

СКЕЛЕТНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ СЕГОЛЕТОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ

С применением метода просветления мягких тканей изучены выборки сеголеток трех видов бесхвостых амфибий (*Rana ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*) из популяций, населяющих городские и пригородные территории крупного индустриального центра – г. Екатеринбурга, на предмет девиантных скелетных форм. Установлены спектр, частота и различия, обусловленные видовой принадлежностью и степенью антропогенной трансформации среды. Показано, что наиболее информативным, хорошо отражающим градиент антропогенной трансформации среды видом оказалась остромордая лягушка, обладающая высокой пластичностью и вариативностью приспособительной стратегии.

Ключевые слова: девиации скелета, амфибии рода *Rana*, урбанизация.

Как известно, развитие любого организма начинается с одной клетки – зиготы и на дефинитивных стадиях заканчивается формированием морфологически совершенно различных живых форм [4]. С одной стороны, это определяется особенностями, обусловленными нормой реакции вида и генотипом особи, определяющими их формообразовательные потенции, с другой – экологическими условиями, в которых происходит их (формообразовательных потенций) реализация. Таким образом, облик будущей генерации, пределы ее изменчивости, в том числе и крайние формы ее проявления, в значительной степени зависят от стратегии выживания популяции, влияния неизбирательной элиминации [6], а также большого числа внешних факторов, включая восприимчивость к паразитарным инвазиям [13]. По этой причине изучение экологических механизмов формирования фенотипической специфики популяции и вида представляет собой очень важный момент для понимания процессов адаптационеза в зависимости от жизненной стратегии вида.

Материал и методы исследований

Проанализированы выборки сеголеток из популяций, населяющих территорию городской агломерации г. Екатеринбурга. С помощью метода просветления мягких тканей изучены морфологические особенности скелета сеголеток трех видов рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall., 1771, *R. arvalis* Nilss., 1842, *R. temporaria* L., 1758. Общий объем материала – 781 животное. Урбанистический градиент оценивался в соответствии с типизацией В.Л.Вершини-

нина [1], отражающей степень освоенности территории человеком. В пределах крупного промышленного города в зависимости от уровня антропогенного воздействия мы выделяем четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных, типизированные в соответствии с градиентом урбанизации (II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарк, К – загородная популяция в 23 км от г. Екатеринбурга). Приемлемость настоящей типизации подтверждена регулярно проводимыми гидрохимическими анализами (1980–2009 гг.).

Для исследования межвидовых и межзональных различий изучали ширину спектра и частоту встречаемости аномалий. Степень перекрытия спектров рассчитывалась с помощью индекса Мориситы [10], различия в частоте встречаемости оценивали с помощью χ -критерия, дистанционность спектров – кластерным анализом.

Результаты и их обсуждение

Выявлен спектр девиантных морфологических форм скелетных структур сеголеток остромордой, травяной и озерной лягушек, встречающихся в природных популяциях. Отмечены следующие варианты аномалий: мандибулярная гипоплазия, разрыв тела позвонка, асимметрия тела позвонка, асимметрия отростков позвонка, фрагментация тела позвонка, аномальное сочленение таза с позвоночником, срастание позвонков, отклонения в строении уростилия, частичное окостенение позвонков, эктромелия, брахимелия, эктродактилия, утолщение фаланги, клинодакти-

лия, олигодактилия, асимметрия в длине и толщине фаланги и других отделов конечностей, искривление фаланги. По числу различных вариантов отклонений остромордая и травяная лягушка оказались близки – 15 и 14, у сеголеток озерной лягушки – 7 (рис. 1). Сум-

Таблица 1. Значимость межвидовых различий в доле животных с аномалиями

	R. arvalis	R. temporaria	R. ridibunda
R. arvalis		<0,001	незначимо
R. temporaria	22,15		незначимо
R. ridibunda	3,15	3,15	

Примечание: выше диагонали – значимость различий, ниже диагонали – значения χ^2

Таблица 2. Значимость межвидовых различий в суммарной частоте скелетных девиаций

	R. arvalis	R. temporaria	R. ridibunda
R. arvalis		<0,001	<0,01
R. temporaria	57,99		<0,01
R. ridibunda	7,92	9,0	

Таблица 3. Встречаемость скелетных девиаций (%)

