривидового разнообразия.

Определение понятия стратегии

Для дальнейшего обсуждения необходимо выработать рабочее определение понятия «стратегия» (от греч. *στρατηγία* – наука об успешном ведении войны), как в биологии, так и в его общем смысле. Поиск значений этого понятия по разнообразным словарям показывает, что в большинстве случаев оно используется в ином смысле, чем рассматриваемый в данной статье: как военное искусство, долгосрочная программа действий, план и т.д. Очевидно, что биологическая (экологическая) стратегия – это не жесткий алгоритм, и ее выбор не является результатом целеполагания. В биологических словарях определение этого термина встречается редко, если не

считать обсуждения понятия ЭСС, эволюционно стабильной стратегии, предложенного Дж.Мейнардом Смитом (Maynard Smith, Price, 1973).

Один из примеров биологического определения понятия стратегии таков: «Strategy [ECOL]. A group of related traits that evolved under the influence of natural selection and solve particular problems encountered by organisms» (Dictionary..., 2003, p.572). Это определение делает акцент на приспособительном характере стратегий, но не поясняет, чем именно они являются. Одно из немногих найденных нами определений данного понятия, которое отражает важные для нашего обсуждения характеристики, носит не биологический характер: «стратегия – набор правил для принятия решений...» (Стратегический..., 2005). Это определение подходит для осознанных действий человека и не соответствует биологическим стратегиям, в случае которых некому формулировать какие-либо правила. Поэтому мы предлагаем использовать следующий, наиболее общий подход: *стратегия – это отражающаяся в действиях иерархия приоритетов, которая может быть постоянной или зависимой от ситуации.*

Стратегии в человеческом поведении могут быть результатом рационального планирования или бессознательной интеграции предшествовавшего опыта. Биологические стратегии являются результатом предшествовавшего отбора. Приоритеты в биологических стратегиях – это, прежде всего, максимизация шансов особи на продолжение ее жизни на каком-то этапе ее онтогенеза или максимизация количества потомков, которых она оставит на этом этапе.

Стратегия (в биологии) – иерархия приоритетов, проявляющихся в комплексе адаптаций организма (экологическая стратегия), его развитии (онтогенетическая стратегия) или поведении (стратегия поведения, этологическая стратегия). Стратегия может быть жесткой (однозначно определенной, реализуемой в любых условиях) или гибкой (зависимой от среды и состояния организма).

Биологическая стратегия является эволюционно выработанным компромиссом между разнонаправленными векторами отбора (приоритетами). Почему организмы не могут быть быстрорастущими, высокопродуктивными и долгоживущими одновременно? Потому что эти приоритеты находятся в отношении трейдоффа. Таким образом, биологические стратегии являются частным случаем адаптивных компромиссов по А.П.Расницыну (2008).

Если компромиссные сочетания эволюционных приоритетов оказываются дискретными, различные стратегии оказываются хорошо отграниченными друг от друга (как у большинства раздельнополых организмов разграничены стратегии самца и самки). Если компромисс оказывается «плавающим», зависящим от многих изменчивых обстоятельств, формируется континуум возможных стратегий, оптимум на котором определяется конкретными условиями местообитания или состояния организма.

Стратегии Мак-Артура и Уилсона отражают приоритетность самосохранения или размножения, антагонизм которых был отмечен еще Спенсером. С нашей точки зрения, r/K-стратегии Мак-Артура и Уилсона являются одновременно аутоэкологическими и онтогенетическими. Стратегии Раменского-Грайма, с этой точки зрения, являются синэкологическими.

Эволюционно стабильные стратегии: видоспецифичные или внутривидовые?

Следует подчеркнуть, что известные нам определения понятия стратегии в биологии относятся только к видовым стратегиям. В ряде случаев, по нашему мнению, игнорирование внутривидовых стратегий приводит к ошибочным выводам. Например, это касается эволюционно стабильных стратегий (ЭСС). Их определение таково: «An ESS or evolutionarily stable strategy is a strategy such that, if all the members of a population adopt it, no mutant strategy can invade» (Maynard Smith, 1982). Очевидно, что в данном определении речь идет о видоспецифичной стратегии, принятой всеми особями в популяции. Принято считать (см., например, Марков, 2011), что концепция ЭСС является аналогом равновесия Джона Нэша в биологии, где стратегии «игроков» являются врожденными, а не выбранными сознательно. Равновесием Нэша является ситуация, в которой ни один из игроков не может изменить свою стратегию, не ухудшив свой результат, в том случае, если остальные игроки не будут менять их способ действий (Нэш, 1961). С точки зрения математической теории игр, которую разрабатывал Дж.Нэш, необязательно, чтобы разные игроки реализовывали одну и ту же стратегию. В отличие от этого, в определении ЭСС выдвигается условие, что эта стратегия должна быть принята большинством особей.

