

МОРФА STRIATA И ЕЕ РОЛЬ В ПУТЯХ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА РОДА RANA В СОВРЕМЕННОЙ БИОФЕРЕ

© 2004 г. В. Л. Вершинин

Представлено академиком В.Н. Большаковым 24.11.2003 г.

Поступило 25.12.2003 г.

Явление полиморфизма известно у массы видов, за эти стоит генетическая неоднородность особей в популяции [1]. Это внешнее отражение "...скрытого резерва внутривидовой изменчивости..." [2], а также адаптационного полиморфизма связанного с фенологическими (или иными) флуктуациями среды или отражающего историю расселения вида [3]. Случаи нейтрального полиморфизма крайне редки в силу его природы.

Работа выполнена на трех видах бесхвостых амфибий рода *Rana* – *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria* – главным образом на территории городской агломерации. В пределах города мы выделяем четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных: многоэтажная застройка (зона II), малоэтажная застройка (III), лесопарки (IV), в качестве контрольного (К) был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Приемлемость настоящей типизации была подтверждена гидрохимическими анализами.

У ряда видов лягушек рода *Rana* встречается так называемая морфа "striata", фенотипически проявляющаяся в виде светлой дорсомедиальной полосы. Анализ генетической природы признака свидетельствует о том, что это – моногенный мутант. Доминантный аллель диаллельного аутосомного гена – *striata* определяет наличие полосы (доминирование полное). Такой вариант наследования установлен для *R. arvalis* [4] и *R. ridibunda* [5]. Особенности наследования признака делают его хорошим маркером изменений генетической структуры популяции.

В [6] отмечена чувствительность особей морфы *striata* у *R. arvalis* к "заморным" явлениям, а также их относительно высокая энергоемкость. На сеголетках *R. arvalis* обнаружено [7], что выделение CO_2 в единицу времени на 1 г массы у *striata* по сравнению с особями морфы *maculata* выше в 1.5–2 раза, что, по мнению авторов, свидетельст-

вует о высоком уровне обменных процессов. В [8] показано, что сеголетки морфы *striata* у остромордой лягушки обладают низкой чувствительностью к тироксину, связанный с исходно высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов, что обуславливает [9] у них высокую миграционную способность и засухоустойчивость. Для особей *striata* *R. macrochemis* было установлено высокое среднее содержание гемоглобина в крови [9]. С.А. Шарыгин [10], изучавший *R. arvalis*, обнаружил, что содержание ряда металлов в организме *striata* значительно меньше, чем у других особей (только железа вдове больше); на этом основании он сделал предположение о связи встречаемости этой морфы на Урале с геохимией среды. Нами неоднократно отмечался рост доли морфы *striata* в популяциях на антропогенно измененных территориях. В [11] отмечено раннее половое созревание и короткая общая продолжительность жизни у особей *striata* остромордой лягушки. Изучение натриевой проницаемости кожи *R. arvalis* (наши данные) показало значительное ($F = 5.39$; $p < 0.0023$) ее снижение (более чем в 3 раза) у полосатых особей по сравнению с другими. Механизм снижения проницаемости пока не изучен, но исследование биоаккумуляции у остромордых лягушек выявило, что животные морфы *striata* накапливают в 5 раз меньше стронция-90, чем бесполосые (наши данные), марганца в 3.5 раза, хрома в 5 раз, никеля в 4 раза, олова в 6 раз, цинка в 2.5 раза меньше [10].

Обнаруженная особенность кожи особей *striata* позволила совершенно по-новому взглянуть на специфику ее физиологии. Снижение кожной проницаемости для целого ряда веществ (в том числе для кислорода) способствуют усилению роли легочного дыхания, что приводит к увеличению кислородной емкости крови за счет увеличения содержания гемоглобина. Высокий уровень гемоглобина и обусловил высокие концентрации железа в организме *striata*. Нашими исследованиями установлено, что для данной формы у сеголеток остромордой лягушки характерен высокий исходный уровень предшественников эритроцитов в крови – 63.7 против 52.7% ($F = 6.5$; $p = 0.0134$;