Вариант отклонения	Вид		
	R.arvalis	R.temporaria	R.ridibunda
Мандибулярная гипоплазия	0	0,9	0
Брахицефалия	0,2	0	0
Разрыв тела позвонка	20,04	5,83	11,54
Асимметрия тела позвонка	16,36	4,48	12,5
Асимметрия отростков позвонка	1,23	0,45	0
Фрагментация тела позвонка	0,82	0	0
Нарушение причленения таза к позвоночнику	0,2	0	0,96
Срастание позвонков	0,2	0	0,96
Отклонения в строении уростиля	4,09	0,45	0
Частичное окостенение позвонка	0,2	0	0
Эктромелия	0,41	0,45	0
Брахимелия	0	0,45	0
Выпадение фаланги	0,2	0	
Эктродактилия	0,61	0,90	1,92
Клинодактилия	0	0	2,88
Олигодактилия	0,2	0,45	0
Утолщение фаланг стопы	0,2	0,45	0,96
Асимметрия длины ступни	0,2	0	0
Асимметрия толщины фаланг кисти	0,2	0	0
Асимметрия пропорций бедра	0	0,45	0
Асимметрия диаметра костей конечностей	0	0,45	0
Искривление фаланг	0	0,45	0
Деформация костей конечностей	1,43	0,9	0

марная доля сеголеток с аномалиями у *R. arvalis* составила 29,9%, у *R. ridibunda* – 21,2, а у *R. temporaria* – 13,5%. При этом только различия между сеголетками остромордой и травяной лягушки значимы (табл. 1).

Встречаемость аномалий в целом для сеголеток каждого из видов составила у остромордой лягушки – 46,8, у озерной – 31,7, а у травяной – 17,0%. Значимость различий в этом случае оказалась высокодостоверной для всех видов (табл. 2).

Сравнение спектров девиантных форм скелета показало, что наибольшей встречаемостью у всех видов обладают разрывы тела позвонков и асимметрия тела позвонка (табл. 3). Для сеголеток остромордой лягушки на третьем месте по встречаемости находятся отклонения в строении уростиля (4,08%), травяной – мандибулярная гипоплазия, эктродактилия и деформация костей конечностей (по 0,89%), озерной – клинодактилия (2,88%).

У остромордой лягушки в градиенте урбанизированной среды доля животных со скелет-

ными аномалиями наибольшая в лесопарках и зоне малоэтажной застройки (табл. 4). Наибольшая (38,3%) частота животных со скелетными девиациями в лесопарковой зоне, на наш взгляд, связана с тем, что именно на эти популяции приходится [2] пик инвазивности бигенетическими трематодами, цисты которых, как известно [14, 9], способствуют формированию девиаций скелета. Встречаемость скелетных аномалий максимальна в зоне малоэтажной застройки и чуть ниже в лесопарковой зоне.

Для травяной лягушки наибольшая встречаемость животных с аномалиями и частота аномалий приходится на зону малоэтажной застройки. В сравнении с остромордой лягушкой эти показатели заметно ниже. По сеголеткам озерной лягушки мы имеем данные только для лесопарковой зоны и зоны многоэтажной застройки, где доля животных с аномалиями, так же как доля аномалий, максимальна (табл. 3).

Значимых различий по доле животных с аномалиями скелета у остромордой лягушки не выявлено для зоны многоэтажной застройки и контроля, а также для лесопарковой зоны и зоны малоэтажной застройки (табл. 5).

Аналогичное сравнение, выполненное для травяной лягушки, выявило единственное значимое различие по доле животных с аномалиями скелета между зонами мало- и многоэтажной застройки (табл. 6).

