

ТРЕТИЙ СЪЕЗД  
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

**ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ**

Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

СПб: 2008. 468 с.

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщения, представленных на Третьем съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Пущино (Московской обл.) 9—13 октября 2006 г.

Издание предназначено для специалистов-герпетологов, зоологов широкого профиля (экологов, морфологов, систематиков, специалистов в области охраны природы), студентов биологических специализаций и преподавателей биологических факультетов высших учебных заведений.

Редакционная коллегия сборника:

И. И. Ананьева, И. И. Данилов, В. А. Дунаев, В. И. Ищенко,  
И. А. Лада, С. И. Литвинчук, В. Ф. Орлова, Э. М. Смирин,  
В. С. Туниев, В. И. Халиков

ISBN 978-5-98092-021-0

© Герпетологическое общество им. А. М. Никольского, 2008  
© Зоологический институт Российской академии наук, 2008

Российская академия наук  
Герпетологическое общество им. А. М. Никольского  
Зоологический институт  
Институт биофизики клетки

## ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

Материалы Третьего съезда  
Герпетологического общества им. А. М. Никольского

9—13 октября 2006 г.  
Пушино-на-Оке

Редакционная коллегия сборника:

Н. Б. Ананьева, И. Г. Данилов, Е. А. Дунаев,  
В. Г. Ищенко, Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук,  
В. Ф. Орлова, Э. М. Смирин, Б. С. Туниев, Р. Г. Халиков

Санкт-Петербург  
2008

Russian Academy of Sciences  
A. M. Nikolsky Herpetological Society  
Zoological Institute  
Institute of Cell Biophysics

THE PROBLEMS OF HERPETOLOGY

Proceedings of the 3th Meeting  
of the Nikolsky Herpetological Society

9—13 October 2006  
Putschino

Editorial Board:

N. B. Ananjeva, I. G. Danilov, E. A. Dunayev,  
V. G. Ishchenko, G. A. Lada, S. N. Litvinchuk,  
V. F. Orlova, E. M. Smirina, B. S. Tuniyev, R. G. Khalikov

Saint-Petersburg  
2008

## ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Rana* В СОВРЕМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

**В. Л. Вершинин**

Институт экологии растений и животных УРО РАН, Екатеринбург

### GENETIC-PHYSIOLOGICAL BASEMENTS OF ADAPTATION IN SPECIMENTS OF *Rana* GENUS IN MODERN ECOSYSTEMS

**V. L. Vershinin**

Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Science, Ural Division, Ekaterinburg

---

Due long term study of populations of three species of *Rana* genus — *R. arvalis*, *R. temporaria* and *R. ridibunda* it was shown that ecophysiology allows to understand biological explanation of some zoological phenomena that was founded in amphibian populations under effect of urbanization. It is known that individual accomodation, as a way of the adaptation to various conditions of environment is rather perfect, but energetically unprofitable. For this reason the serious qualitative differences in populations, that reducing a significance of physiological adaptations is much more important. Species adaptive potential in many respects is hereditary determined by the features of their physiology, specificity of populations polymorphism structure. Individual accomodation and the limits of its variability are preadaptive basis of population's stability to conditions of destabilised environment. Under conditions of modern ecosystem dominant mutations can promote to fast adaptive success of their anyone owner. So, information on genetic-phyliological features of amphibian species can give us predictable scenario of community transformation under effect of environmental changes.

---

Биологические особенности видов во многом определяют возможность их существования в новых условиях среды. Существует мнение, что успешное существование видов в условиях антропогенно модифицированных ландшафтов возможно только при условии, что они обладают определенным преадаптивным потенциалом (Porter, 1972), необходимым для успешной быстрой эволюции популяций при быстрых изменениях условий среды, **что в ряде случаев находит свое подтверждение** (Straalen, Wensen, 1986). В настоящее время большинство исследователей полагают, что сокращение численности амфибий и постепенное потепление климата — реальные события (Pounds, 2001). В ряду наиболее часто называемых факторов исчезновения популяций амфибий разрушение **среды** обитания и химическое загрязнение занимают ведущее место (Diamond, 1996, Schlumpf, Lichtensteiger, 1996). Сокращение популяций земноводных во многих районах планеты — одна из причин повышенного внимания исследователей к многолетней динамике популяционных параметров и видо-

вого состава амфибий в естественных и антропогенно трансформированных экосистемах (Long, 2001).