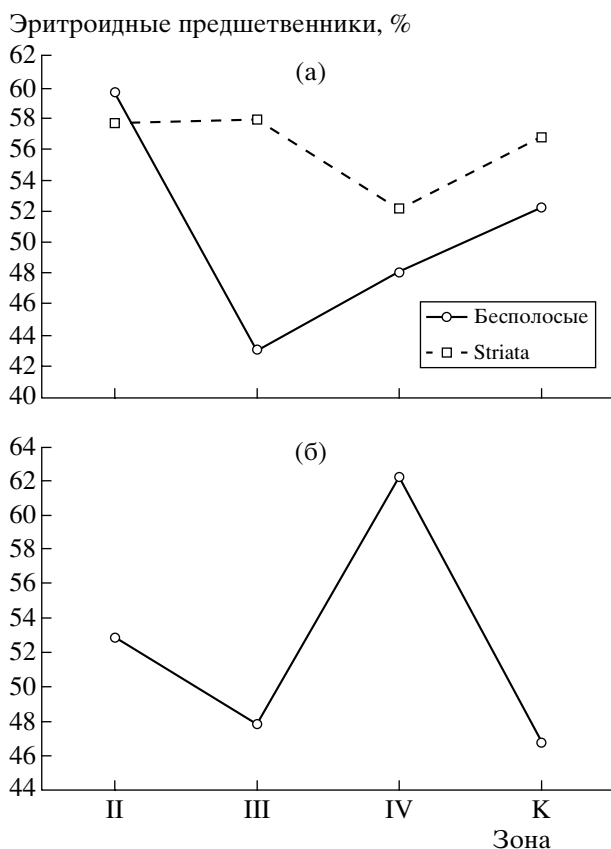


Рис. 1. Доля предшественников эритроцитов у разных морф сеголеток *R. arvalis* (а), *R. temporaria* (б) (суммарно за 2000–2002 гг.).

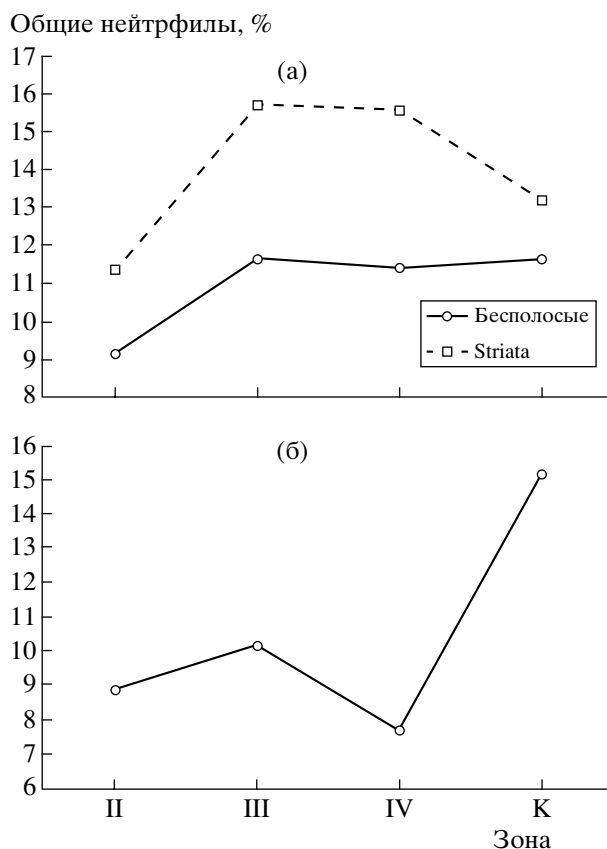


Рис. 2. Доля общих нейтрофилов у сеголеток *R. arvalis* (а), *R. temporaria* (б) (суммарно за 2000–2002 гг.).

$n = 60$). Это в сочетании с высокой реагентностью морфы *striata* создает ей гарантию от гемопоэтической депрессии (рис. 1а, 1б) при залповых выбросах предшественников эритроцитов в ответ на резкие изменения среды [12].

Данные о доле нейтрофилов у сеголеток *R. arvalis* (рис. 2а, 2б) морфы *striata* ($F = 7.995$; $p = 0.005$) и *R. ridibunda* ($F = 12.4$; $p = 0.007$) свидетельствуют о высоких фагоцитарных возможностях гемопоэтической системы особей *striata* у обоих видов. Интенсификация функции легких ведет к повышению уровня метаболических процессов и, как следствие, к сокращению общей продолжительности жизни: у *striata* 2.8 ± 0.16 ($n = 71$) против

3.3 ± 0.19 лет у бесполовых особей ($n = 42$) ($F = 4.11$; $p < 0.0451$) (табл. 1). Укорочение длительности жизненного цикла животных полосатой морфы способствует увеличению скорости эволюционных преобразований.