Чтобы доказать, что описанное различие является существенным, рассмотрим ситуацию, обсуждавшуюся самим Мейнардом Смитом (1981): конкуренцию внутри популяции между раздельнополыми организмами (для которых характерна т.н. «двойная цена самцов») и партеногенетическими самками или гермафродитами (у которых все особи непосредственно оставляют потомство). Эта ситуация рассматривается с точки зрения причин, почему в роли ЭСС (видоспецифичной стратегии) выступает раздельнополость.

Верно ли в данном случае рассматривать ЭСС как характеристику большинства особей в популяции? По нашему мнению, нет, и причина этого не только в том, что партеногенетические или гермафродитные особи «выпадают» из видоспецифичной стратегии. Рассматривая внутривидовые стратегии самцов и самок, можно убедиться, что существуют ситуации, в которых самцы воспроизводятся успешнее, чем гермафродиты. Именно с этим обстоятельством связаны битвы перекрестнооплодотворяющихся гермафродитов, в ходе которых каждый из партнеров стремится выступить только в мужской роли (Шабанов, 2009). Такие ситуации могут быть причиной неустойчивости стратегии гермафродитизма и распространения в популяции сначала мужской стратегии, а потом и женской. Общей видоспецифичной стратегии в случае такого сценария вообще не существует.

С другой стороны, вероятно, существуют ситуации, при анализе которых не имеет смысла рассматривать стратегии самцов или самок по отдельности и рационально считать их взаимосвязанными частями единой стратегии раздельнополости.

Сказанное означает существование определенной иерархии стратегий. Обсуждая биологические стратегии, необходимо явно указывать, о каком их уровне идет речь: видоспецифичном или внутривидовом.

Определение понятия внутривидовой стратегии

Как мы убедились, теоретические представления о внутривидовом разнообразии стратегий остаются практически не разработанными. В то же время, необходимость решения практических вопросов управления искусственными и естественными популяциями неизбежно должна была потребовать учета различий, наблюдаемых между особями.

Лучше всего интересующая нас проблема оказалась разработана в прикладной ихтиологии. Это связано как с практической важностью популяций рыб, так и с наличием у них эффективных регистрирующих структур (чешуй, отолитов), позволяющих определять возраст и динамику роста отдельных особей. Разделение особей в составе генерации на тех, кто характеризуется быстрым или медленным ростом, вошло в число классических методов ихтиологии (Никольский, 1965; Мина, Клевезаль, 1976). Так, ряд современных работ связан с тем, что вылов при эксплуатации популяций рыб (и представителей других групп) приводит к изменению характерных для них скоростей роста (Darimont et al., 2009); в то же время скоростью роста представителей практически важных видов можно управлять с помощью биоценологических связей (например, Persson et al., 2007).

Как указано выше, главными параметрами, определяющими тип стратегии, является количество потомства во время текущего цикла размножения и ожидаемая продолжительность жизни, влияющая на вероятное количество потомков во время последующих циклов. Скорость роста рыб тесно связана с этими параметрами. Плодовитость связана с размерами тела, и при этом «известно, что у рыб в ряде случаев особи одного возраста, различающиеся по темпу роста, различаются и по продолжительности жизни: быстро растущие живут меньше, чем медленно растущие» (Мина, Клевезаль, 1976, с.12).

Недавно полученным примером такой связи может быть феномен, зарегистрированный в работе Д.Н.Куцина: «приспособительная реакция азовской популяции тарани на высокую смертность ведет к формированию быстрорастущей раннесозревающей формы с укороченным жизненным циклом» (Куцин, 2013, с.46).

Сотрудниками группы популяционной экологии бесхвостых Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина было показано, что особи из популяций серых жаб (*Bufo bufo* L., 1758), находящиеся на разных стадиях освоения своих местообитаний, значительно отличаются по характеру их роста (Маро и др., 2008). Эти и другие причины заставляют нас рассматривать разнообразие особей внутри популяции как проявление их внутривидовых стратегий, имеющих природу, близкую к г/К-стратегиям по Мак-Артуру и Уилсону.