Для озерной лягушки доля животных со скелетными девиациями в зоне многоэтажной застройки значимо ($p < 0,001$; $\chi^2 = 11,2$) превышает частоту в лесопарковой зоне.

Динамика изменения спектров отклонений в градиенте урбанизации в целом свидетельствует о преобладании у всех видов (вне зависимости от урбанизации) разрывов тела позвонков и асимметрии тела позвонка (табл. 7). Спектр скелетных девиаций расширяется к переходной части селитебной зоны – малоэтажной застройке до 9 вариантов у остромордой и 10 – у травяной лягушки, сокращаясь впоследствии (в зоне II) до 4 в обоих случаях. Спектр отклонений сеголеток озерной лягушки состоит из 2 вариантов в лесопарковой зоне и из 7 – в зоне многоэтажной застройки.

Расширение спектра скелетных отклонений в зонах IV и III связано с дестабилизацией состояния популяций на территориях с промежуточными стадиями урбанизации, где еще не завершен процесс синурбанизации [8], т.е. не произошло окончательное формирование новой нормы. В популяциях зоны II происходит снижение частоты девиантных форм и сужение их спектра, что в случае с остромордой лягушкой можно трактовать как процесс стабилизации в условиях новой нормы, а у травяной – как деградацию.

Недостаточное количество данных по девиантным формам скелета озерной лягушки связано с тем, что этот вид появился на во-

сточном склоне Среднего Урала в 60–70-х годах прошлого века в районах термальных аномалий и распространен локально на этих территориях.

Наиболее полные и многочисленные данные по остромордой лягушке позволили рассчитать перекрывание спектров девиаций скелета по индексу Мориситы в градиенте урбанизации. Установлена близость (94,0–98,1%) зональных спектров урбанизированных территорий и их слабое сходство (55,8–62,3%) с загородной популяцией. Специфику популяций урбанизированной территории хорошо отражает дендрограмма зональной дистанционности спектров скелетных отклонений сеголеток остромордой лягушки (рис. 1).

Остромордая лягушка – обладающий широкой нормой реакции, эвритопный вид-

Таблица 4. Доля животных с аномалиями и встречаемость скелетных аномалий в градиенте урбанизации

Вид	Встречаемость (%)	II	III	IV	K
<i>R. arvalis</i>	Животных с аномалиями	18,9	36	38,3	15,3
	Аномалий	37,9	56	53,3	27,1
<i>R. temporaria</i>	Животных с аномалиями	3,6	21,4	11,8	9,6
	Аномалий	7,1	24,5	11,8	15,4
<i>R. ridibunda</i>	Животных с аномалиями	33,3	нет	6,4	нет
	Аномалий	52,6	данных	6,4	данных

Таблица 5. Значимость различий в частоте скелетных девиаций у *R. arvalis* в градиенте антропогенной трансформации

	II	III	IV	K
II	////////////////////	<0,01	<0,001	незначимо
III	7,9	////////////////////	незначимо	<0,001
IV	10,8	0,13	////////////////////	<0,001
K	0,57	12,5	16,12	////////////////////

Примечание: выше диагонали – значимость различий, ниже диагонали – значения χ^2

Таблица 6. Значимость различий в частоте скелетных девиаций у *R. temporaria* в градиенте антропогенной трансформации

	II	III	IV	K
II	////////////////////	<0,01	незначимо	незначимо
III	8,9	////////////////////	незначимо	незначимо
IV	1,69	0,85	////////////////////	незначимо
K	1,6	3,3	0,06	////////////////////

Примечание: выше диагонали – значимость различий, ниже диагонали – значения χ^2

Таблица 7. Встречаемость скелетных девиаций (%) в градиенте антропогенной трансформации (остромордой, травяной, озерной лягушки)

