

УДК @@@

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ МЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ У ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ: МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

© 2006 г. В. Л. Вершинин, Э. А. Гилева, Н. В. Глотов

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул.8 Марта, 202
Поступила в редакцию 11.04.2005 г.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, амфибии, методические аспекты.

Флуктуирующая асимметрия (ФА) (ненаправленные отклонения от билатеральной симметрии) как мерных, так и неметрических признаков является мерой онтогенетической нестабильности, которая, по мнению ряда авторов, возрастает под влиянием геномного или средового стресса, что позволяет использовать ФА для оценки состояния природных популяций, подвергающихся антропогенным воздействиям (например, Parsons, 1992; Захаров, 2001). Такой подход представляет несомненный интерес по отношению к амфибиям, которые, с одной стороны, обнаруживают повсеместное снижение численности (Halliday, 1998; Collins, Storfer, 2003), а с другой – в течение многих лет сохраняются в экстремально жестких условиях урбанизации, несмотря на высокую частоту морфологических аномалий (Verashinin, 1995; Вершинин, Камкина, 2001). Известно, что надежность оценок ФА зависит от соблюдения ряда методических требований (Palmer, 1994; Van Dongen, 1999). Некоторые из них являются общими для всех организмов (достаточные размеры выборок, репрезентативность набора оцениваемых признаков и т.д.), а другие связаны со спецификой объекта. Так, приступая к исследованию метрических признаков у амфибий, необходимо учитывать, что обычно материал подвергается фиксации, и хранение в фиксаторе может оказывать влияние на оценки ФА. Мы исследовали эту возможность на примере двух популяций остромордой лягушки, находящихся в черте г. Екатеринбурга. В одной из них животные обитают в относительно благополучных условиях, а в другой подвергаются жестким негативным воздействиям среды, что позволяет ожидать заметной дестабилизации их онтогенеза.

Сеголетки *Rana arvalis* Nilss. были отловлены 4 и 5 августа 2003 г. в лесопарке “Калиновские разрезьы” на севере Екатеринбурга ($n = 26$) и в районе Южной автостанции ($n = 15$) соответственно. Водоемы лесопарка возникли в результате затопления старых выработок. Тип растительности – сосняк разнотравно-злаковый с кустарничками.

Результаты проведенных нами в 2003 г. гидрохимических анализов свидетельствуют о том, что в соответствии с эколого-санитарной классификацией качества поверхностных вод, предложенной В.Н. Жукинским с соавт. (1981), качество воды в одном из нерестовых водоемов лесопарка соответствует 2-му классу (чистая) разряда 2б (вполне чистая), в другом – 3-му классу 3б-го разряда (удовлетворительной чистоты). В районе остановки “Южная” нерестовый водоем находится в бывшей пойме реки, забранной в подземный коллектор. Качество воды соответствует 4-му классу (загрязненная) 4б разряда (сильно загрязненная). По ряду показателей (запах, цветность, содержание кислорода и пр.) состояние водоема можно охарактеризовать как критическое.

У свежееотловленных особей, а также у особей, помещенных на два месяца в фиксатор (70%-ный этиловый спирт), измеряли стандартные для земноводных промеры тела (Банников и др., 1977; Терентьев, Чернов, 1949; Терентьев, 1950): длины бедра, голени, рострума, глаза, височного пятна, пятого пальца и высоту пяточного бугра. Промеры производили штангенциркулем с ценой деления 0.1 мм. В качестве биометрического руководства была использована известная работа Палмера (Palmer, 1994). Статистическую значимость ФА оценивали по соотношению средних квадратов для взаимодействия факторов и для ошибки измерения в рамках дисперсионного анализа (смешанная модель, факторы “особь” и “сторона тела”). Показателем флуктуирующей асимметрии служил индекс ФА₂, равный абсолютной разнице значений признака справа и слева, деленной на среднее значение признака.