При анализе возраста и скорости роста, характерных для представителей гибридогенного комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex), выполненном с использованием скелетохронологии (Усова, Шабанов, 2009; Усова, 2010а, 2010б, 2014), проявилась их неоднородность по скорости роста и продолжительности жизни. Две зарегистрированные формы роста лягушек ранее были условно названы быстрорастущими и долгоживущими (Усова, 2010б). Для первой из этих форм характерна высокая скорость роста, низкая продолжительность жизни и, вероятно, высокая плодовитость (относительно большое количество икры, производимое каждой самкой во время нереста). Вторую форму характеризуют низкая скорость роста, высокая продолжительность жизни и, скорее всего, более низкая плодовитость (меньшее количество икры, приходящееся на каждый нерест).

В пользу предположения о наличии двух различных внутрипопуляционных стратегий (как минимум, у самок) свидетельствует бимодальность распределения в однородных выборках самок лягушек по длине их тела (Meleshko et al., 2014 и другие данные), а также разделение кладок икры на «большие», более 2000 икринок, и «малые», менее 1500 икринок (Циклаури, Грязнова, 2012).

Результаты описания серых жаб из местообитаний, находящихся на разных стадиях заселения (Маро и др., 2008; Шабанов, 2012), позволяют добавить к описанным синдромам еще один признак. Быстрорастущие и высокоплодовитые жабы оказываются, вероятно, раннесозревающими, а медленнорастущие и менее плодовитые созревают позже.

Связь высокого темпа роста с относительно большим количеством потомства у бесхвостых амфибий установлена и в ряде западноевропейских работ (Lardner, Loman, 2003; Castellano et al., 2004). В первой из этих публикаций подчеркивается наличие двух различных репродуктивных стратегий для зеленых жаб (*Bufo viridis* Laur., 1758).

Основываясь на изложенном, мы считаем необходимым предложить понятие внутрипопуляционной стратегии.

Внутрипопуляционная стратегия – один из дискретных или объединенных в континуум вариантов реализации видоспецифичной стратегии, встречающихся у представителей одной популяции (или аналогичной биосистемы, например – гемиклональной популяционной системы гибридогенного комплекса видов; Шабанов, Литвинчук, 2010).

При изучении внутрипопуляционных стратегий важно отличать их проявления от случайных отклонений соотношений рассматриваемых приоритетов. Даже в однородной популяции неизбежно встречаются более или менее жизнеспособные и более или менее плодовитые особи. Важнейшим критерием того, что наблюдаемые отличия являются отражением внутрипопуляционных стратегий, является бимодальность (или мультимодальность) наблюдаемых распределений рассматриваемых параметров, характерная для особей, населяющих среду, не задающую такое распределение. Этот подход является следствием многомерной центральной предельной теоремы (Айвазян и др., 1983): параметр, на который действует множество сравнимых по силе их воздействия факторов, принимает распределение, близкое к многомерному нормальному распределению. Би- или мультимодальность распределения однородных по возрасту, месту и способу сбора особей является отражением того, что на исследуемую величину действует как минимум один существенно более мощный фактор. Если этот фактор является результатом предпочтительного выбора одного из альтернативных приоритетов, наблюдаемое разнообразие можно рассматривать как отражение внутрипопуляционных стратегий. К примеру, распределение по росту здоровых взрослых людей из одной популяции имеет в типичном случае бимодальный характер (Шабанов, 2006); фактором, который разбивает его на две части, является пол (который также можно рассматривать как внутрипопуляционную стратегию).

Еще одним существенным обстоятельством, свидетельствующим о том, что би- или мультимодальность внутрипопуляционного распределения особей по отражающим стратегию их адаптации параметрам является отражением разнообразия их стратегий, является то, что изменчивые признаки варьируют не независимо, а формируют определенный синдром.

Внутрипопуляционные стратегии скороспелости и тугорослости

Как указано выше, имеющиеся эмпирические данные свидетельствуют о том, что особи двух различных групп бесхвостых амфибий (*Bufo bufo* и *Pelophylax esculentus* complex) демонстрируют внутрипопуляционное разнообразие, отличаясь по комплексу параметров, связанных отношением трейдоффа: скорости роста, срока созревания, плодовитости и продолжительности жизни. Поскольку

рассматриваемые признаки не независимы, а формируют определенный синдром, мы рассматриваем их как проявления внутривидовых стратегий и считаем целесообразным использовать для их обозначения специфические термины. В качестве предварительного решения мы предлагаем использовать понятия скороспелость (англ. *precocity*) и тугорослость (англ. *stuntedness*).