**В течение продолжительного периода** (1977—2006 гг.) проводили популяционные исследования трех видов бесхвостых амфибий (Anura, Ranidae) рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall. (**вид** — вселенец), *R. arvalis* Nilss., и *R. temporaria* L. (находящаяся на Урале у восточной границы своего распространения), населяющих урбанизированную территорию, которая типизирована (Вершинин, 1980) в соответствии со степенью освоенности и загрязнения (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, K — загородная популяция).

В силу имеющихся биологических различий, заложенных в норму реакции, виды по-разному реагируют на антропогенные модификации среды. **Нак**, максимальная выживаемость (в процентах от отложенной икры) в период метаморфоза (53-я стадия) на городской территории у травяной лягушки 2.5%, против 4.5% у остромордой и 57.9% у озерной. Наряду с общей для всех видов земноводных, населяющих городскую территорию, тенденцией к росту встречаемости морфологических девиаций в зависимости от степени урбанизации (размах морфологической изменчивости видов становится шире, растет частота уклоняющихся от «дикого типа» вариантов), отмечаются межвидовые различия. Спектр морфологических отклонений обладает значительной видоспецифичностью, имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида (у одних видов он уже, у других шире), что отражает их экологическую пластичность.

Дистанцированность спектров отклонений сеголеток из популяций, населяющих одну урбанизированную территорию, личиночное развитие которых проходит в сходных геохимических условиях, отражает различия в норме реакции видов, связанные с их филогенетическими различиями (рис. 1).

**В целом**, у сеголеток остромордой лягушки в городских популяциях 52.5% всех морфологических девиаций составляет депигментация радужины (Вершинин, 2004а), которая фактически является частичным альбинизмом (Dubois, 1979). Экспериментальные исследования, выполненные на *R. esculenta* (Rostand, Darre, 1970), показали, что этот признак определяется рецессивной мутацией, обуславливающей в гомозиготном состоянии полное отсутствие ксантофоров и иридиофоров (Richards, Tartof, Nace, 1969).

**Частота депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки выше** ( $\chi^2 = 28.9$ ;  $p < 0.001$ ) чем в лесной популяции — 1.62% и 0.39% соответственно. Встречаемость отклонения у сеголеток и **взрослых** животных на городской территории существенно различается — 1.68% и 0.47% ( $\chi^2 = 7.04$ ;  $p < 0.01$ ), а в загородной популяции — 0.35% и 0.42% ( $\chi^2 = 0.09$ ; различие недостоверно). Суммарная частота признака у сеголеток (1.37%) значимо ( $\chi^2 = 11.04$ ;  $p < 0.001$ ) выше, чем у взрослых (0.41%). **Об**

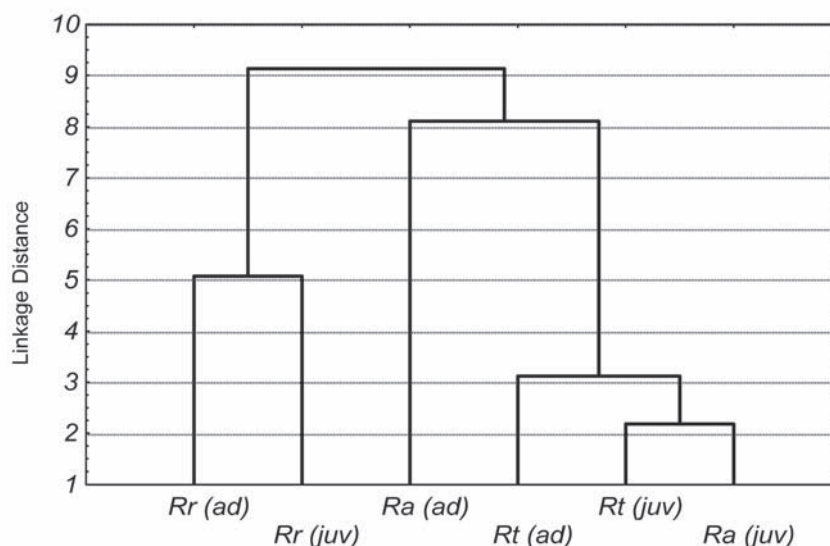


Рис. 1. Дистанцированность видовых спектров морфологических отклонений (*Rr* – *R. ridibunda*, *Ra* – *R. arvalis*, *Rt* – *R. temporaria*, ad – взрослые, juv – сеголетки).

видимому, гомозиготность этих особей по рецессивным аллелям отрицательно сказывается на их выживаемости.

Выявленные различия свидетельствуют о наличии инбридинговой депрессии в городских популяциях (Вершинин, 2004 а) и интенсивности преобразования генофонда на урбанизированной территории.