Приведенные в таблице результаты измерений показывают, что пребывание в фиксаторе привело к небольшому уменьшению средних значений большинства промеров у лягушек из обеих популяций. Такое уменьшение наиболее выражено и статистически значимо в случае длин бедра, голени и височного пятна, т.е. промеров, выполненных хотя бы отчасти на мягких тканях

Размерные характеристики и флуктуирующая асимметрия у остромордой лягушки из двух популяций

Характеристика	Калиновский лесопарк ($n = 26$)						Южная ($n = 15$)					
	свежие			фиксированные			свежие			фиксированные		
	среднее значение, мм	доля дисперсии на ошибку измерения, %	флуктуирующая асимметрия (ФА2, $\times 10^3$)	среднее значение, мм	доля дисперсии на ошибку измерения, %	флуктуирующая асимметрия (ФА2, $\times 10^3$)	среднее значение, мм	доля дисперсии на ошибку измерения, %	флуктуирующая асимметрия (ФА2, $\times 10^3$)	среднее значение, мм	доля дисперсии на ошибку измерения, %	флуктуирующая асимметрия (ФА2, $\times 10^3$)
Длина бедра	7.57	6.3	Незначима	7.42	1.8	26.75	8.82	8.5	Незначима	8.65	4.3	20.71
Длина голени	7.36	1.2	»	7.14	1.5	Незначима	8.66	3.4	»	8.35	2.5	Незначима
Длина рострума	2.79	54.9	»	2.78	15.4	»	3.13	47.4	»	3.08	18.7	»
Длина глаза	1.95	50.3	»	1.94	37.3	»	2.06	66.8	»	2.04	59.3	»
Длина височного пятна	3.59	40.2	»	3.46	13.9	59.09	4.02	26.7	»	3.89	18.3	62.27
Длина пятого пальца	2.27	23.4	»	2.31	16.1	Незначима	2.55	24.1	»	2.60	19.4	Незначима
Высота пяточного бугра	0.81	65.0	»	0.86	25.7	»	1.03	39.2	»	1.03	35.4	»
R_S	-0.786			-0.929			-0.714			-0.929		
(P)	0.036			0.003			0.071			0.003		

Примечание: R_S – коэффициент ранговой корреляции между средним значением признака и ошибкой измерения (незначимыми принимаются различия при $P > 0.05$).

($F = 11.13$ – 144.32 ; $df = 1/25$ или $1/14$; $P = 0.004$ – 0.0001 – по результатам дисперсионного анализа с факторами “особь”, “сторона тела” и “воздействие фиксатора”, смешанная модель). В то же время у животных из Калиновского лесопарка после фиксации несколько возросла высота пяточного бугра ($F = 5.13$; $df = 1/25$; $P = 0.032$). Эта, казалось бы, парадоксальная ситуация связана с большой ошибкой измерения, которая обнаруживает значимую отрицательную связь с абсолютным размером измеряемой структуры (см. таблицу). Среди изученных признаков именно пяточный бугор имеет наименьший размер и – в случае свежего материала из контрольной популяции – наибольшую ошибку измерения. В результате фиксации доля дисперсии, приходящаяся на ошибку измерения, заметно уменьшалась (для некоторых признаков в 2–3 раза), и именно на фиксированном материале в обеих популяциях для двух признаков (длин бедра и височного пятна) была обнаружена значимая ФА. Для остальных признаков она не отличалась значимо от нуля, поэтому мы не приводим ее оценки.

Для длины бедра в обеих популяциях было обнаружено значимое взаимодействие факторов “сторона тела” и “воздействие фиксатора” ($F = 25.81$, $df = 1/25$, $P = 3 \times 10^{-5}$ в Калиновском лесопарке и $F = 6.480$, $df = 1/14$, $P = 0.023$ на остановке “Южной”), которое согласуется с предположением работавших с желтопятнистой амбистомой К.А. McCoy и R.N. Harris (2003) о том, что пребывание амфибий в фиксирующей жидкости может привести к искажению пропорций тела амфибий и артефактному выявлению ФА мерных признаков, связанных с мягкими тканями. Однако такое взаимодействие отсутствовало в случае остальных изученных нами признаков, в том числе височного пятна ($F = 1.170$, $df = 1/25$, $P = 0.323$ в Калиновском лесопарке и $F = 0.141$, $df = 1/14$, $P = 0.713$ на Южной автостанции), ФА которого после фиксации стала значимой, так что гипотеза указанных авторов остается неподтвержденной.