Скороспелость – внутривидовая онтогенетическая стратегия, которая характеризуется относительно высокой скоростью роста, ранним созреванием, повышенным количеством потомков за каждый цикл размножения и относительно более короткой продолжительностью жизни.

Тугорослость – внутривидовая онтогенетическая стратегия, которая характеризуется относительно низкой скоростью роста, замедленным созреванием, уменьшенным количеством потомков за каждый цикл размножения и относительно большей продолжительностью жизни, следствием которой является увеличение количества циклов размножения, в которых может принимать участие особь.

Эти стратегии являются онтогенетическими, так как они отражают компромисс между самоподдержанием и размножением, отражающийся в ходе индивидуального развития. Эти стратегии являются внутривидовыми, так как они отражают разнообразие особей внутри популяций или, в случае гибридов зеленых лягушек, гемиклональных популяционных систем (Шабанов, Литвинчук, 2010).

Открытым остается вопрос о том, насколько широко распространены названные стратегии. Можно предположить, что указанные стратегии бесхвостых амфибий гомологичны таковым рыб, в частности, упомянутой тугорослости азовской тарани (Куцин, 2013). Замечательный параллелизм наблюдается между этими онтогенетическими стратегиями и вариантами индивидуального развития, наблюдаемыми у млекопитающих.

К примеру, в недавней статье австралийских авторов (Adler, Bonduriansky, 2014) подчеркивается адаптивный характер ответа млекопитающих на недостаточное питание. Он заключается в замедлении роста, снижении плодовитости и увеличении продолжительности жизни. В конечном итоге, это приводит к возрастанию шансов особи на то, что она дождется «конца черной полосы» и улучшения условий. Надо подчеркнуть, что увеличение продолжительности жизни в ответ на сдерживающее (низкокалорийное) питание, открытое в 1935 г. Кливом Мак-Кеем (McCaу et al., 1935), в течение нескольких десятилетий изучается школой экспериментальной геронтологии Института биологии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина (Bozhkov, Nikitchenko, 2013). Авторы данной статьи предполагают, что во всех перечисленных случаях речь идет о проявлениях стратегии тугорослости, гомологичной для амфибий, рыб и млекопитающих.

Сказанное показывает, что механизмы, влияющие на переключение стратегий скороспелости и тугорослости, можно рассматривать как факторы, эффективно повышающие продуктивность или увеличивающие продолжительность жизни.

За рамками рассмотрения в этой статье остается целый ряд вопросов, требующих специального исследования. Перечислим некоторые из них. Остается неясным, может ли особь изменять тип своей внутривидовой стратегии в течение своей жизни. К примеру, данные, полученные при изучении размерных форм (вероятно, соответствующих внутривидовым онтогенетическим стратегиям) арктических гольцов (Alekseyev et al., 2009), свидетельствуют в пользу такой возможности. Не выяснен уровень наследуемости выбора той или иной внутривидовой онтогенетической стратегии, а также влияние на этот выбор специфических средовых воздействий. Остается неизвестным, на каком этапе онтогенеза бесхвостых амфибий происходит определение той или иной стратегии. Результаты ряда работ (например, Фоминых, Ляпков, 2011) говорят в пользу предположения, что выбор определенного типа онтогенетической стратегии происходит еще во время личиночного развития. В соответствии с ранее высказанным предположением (Маро и др., 2008), у *Bufo bufo* роль такого переключателя играет плотность головастиков в водоеме, где проходило их личиночное развитие. В качестве основного действующего фактора, обеспечивающего переход к стратегии тугорослости, может выступать как недостаток пищи (выступающий в роли аналога сдерживающего питания), так и иные факторы, например, регуляция развития находящимися в воде метаболитами воды скоплений (Шварц, 1972).

Авторы убеждены, что изучение внутривидовых онтогенетических стратегий бесхвостых амфибий является актуальной задачей. Данную статью следует рассматривать как вклад в развитие понятийной базы, необходимой для такого изучения.

Авторы выражают глубокую благодарность А.П.Расницыну за критику и обсуждение изложенных в статье идей и определений.