Вариант отклонения	<i>R. arvalis</i> (n=454)			
	II	III	IV	K
Брахицефалия	0	1	0	0
Разрыв тела позвонка	21,6	22	23,3	8,5
Асимметрия тела позвонка	12,9	20	20,8	5,1
Асимметрия отростков позвонка	2,6	2	0	0
Фрагментация тела позвонка	0	0	3,33	0
Срастание позвонков	0	0	0,83	0
Отклонения в строении уростиля	0	6	2,5	7,6
Частичное окостенение позвонка	0	0	0,83	0
Эктромелия	0	1	0	0,85
Эктродактилия	0,86	1	0	0
Олигодактилия	0	0	0,83	0
Утолщение фаланг стопы	0	0	0	0,85
Асимметрия длины стопы	0	1	0	0
Асимметрия толщины фаланг кисти	0	0	0	0,85
Деформация костей конечностей	0	2	0,83	0
Вариант отклонения	<i>R. temporaria</i> (n=223)			
	II	III	IV	K
Мандибулярная гипоплазия	1,8	1,02	0	0
Разрыв тела позвонка	1,8	9,2	0	5,8
Асимметрия тела позвонка	0	7,1	0	5,8
Асимметрия отростков позвонка	1,8	0	0	0
Отклонения в строении уростиля	1,8	0	0	0
Эктромелия	0	0	5,9	0
Брахимелия	0	1,02	0	0
Эктродактилия	0	1,02	0	1,9
Олигодактилия	0	1,02	0	0
Утолщение фаланги стопы	0	1,02	0	0
Асимметрия пропорций бедра	0	0	0	1,9
Асимметрия диаметра костей конечностей	0	1,02	0	0
Искривление фаланг	0	1,02	0	0
Деформация костей конечностей	0	1,02	5,9	0
Вариант отклонения	<i>R. ridibunda</i> (n=104)			
	II	IV		
Разрыв тела позвонка	17,5	4,3		
Асимметрия тела позвонка	22,81	0		
Нарушение причленения таза к позвоночнику	1,75	0		
Срастание позвонков	1,75	0		
Эктродактилия	1,75	2,1		
Клинодактилия	5,3	0		
Утолщение фаланги стопы	1,75	0		

убиквист. Травяная лягушка – вид более ограниченный в своем биотопическом распространении, находящийся на Урале у восточного предела своего распространения.

Так как чаще гибнут целые кладки, то положительное значение приобретает увеличение числа кладок, хотя бы за счет уменьшения числа яиц в одной кладке. В такой ситуации преимущество получают виды с разрозненной кладкой яиц или откладывающие икру порциями, как у озерной лягушки. Известно, что при ограниченных ресурсах преимущество во внутривидовой конкуренции получают особи, менее истощенные процессами, связанными с размножением, т.е. менее плодовитые [7].

Ранее нами установлено снижение плодовитости в городских популяциях остромордой лягушки, где отмечается снижение затрат на размножение благодаря сокращению числа яиц в кладке, уменьшению диаметра икринок и адаптивное снижение эмбриональной смертности почти вдвое ($p < 0,001$, $c^2 = 136,3$) в сравнении с *R. temporaria* [3, 5]. Известна возможность быстрого формирования толерантности у икры *R. arvalis* на уровне материнского эффекта [11, 12].

Травяная лягушка оказывается видом, наименее приспособленным к антропогенным изменениям среды, из трех рассмотренных в силу классической г-стратегии, обуславливающей увеличение плодовитости и рост энергозатрат на воспроизводство при высоком уровне смертности новой генерации. Вероятно, это является одной из причин сокращения численности и исчезновения популяций данного вида на урбанизированных территориях.

Несмотря на широкий спектр выявленных аномалий скелета, сравнительно низкая частота их встречаемости у травяной лягушки свидетельствует об относительно низкой выживаемости девиантных сеголеток данного вида.

По вариабельности дефинитивных форм скелета сеголеток трех изученных видов при антропогенной дестабилизации среды можно выделить следующие типы реагирования: пластичный у *R. arvalis*, чувствительный – у *R. temporaria* и толерантный у *R. ridibunda*. Таким образом, специфика репродуктивной стратегии – один из существенных факторов, оказывающих влияние на закономерности формирования спектра изменчивости дефинитивного скелета.