Возможно, высокая скорость обменных процессов и привела к снижению порога нервной возбудимости у особей *striata*. Сравнительный анализ возбудимости нервной ткани *R. arvalis* показал, что у *striata* порог возбуждения ниже (0.39 ± 0.04 , $F = 5.49$; $p = 0.02$; $n = 59$), чем у бесполовых (0.529 ± 0.035).

Относительно слабая способность к биоаккумуляции обусловила увеличение частоты встречаемости *striata* на территориях естественных и искусственных геохимических аномалий. Как уже отмечалось, в популяциях с территориями с низким уровнем антропогенной трансформации среды встречаемость морфы *striata*, как правило, меньшая у остромордой и озерной лягушек (табл. 2).

У симпатричного *R. arvalis* вида – *R. temporaria* морфа *striata* отсутствует [9]. Вероятно, эта морфа была утрачена предками травяной лягушки, что связано с тем, что зимующие травяные лягушки выдерживают гипоксию, используя кож-

Таблица 1. Средний возраст половозрелых *R. arvalis* (годы)

Зона	Бесполодые	<i>N</i>	Striata	<i>N</i>
II	3.2 ± 0.33	14	2.7 ± 0.37	11
III	3.4 ± 0.41	9	2.7 ± 0.39	10
IV	3.3 ± 0.32	15	2.6 ± 0.37	11
K	3.1 ± 0.21	33	3.0 ± 0.39	10

Таблица 2. Встречаемость морфы striata на городской территории (%)

Зона	II	III	IV	K
<i>R. arvalis</i>				
Взрослые	42.05 (n = 88)	42.86 (n = 42)	34.65 (n = 127)	22.02 (n = 109)
Сеголетки	44.73 (n = 2611)	37.55 (n = 514)	29.26 (n = 3835)	19.51 (n = 2466)
<i>R. ridibunda</i>				
Взрослые	89.36 (n = 47)	92 (n = 25)	0 (n = 19)	Нет данных*
Сеголетки	47.1 (n = 797)	26.7 (n = 30)	0 (n = 57)	Нет данных*

* *R. ridibunda* – вид-вселенец, не встречающийся вне города.

ное дыхание [13]. Зимовка у *R. temporaria* протекает, как правило, на дне водоемов, у *R. arvalis* – на суше [14], а при заморных явлениях особи *striata* наиболее уязвимы [6].

Высокая устойчивость к антропогенной трансформации среды характерна для *R. arvalis* и *R. ridibunda* – видов, обладающих таким генетическим вариантом, как *striata*. Можно сказать, что особи с дорсомедиальной полосой преадаптированы к геохимическим аномалиям среды.

Таким образом, различия в полиморфизме близких видов отражают видовую специфику путей адаптациогенеза, могут влиять на успех существования и воспроизводства популяций в условиях мозаичных антропогенных ландшафтов, что существенно сказывается на их дальнейшей эволюционной судьбе в условиях современной биосферы.

Автор глубоко признателен С.Ю. Терешину и А.В. Леденцову.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты 01-04-964, 01-04-49531).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Четвериков С.С. // Журн. эксперим. биологии. 1926. Сер. А. Т. 2. С. 3–54.
2. Гершензон М.С. // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2. № 1. С. 85–107.
3. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
4. Шупак Е.Л. В кн.: Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1977. С. 36.
5. Berger L., Smielowski J. // Amphibia–Reptilia. 1982. V. 3. P. 145–151.
6. Шварц С.С., Ищенко В.Г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. № 4. С. 127–134.
7. Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М. // Экология. 1974. № 1. С. 73–78.
8. Рункова Г.Г. В кн.: Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск, 1975. С. 18–104.
9. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.
10. Шарыгин С.А. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 24 с.
11. Леденцов А.В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.
12. Сюзюмова Л.М., Гребенникова С.И. В кн.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978. С. 32–47.
13. Boutilier R.G., Donohoe P.H., Tattersall G.J., West T.G. // J. Exp. Biol. 1997. V. 200. № 2. P. 387–400.
14. Северцов А.С., Ляков С.М., Сурова Г.С. // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59. № 3. С. 279–301.
15. Гаранин В.И. В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. М.: Наука, 1964. С. 127–133.