Список литературы

- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных. – М.: Финансы и статистика, 1983. – 471с. /Ayvazyan S.A., Yenyukov I.S., Meshalkin L.D. Prikladnaya statistika: Osnovy modelirovaniya i pervichnaya obrabotka dannykh. – M.: Finansy i statistika, 1983. – 471s./
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і соошчештва: в 2-х т. Т.2. – М.: Мир, 1989. – 477с. /Bigon M., Kharper Dzh., Taunsend K. Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva: v 2-kh t. T.2. – M.: Mir, 1989. – 477s./
- Бобильов Ю.П., Бригадиренко В.В., Булахов В. Л. та ін. Екологія. – Харків: Фоліо, 2014. – 672с. /Bobylyov Yu.P., Brigadirenko V.V., Bulakhov V. L. ta in. Ekologiya. – Kharkiv: Folio, 2014. – 672s./
- Куцин Д.Н. Структура нерестового стада и темпы роста азовской тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordmann, 1840) восточной части Таганрогского залива // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство, 2013. – Вып.3. – С. 46–54. /Kutsin D.N. Struktura nerestovogo stada i tempy rosta azovskoy tarani (*Rutilus rutilus heckeli* Nordmann, 1840) vostochnoy chasti Taganrogskogo zaliva // Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoye hozyaystvo, 2013. – Vyp.3. – S. 46–54./
- Марков А.В. Введение в науки о жизни. Курс лекций. Совместный бакалавриат ВШЭ и ЗШЭ. – 2011. (<http://evolbiol.ru/nes03.htm>) /Markov A.V. Vvedeniye v nauki o zhizni. Kurs lektsiy. Sovmestnyy bakalavriat VShE i ZShE. – 2011./
- Маро А.Н., Шабанова А.В., Шабанов Д.А. Могут ли условия развития головастиков *Bufo bufo* определять темпы постметаморфического роста и созревания жаб? // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М.Никольского. – СПб, 2008. – С. 274–280. (http://batrachos.com/Маро_др_2008_Стратегии_серых_жаб) /Maro A.N., Shabanova A.V., Shabanov D.A. Mogut li usloviya razvitiya golovastikov *Bufo bufo* opredelyat tempy postmetamorficheskogo rosta i sozrevaniya zhab? // Voprosy gerpetologii. Materialy III syezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A.M.Nikol'skogo. – SPb, 2008. – S. 274–280./
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. – М.: Наука, 1976. – 291с. /Mina M.V., Klevezal' G.A. Rost zhivotnykh. – M.: Nauka, 1976. – 291s./
- Миркин М.Б., Наумова Л.Г. Основы общей экологии. – М.: Университетская книга, 2005. – 240с. /Mirkin M.B., Naumova L.G. Osnovy obshchey ekologii. – M.: Universitetskaya kniga, 2005. – 240s./
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. – М.: Наука, 1965. – 379с. /Nicol'skiy G.V. Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noy ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnykh resursov. – M.: Nauka, 1965. – 379s./
- Мейнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. – М.: Мир, 1981. – 272с. /Maynard Smit Dzh. Evolyutsiya polovogo razmnozheniya. – M.: Mir, 1981. – 272s./
- Нэш Дж. Бескоалиционные игры / Матричные игры. – М.: Физматгиз, 1961. – С. 205–221. /Nesh Dzh. Beskoalitsionnyye igry / Matrichnyye igry. – M.: Fizmatgiz, 1961. – S. 205–221./
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400с. /Pianka E. Evolyutsionnaya ekologiya. – M.: Mir, 1981. – 400s./
- Протасов А.А. Концепция жизненных стратегий: к вопросу о значимости видов в сообществах // Морський екологічний журнал. – 2009. – №1, Т.VIII. – С. 5–16. /Protasov A.A. Kontsepciya zhiznennykh strategiy: k voprosu o znachimosti vidov v soobshchestvakh // Mors'ky ekologichnyy zhurnal. – 2009. – №1, T.VIII. – S. 5–16./
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620с. /Ramenskiy L.G. Vvedeniye v kompleksnoye pochvenno-botanicheskoye issledovaniye zemel'. – M.: Sel'khozgiz, 1938. – 620s./
- Расницын А.П. Теоретические основы эволюционной биологии // Введение в палеоэнтомологию. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 6–79. /Rasnitsyn A.P. Teoreticheskiye osnovy evolyutsionnoy biologii // Vvedeniye v paleoentomologiyu. – M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. – S. 6–79./
- Стратегический менеджмент / Под ред. А.Н.Петрова. – СПб.: Питер, 2005. – 496с. /Strategicheskiy menedzhment / Pod red. A.N.Petrova. – SPb.: Piter, 2005. – 496s./
- Усова Е.Е. Определение естественной смертности половозрелых зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с использованием скелетохронологии // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2010а. – Вип.12, №920. – С. 104–110. (http://batrachos.com/Усова_2010_Смертность) /Usova Ye.Ye. Opredeleniye yestestvennoy smertnosti polovozrelykh