Анализ сочетания общей частоты и спектра девиантных форм скелета показал, что

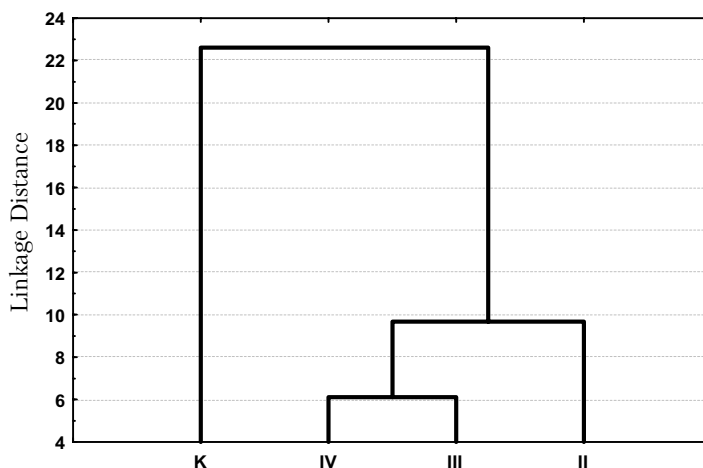


Рисунок 1. Дистанционность спектров аномалий *R. arvalis* в градиенте урбанизации

наиболее информативным, хорошо отражающим градиент антропогенной трансформации среды видом оказалась остромордая лягушка, обладающая пластичным вариантом репродуктивной стратегии.

18.01.2011

Список литературы:

1. Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска / В.Л. Вершинин // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 5-6.
2. Вершинин В.Л. Предварительные данные о возможном влиянии церкариоза на морфогенез скелета *Rana arvalis* Nilsson, 1842 на восточном склоне Уральских гор / В.Л. Вершинин, Н.С. Неустроева // Горные экосистемы и их компоненты: тр. Международ. конф., 2009 г. РАН, Ин-т экологии горных территорий Кабардино-Балкар. науч. центра. М.: КМК, 2009. С. 240-242.
3. Вершинин В.Л. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия / В.Л. Вершинин, Е.А. Трубецкая // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 12-20.
4. Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году / Н.В. Тимофеев-Ресовский. Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. 240 с.
5. Трубецкая Е.А. Экспериментальное исследование эмбриональной и личиночной выживаемости двух видов бурых лягушек в среде, загрязненной детергентами / Е.А. Трубецкая // Экология. 1994. №3. С. 87-93.
6. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц М.: Наука, 1980. 277 с.
7. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды / И.И. Шмальгаузен. М.: Наука, 1983. 360 с.
8. Andrzejewski R. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient / R. Andrzejewski, J. Babinska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczynski // Acta theriologica. 1978. V. 23. P. 341-358.
9. Hecker L. Developmental analysis of limb deformities in amphibians / L. Hecker, S.K. Sessions // Bios (USA). 2001. V. 72, №1. P. 9-13.
10. Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributions patterns / M. Morisita // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. 1959. № 2. P. 215-235.
11. Rasanen K. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. I. Local adaptation / K. Rasanen, A. Laurila, J. Merila // Evolution (USA). 2003a. V. 57, №2. P. 352-362.
12. Rasanen K. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. II. Adaptive maternal effects / K. Rasanen, A. Laurila, J. Merila // Evolution (USA). 2003b. V. 57, №2. P. 363-371.
13. Ruth S. Flukes produce legs in profusion / S. Ruth // New Sci. 1987. V. 113, №1551. P. 24.
14. Sessions S.K. Explanation for naturally occurring supernumerary limbs in amphibians / S.K. Sessions, S.B. Ruth // J. of Exp. Zool. 1990. V. 254. P. 38-47.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект №10-04-96084
и программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4)
и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279)

Сведения об авторах:

Вершинин Владимир Леонидович, Институт экологии растений и животных УрО РАН,
лаборатория функциональной экологии наземных животных, доктор биологических наук, доцент,
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, ИЭРиЖ УрО РАН, тел. (343) 2103858,
e-mail: wow@ipae.uran.ru

Неустроева Надежда Сергеевна, Институт экологии растений и животных УрО РАН,
лаборатория функциональной экологии наземных животных, аспирант
тел.: (343)2103858, e-mail: neustroevanadya@mail.ru

UDC 591: 597.6

Neustroeva N.S., Vershinin V.L.