Низкая встречаемость этого отклонения у травяной лягушки (у сеголеток 0.04%;  $n = 4518$  и 0.19%;  $n = 538$  у взрослых) может быть связана с относительно большей, в сравнении с *R. arvalis*, ролью наследственной компоненты в процессах онтогенеза.

Встречаемость признака, определяемого доминантным аллелем диаллельного аутосомного гена (Morivaki, 1952; Moriya, 1952; Browder et. al., 1966; Щупак, 1977; Berger, Smielovski, 1982) — морфы *striata* — в популяциях *R. arvalis* и *R. ridibunda* на территории Екатеринбурга устойчиво выше ( $p < 0.01$ ) в течение 29 лет.

Согласно нашим данным (Вершинин, Герешин, 1999), натриевая проницаемость кожи морфы *striata* у *R. arvalis* существенно ( $F = 11.59$ ,  $p < 0.001$ ) ниже, чем у бесполовых животных —  $3.9 \pm 1.8$  против  $13.4 \pm 2.0$  мВ ( $n = 72$ ) соответственно. Этот факт свидетельствует о низкой эффективности работы калий-натриевого насоса, ответственного у амфибий за кожный транспорт. Следствием является слабая способность к биоаккумуляции и высокая скорость физиологических процессов. Первая особенность определяет увеличение частоты встречаемости *striata* в пределах естественным

и искусственных геохимических аномалий (Вершинин, 2004 б) и антропогенно дестабилизированных территорий. **Вторая** — значительное ( $F = 4.11$ ;  $p < 0.0451$ ;  $n = 42$ ) сокращение общей продолжительности жизни у особей *striata* —  $2.8 \pm 0.16$  ( $n = 71$ ) против  $3.3 \pm 0.19$ . **В популяциях травяной лягушки** в условиях урбанизации отмечается феномен акселерации, что в конечном итоге ведет к снижению их репродуктивных возможностей.

Одним из сопутствующих следствий высокой скорости обменных процессов стало снижение порога нервной возбудимости у особей *striata*:  $0.39 \pm 0.04$  ( $F = 5.49$ ;  $p = 0.02$ ), против  $0.529 \pm 0.035$  у бесполосых. Аккомодационные способности мышечной ткани свидетельствуют о том, что особи *striata* характеризуются относительно низкими адаптационными возможностями по сравнению с бесполосыми животными (константа аккомодации  $\lambda = 7.6 \pm 1.2$  против  $4.5$  мс;  $F = 3.83 \pm 0.9$ ,  $p < 0.05$ ). Это касается и такой специализированной мышечной ткани, как миокард. Установлено (Шкляр, Вершинин, 2005), что миокард морфы *striata* характеризуется снижением максимального изометрического напряжения, увеличением скорости развития напряжения, уменьшением времени достижения максимума напряжения и общей длительности сократительного акта. **В целом**, для миокарда *R. arvalis* и *R. temporaria* характерно снижение контрактильной способности миокарда в условиях искусственных ( $341.4 \pm 26.7\%$ , против  $150.3 \pm 32.6\%$ ;  $F = 5.36$ ;  $p = 0.0016$ ) и естественных ( $584.9 \pm 65.1\%$  и  $133.3 \pm 104.6\%$ ;  $F = 13.45$ ;  $p = 0.0004$ ) геохимических аномалий (Шкляр, Вершинин, 2003). Как следствие, возникает приспособительная реакция организма, проявляющаяся в гипертрофии сердечной мышцы и направленная на компенсацию сниженной сократительной активности миокардиальной ткани (Шкляр, Вершинин, 2002).

Изучение пролиферативной активности (Вершинин, Камкина, 2001) показало наличие у сеголеток II зоны слабой, но значимой линейной зависимости между митотическим индексом и индексом печени ( $p$  изменяется в пределах  $0.0012$ — $0.046$ ). Изучение флуктуирующей асимметрии мерных признаков свидетельствует о снижении их среднепопуляционных показателей в городских популяциях остромордой лягушки (Вершинин и др., 2007). Эти факты свидетельствуют о высокой степени согласованности процессов морфогенеза в городских популяциях *R. arvalis*. **Наличие адаптивного ответа**, выражающееся в снижении смертности и частоты морфологических отклонений, проявляется при снятии эффекта загрязнения воды в лабораторных условиях (Вершинин, Трубецкая, 1992; Вершинин, Камкина, 2001). Экофизиологический подход позволяет перейти от феноменологической стороны наблюдаемых явлений к пониманию их биологической сути.