zelenykh lyagushek (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) s ispol'zovaniyem skeletokhronologii // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2010a. – Vyp.12, №920. – S. 104–110./

Усова Е.Е. Скелетохронологическое изучение продолжительности жизни и динамики роста представителей *Pelophylax esculentus* complex: регистрация отличий между быстрорастущими и долгоживущими лягушками // Биоразнообразие и устойчивое развитие. Тезисы Междунар. научн.-практ. конф. – Симферополь: КНЦ, 2010б. – С. 121–124.

(http://batrachos.com/Усова_2010_Быстрорастущие_и_долгоживущие) /Usova Ye.Ye. Skeletokhronologicheskoye izucheniye prodolzhitel'nosti zhizni i dinamiki rosta predstaviteley Pelophylax esculentus complex: registratsiya otlichiy mezhdru bystrorastushchimi i dolgozhivushchimi lyagushkami // Bioraznoobrazie i ustoychivoye razvitiye. Tezisy Mezhdunar. nauchn.-prakt. konf. – Simferopol': KNC, 2010b. – S. 121–124./

Усова Е.Е., Шабанов Д.А. Об оптимизации методики ретроспективной оценки динамики размеров тела представителей *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) при помощи скелетохронологии // Zoocenosis-2009. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2009. – С. 278–280.

(http://batrachos.com/Усова_Шабанов_2009_Ретроспективная_оценка) /Usova Ye.Ye., Shabanov D.A. Ob optimizatsii metodiki retrospektivnoy otsenki dinamiki razmerov tela predstaviteley Pelophylax esculentus complex (Amphibia, Ranidae) pri pomoshchi skeletokhronologii // Zoocenosis-2009. Bioriznomanityta ta rol' tvaryn v ekosystemakh. – Dnipropetrovs'k: DNU, 2009. – S. 278–280./

Усова Е.Е. Возраст и скорость роста зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Нижнего Добрицкого пруда (Змиевской район Харьковской области // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип.20, №1100. – С. 204–212. /Usova Ye.Ye. Vozrast i skorost' rosta zelenykh lyagushek (Pelophylax esculentus complex) Nizhnego Dobritskogo pruda (Zmiyevskoy rayon Khar'kovskoy oblasti // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2014. – Vyp.20, №1100. – S. 204–212./

Фоминых А.С., Ляпков С.М. Формирование новых особенностей жизненного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема // Журнал общей биологии. – 2011. – Т.72, №6. – С. 403–421. /Fominykh A.S., Lyapkov S.M. Formirovaniye novykh osobennostey zhiznennogo tsikla ozernoy lyagushki (*Rana ridibunda*) v usloviyakh podogrevayemogo vodoyema // Zhurnal obshchey biologii. – 2011. – T.72, №6. – S. 403–421./

Циклаури О.Ю., Грязнова А.В. Зависимость плодовитости самок зеленых лягушек от их размера // «Биология: від молекули до біосфери». Мат. VII Міжнар. конф. мол. науковців. – Х.: ФОР ШАПОВАЛОВА Т.М., 2012. – С.285. /Tsiklauri O.Yu., Gryaznova A.V. Zavisimost' plodovitosti samok zelenykh lyagushek ot ikh razmera // «Biologiya: vid molekuly do biosfery». Mat. VII Mizhnar. konf. mol. naukovtsiv. – H.: FOP Shapovalova T.M., 2012. – S.285./

Шабанов Д. Ложь, наглая ложь и... // Компьютерра. – М., 2006. – №25–26 (645–646). – С. 54–59. /Shabanov D. Lozh', naglaya lozh' i... // Kompyuterra. – M., 2006. – №25–26 (645–646). – S. 54–59./

Шабанов Д.А. Почему раздельнополые организмы вытесняют перекрестнооплодотворяющихся гермафродитов: раздельнополость как равновесие по Нэшу // Мат. Междунар. науч. конф., посв. 80-летию со дня рожд. проф. А.П.Крапивного. – Х.: ХНУ им. В.Н.Каразіна, 2009. – С. 38–49.