SKELETAL DEVIATIONS OF FINGERLINGS OF TAILLESS AMPHIBIAN IN AN URBANIZING

Using the method of illumination of the soft tissues the authors studied a sample of fingerlings of three species of tailless amphibian (*Rana ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*) from populations living in urban and suburban areas of big industrial center - the city of Yekaterinburg, on the subject of deviant skeletal forms. It was established range, frequency and differences due to species affiliation and degree of anthropogenic transformation of the environment. It is shown that the most informative, well reflecting the gradient of anthropogenic transformation of the environment was kind of moor frog, which has high plasticity and variability of the adaptive strategy.

Key words: deviation of the skeleton, amphibian genus *Rana*, urbanization.

References:

1. Vershinin V.L. Distribution and amphibians species composition of Sverdlovsk city area // Informatsionnye Materialy Instituta Ekologii Rastenii i Zhivotnykh. Sverdlovsk, 1980. P. 5-6 (in Russian).
2. Vershinin V.L. Preliminary data on a possible influence of cercariosis on skeleton morphogenesis of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 on the eastern slope of Uralian mountains // Mountain ecosystems and its components: Proceedings of international conference, 2009. RAS, In-t of mountain territory ecology Kabardino-Balcar Scientific Center. Moscow: CMC, 2009. P.240-242 (in Russian).
3. Vershinin V.L. and Trubetskaya E.A. Brown frog mortality in embryonic, larval and postmetamorphic period at different levels of anthropogenic influence // Zhivotnye v Usloviyakh Antropogennogo Landshafta. Ekaterinburg, 1992. P.12-20 (in Russian).
4. Timofeev-Resovsky N.V. Genetics, evolution, significance of methodology in natural sciences. Lectures were read in Sverdlovsk in 1964. Ekaterinburg: Tokmas-Press, 2009. 240 p. (in Russian).
5. Trubetskaya, E.A. 1994. Experimental study of embryonic and larval survival in two brown frog species in the environment polluted by detergents // Ekologiya (Ekaterinburg). 1994. № 3. P. 87-93 (in Russian).
6. Shvarts, S.S. Ecological Regularities of Evolution. Moscow: Nauka Publ., 1980. 277 p (in Russian).
7. Shmalgausen I.I. Directions and regularities of evolutionary process. Selected works. Moscow: Nauka Publ., 1983. 277 p (in Russian).
8. Andrzejewski R. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I.Characteristics of populations in an urbanization gradient / R. Andrzejewski, J. Babinska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczynski // Acta theriologica. 1978. V.23. P.341-358.
9. Hecker L., Sessions S.K. Developmental analysis of limb deformities in amphibians // Bios (USA). 2001. V.72, №1. P.9-13.
10. Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributions patterns // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. 1959. № 2. P. 215-235.
11. Rasanen K., Laurila A., Merila J. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. I. Local adaptation // Evolution (USA). 2003a. V57, № 2. P.352-362.
12. Rasanen K., Laurila A., Merila J. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. II. Adaptive maternal effects // Evolution (USA). 2003b. V.57, № 2. P. 363-371.
13. Ruth S. Flukes produce legs in profusion // New Sci. 1987. V.113, №1551. P.24.
14. Sessions, S.K., Ruth S.B. Explanation for naturally occurring supernumerary limbs in amphibians // J. of Exp. Zool. 1990. V. 254. P.38-47.