**Известно**, что физиологические компенсации, как путь приспособления к различным условиям среды, весьма совершенны, но энергетически невыгодны (Шварц, 1974). По этой причине наличие глубоких качествен-



ных отличий популяционного ранга, снижающих роль физиологических адаптаций, намного важнее.

Адаптивный потенциал видов во многом определяется наследственно обусловленными особенностями их физиологии, спецификой структуры полиморфизма видов и популяций. **Индивидуальная аккомодация и пределы ее изменчивости** являются преадаптивной основой популяционной устойчивости к условиям дестабилизированной среды. **В условиях современных экосистем доминантные мутации** могут способствовать быстрому адаптивному успеху их носителей.

Таким образом, знание о наследственно обусловленных экофизиологических особенностях видов и отдельных генотипов позволяют не только оценить степень антропогенной трансформации, но и составить возможный сценарий преобразования структуры сообществ и популяций в условиях быстрых преобразований среды.

- Вершинин В. Л.*, 1980. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // **Проблемы экологии**, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск. С. 117—118.
- Вершинин В. Л.*, 2004 а. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // *Экология*. № 1. С. 69—73.
- Вершинин В. Л.*, 2004 б. **Морфа striata** — и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Доклады РАН. Т. 396. № 2. С. 280—282.
- Вершинин В. Л., Гилева Э. А., Глотов Н. В.*, 2007. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: **методические аспекты** // *Экология*. № 1. С. 79—82.
- Вершинин В. Л., Камкина И. Н.*, 2001. **Проллиферативная активность эпителия роговицы** и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // *Экология*. № 4. С. 297—302.
- Вершинин В. Л., Терешин С. Ю.*, 1999. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // *Экология*. № 4. С. 283—287.
- Вершинин В. Л., Трубецкая Е. А.*, 1992. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // *Животные в условиях антропогенного ландшафта*. Екатеринбург. С. 12—20.
- Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л.*, 2002. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек // *Сибирский экологический журнал*. № 6. С. 721—728.
- Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л.*, 2003. Характеристика сократительной функции миокарда как маркер биогеохимической специфики среды // *Современные проблемы атомной науки и техники*. Снежинск: Изд-во СГФТА. С. 448—450.
- Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л.*, 2005. Физиологическая гетерогенность популяций амфибий как проявление полиморфизма // 5 *Сибирский физиологический съезд*. **Томск**. С. 133.
- Щупак Е. Л.*, 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // **Информационные материалы института экологии растений и животных**. Свердловск: **ИЭРиЖ УрО АН СССР**. С. 36.

- Berger L., Smielowski J., 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. V. 3. P. 145—151.
- Browde L. W., Underhill J. C., Merrell D. C., 1966. Mid-dorsal stripe in the wood frog // J. Heredity. V. 57. № 2. P. 65—67.
- Diamond J. M., 1996. A-bombs against amphibians // Nature (Gr. Brit.). V. 383. № 6599. P. 386—387.
- Dubois A., 1968. Sur deux anomalies de la Genouille verte (*Rana esculenta*) // Bull. Soc. Linn. Lyon. V. 37. P. 316—320.
- Long J., 2001. Portrait of a crisis: The global amphibian assessment // World Conserv. V. 32. № 3. P. 23.
- Moriwaki T., 1952. The inheritance of the dorsal-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1 (zool.). V. 14. Art. 1—19. P. 159—164.
- Moriya K., 1952. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. 1 Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district // J.Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1. V. 13. Art. 19. P. 189—197.
- Porter K. R., 1972. Herpetology. Philadelphia; London; Toronto. 524 p.
- Pounds J. A., 2001. Climate and amphibian declines // Nature (Gr. Brit.). V. 410. № 6829. P. 639—640.
- Richards C. M., Tartof D. T., Nace G. W., 1969. A melanoid variant in *Rana pipiens* // Copeia. № 4. P. 850—852.
- Rostand J., Darre P., 1970. Une mutation de *Rana esculenta*: la grenouille aux yeux noirs // C. r. Acad. Sci. (D). V. 217. P. 1414—1415.
- Schlumpf M., Lichtensteiger W., 1996. Hormonaktive Umweltchemikalien: Ihre Rolle beim Artenverlust der Fauna // Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zurich. V. 141. № 4. S. 161—171.
- Straalen N. M. van, Wensen J. van, 1986. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body size and trophic level // Environ. Pollut. V. 42. P. 209—221.