(http://batrachos.com/Гермафродиты_и_Нэш) /Shabanov D.A. Pochemu razdel'NOPolyye organizmy vytesnyayut perekrestnooplodotvoryayushchikhsya germafroditov: razdel'NOPolost' kak ravnovesiye po Neshu // Mat. Mezhdunar. nauch. konf., posv. 80-letiyu so dnya rozhd. prof. A.P.Krapivnogo. – Kh.: KhNU im. V.N.Karazina, 2009. – S. 38–49./

Шабанов Д. Жабы. Скороспелые или тугорослые // КомпьютерраOnline, 2012. (<http://old.computerra.ru/own/shabanov/674261/>; http://batrachos.com/Скороспелые_и_тугорослые_жабы) /Shabanov D. Zhaby. Skorospelyye ili tugoroslyye // KompyuterraOnline, 2012./

Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции // Природа. – 2010. – №3 (1135). – С. 29–36. /Shabanov D.A., Litvinchuk S.N. Zelenyye lyagushki: zhizn' bez pravil ili osobyu sposob evolyutsii // Priroda. – 2010. – №3 (1135). – S. 29–36./

Шварц С.С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Известия АН. СССР. Сер. биол. – 1972. – №6. – С. 142–151. /Shvarts S.S. Metabolicheskaya regulyatsiya rosta i razvitiya zhivotnykh na populyatsionnom i organizmennom urovnyakh // Izvestiya AN. SSSR. Ser. biol. – 1972. – №6. – S. 142–151./

Adler M.A., Bonduriansky R. Why do the well-fed appear to die young? // BioEssays. – 2014. – Vol.36, Iss.5. – P. 439–450.

Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina T.M., Sokolov A.A. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environ. Biol. Fish. – 2009. – Vol.86. – P. 487–505.

Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. Ecology. From individuals to ecosystems. – Malden–Oxford–Victoria: Blackwell Publishing, 2006. – 738p.

- Bozhkov A.I., Nikitchenko Yu.V. Caloric restriction diet induces specific epigenotypes associated with life span extension // *Journal of Nutritional Therapeutics*. – 2013. – Vol.2, No 1. – P. 30–39.
- Castellano S., Cucco M., Giacoma C. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*) // *Copeia*. – 2004. – №3. – P. 659–664.
- Darimont C.T., Carlson S.M., Kinnison M.T. et al. Human predators outpace other agents of trait change in the wild // *PNAS*. – 2009. – Vol.106, No 3. – P. 952–954.
- Dictionary of bioscience: second edition. – McGraw-Hill, 2003. – 662p.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. – Oxford: Clarendon Press, 1930. – 272p.
- Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. – 1974. – Vol.250. – P. 26–31.
- Hermly M., Stieperaete H. Capitalists and proletarians (MacLeod, 1884): an early theory of plant strategies // *Oikos*. – 1985. – Vol.44. №2. – P. 364–366.
- Lardner B., Loman J. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // *Oecologia*. – 2003. – №442. – P. 541–546.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. – Princeton University Press, 1967. – 224p.
- Maynard Smith J. Evolution and the theory of games. – Cambridge University Press, 1982. – 224p.
- Maynard Smith J., Price G.R. The logic of animal conflict // *Nature*. – 1973. – Vol.246. – P. 15–18.
- McCay C.M., Crowell M.F., Maynard L.A. The effect of retarded growth upon the length of life span and upon the ultimate body size // *J. Nutr.* – 1935. – Vol.10. – P. 63–79.
- Meleshko O.V., Korshunov O.V., Shabanov D.A. The study of three hemiclinal population systems *Pelophylax esculentus* complex from the Seversko-Donetskiy center of green frogs diversity // *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія «Біологія»*. – 2014. – Вип.20, №1100. – С. 153–158.
- Persson L., Amundsen P.-A., De Roos A. M. et al. Culling prey promotes predator recovery – alternative states in a whole-lake experiment // *Science*. – 2007. – Vol.316. – P. 1743–1746.

Представлено: О.П.Расніцин / Presented by: A.P.Rasnitsyn
Рецензент: Л.І.Воробйова / Reviewer: L.I.Vorobyova
Подано до редакції / Received: 10.09.2014