Таким образом, у остромордой лягушки из Екатеринбурга не обнаружена связь между ФА мерных признаков и силой антропогенного стресса: для пяти промеров ФА оказалась незначимой

в обеих популяциях, а в случае двух остальных признаков лишь ФА2 длины бедра была выше в более неблагоприятной популяции. Между тем о существенных различиях между изученными популяциями по степени стресса свидетельствует достоверная разница по частоте встречаемости крупных морфологических отклонений у сеголеток – 38.7% ($n = 24$) на остановке “Южная” и 9.1% ($n = 66$) – в Калиновском лесопарке ($\chi^2 = 15.6$; $df = 1$, $P = 0.0001$). По-видимому, более чувствительным индикатором негативных воздействий на популяции амфибий является ФА неметрических признаков, как это наблюдалось у представителей рода *Rana* в средней полосе России (Чубинишвили, 1997; Устюжанина, 2002). У *R. pipiens* в стрессующих условиях также увеличивалась частота деформированных особей, причем это сопровождалось ростом ФА неметрических признаков, в то время как по мерным признакам ситуация с ФА была неоднозначной (Gallant, Teather, 2001).

Все же для обоснованного заключения о неэффективности ФА мерных признаков как индикатора популяционного стресса у амфибий нужно исследовать значительно большее число промеров, увеличив размеры выборок, причем для уменьшения ошибки измерения следует использовать фиксированный материал. Отсутствие заметной дестабилизации онтогенеза у лягушек из Екатеринбурга может быть следствием небольшого числа изученных признаков и недостаточным объемом выборок, особенно из популяции на ост. “Южная”. Кроме того, возможно, что в процессе адаптации к длительному техногенному стрессу у амфибий выживают лишь особи с высокой степенью онтогенетического гомеостаза, что приводит к уменьшению среднепопуляционных показателей ФА (Северцова, 2002; Вершинин, 2004).

Работа поддержана грантом РФФИ № 03-04-49776. Благодарим Л.Э. Ялковскую за техническую помощь в обработке материала, а И.А. Кшняева – за плодотворное обсуждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

Вершинин В.Л. Использование крайних вариантов изменчивости для анализа популяционной специфики (на примере *Rana arvalis* Nilss.) // Методы популяционной биологии: VII Всеросс. семинар. Сыктывкар, 2004. С. 33–34.

Вершинин В.Л., Камкина И.Н. Пролиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза

неза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // Экология. 2001. № 4. С. 297–302.

Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001, № 3. С. 164–168.

Жукинский В.Н., Окснюк О.П., Олейник Г.Н., Кошелева С.И. Принципы и опыт построения экологической классификации качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17. № 2. С. 38–48.

Северцова Е.А. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2002. 24 с.

Терентьев П.В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 354 с.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М.: Сов. наука, 1949. 339 с.

Устюжанина О.А. Биоиндикационная оценка качества окружающей среды по стабильности развития и фенетике бесхвостых амфибий *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, *R. temporaria* Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга, 2002. 20 с.

Чубинишвили А.Т. Морфогенетическая и цитогенетическая характеристики природных популяций зеленых лягушек гибридного комплекса *Rana esculenta* в естественных условиях и подверженных антропогенному воздействию Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 19 с.

Collins J.P., Storer A. Global amphibian declines: sorting the hypotheses // Diversity and distribution. 2003. V. 9. № 2. P. 89–98.

Gallant N., Teather K. Differences in size, pigmentation and fluctuating asymmetry in stressed and non-stressed northern leopard frog (*Rana pipiens*) // Ecoscience. 2001. V. 8. № 4. P. 430–436.

Halliday T.R. Where have all the frogs gone? // People and Planet. 1998. V. 7. № 4. P. 22–23.

McCoy K.A., Harris R.N. Integrating developmental stability analysis and current amphibian monitoring techniques: An experimental evaluation with the salamander *Ambystoma maculatum* // Herpetologica. 2003. V. 59. № 1. P. 22–36.

Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Markow T.A. (ed). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994. P. 335–364.

Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genetic stress // Heredity. 1992. V. 68. № 3. P. 361–364.

Sokal R.R., Rohlf F. J. Biometry. 3rd ed. New York: Freeman and Co, 1995. 850 p.

Van Dongen S. Accuracy and power in fluctuating asymmetry studies: effects of sample size and number of within-subject repeats // J.Evol.Biol. 1999. V. 12. № 3. P. 547–550.

Vershinin V.L. Types of morphological anomalies of amphibians in urban regions // Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Kuzmin S.L., Dodd C.K., Jr., Pikulik M.M. Eds. Moscow: Pensoft, 1995. P. 91–98.