

УДК 591: 597.6

РОЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ГЕОХИМИИ В МОРФОГЕНЕЗЕ АМФИБИЙ (НА ПРИМЕРЕ ДЕВИАНТНЫХ ФОРМ *RANA ARVALIS* NILSSON, 1842)

В.Л. Вершинин*, **, С.Д. Вершинина*

**Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

***Уральский Федеральный университет, Екатеринбург*

vol_de_mar@list.ru

ВВЕДЕНИЕ

Морфологические аномалии амфибий их встречаемость, спектр и распространение в популяциях различных видов в мире становится все более обсуждаемым вопросом в связи с глобальным сокращением их численности и снижением биоразнообразия. Осуществляются попытки организации локального, регионального и глобального мониторинга с целью установить причины их массового проявления, выявить закономерности их флуктуаций, найти объяснение данного феномена и попытаться прогнозировать потенциальные «горячие точки». Однако этому мешает сложный характер распределения и временной динамики данного явления, что связано с эпизодическим характером их возникновения, а также непропорционально высокой долей вклада локальных факторов (Reeves et al., 2013).

В истории биосферы известны примеры резкого возрастания фенотипического проявления скрытой изменчивости, что связывается с входжением группы в некогерентную фазу эволюции (Красилов, 1986). Известно (Шишкин, 2017), что как процесс вымирания, так и возникновение нового таксона сопровождаются всплеском изменчивости (терминальная неустойчивость и архаическое начальное многообразие). При высоких концентрациях ряда элементов в среде и значительных колебаниях геохимических факторов возрастают темпы эволюционных преобразований благодаря генотипическим различиям в толерантности особей в популяциях (Ковальский, 1963). Идеи о возможном влиянии геохимических параметров среды на процессы эволюции и формообразования (морфогенеза) высказывались еще начале XX в. А. Лаббэ полагал, что основные группы беспозвоночных

могли сформироваться при воздействии на яйцо изменений солености и pH воды (Labbé, 1924). Современные данные свидетельствуют о том, что повышение концентраций ионов (рост минерализации), кроме повышения смертности оказывает влияние на физическую механику онтогенеза (von Dassow, Dawidson, 2011), **что может менять дефинитивные формы.** Показано, что изменение ионного состава, вызывает стресс и повышение уровня кортикостерона у головастиков (Chambers, 2009), что способствует выходу в фенотип вариантов, уклоняющихся от дикого типа.

Мозаичность геохимических параметров среды может оказаться фоновым для видообразования на очень небольшом по протяженности участке сплошного ареала. Так, защелачивание почв на острове Лорд-Хау, как следствие вулканической деятельности, привело к расхождению по времени цветения и, со временем, обособлению двух видов пальм путем симпатрического видообразования (Savolainen et al., 2006). **В условиях антропогенного загрязнения изменение pH почвы способно вызывать расхождение во времени цветения у злака – *Anthoxanthum odoratum* и репродуктивной изоляции соседних популяций (Snaydon & Davies, 1976).** **На примере современных биоценологических кризисов (пересыхание Арала) описана адаптивная радиация у моллюска – *Cerastoderma isthmicum*.** Воздействие критической солености способствовало росту доли аномалий развития и взрывному расширению фенотипической изменчивости, превышающей пределы нормы реакции вида и отражающей коренную перестройку генофонда популяций (Андреев, Андреева, 2003).

Уральский регион характеризуется сложной природной ландшафтной и геохимической обстановкой – состоит из множества биогеохимических провинций. Кроме того, природная геохимия осложнена наличием индустриального загрязнения, сочетающегося с урбанизацией. Амфибии – анамнии, чей онтогенез протекает в открытой среде небольших водоемов, обладающие сложным жизненным циклом и высокой проницаемостью кожи, в значительной мере зависят от внешних факторов среды, что является предпосылкой для появления девиантных морфологических форм. Акселерация эмбриогенеза в условиях теплового загрязнения (Вершинин, 2011) и напротив, ретардация личиночного развития под действием поллютантов (Слепян, Грэфнер, 1989) нарушают нормальный ход онтогенеза, способствуя гетерохрониям. Присутствие в среде эндокринных дизрапторов (Hayes et al., 2006; Skelly et al., 2010) может приводить к изменениям в гормональном фоне, что, как известно, оказывает влияние на дефинитивную морфологию скелета (Меркулова, 2011). В целом, у сеголеток остромордой лягушки 7 вариантов отклонений, составляющие 26,8% от общего числа аномалий, формируются по типу гетерохроний (Вершинин, 2017). Установлена зависимость целого ряда морфологических признаков амфибий от уровня загрязнения среды. Так, выявлена положительная высокодостоверная связь

между долей сеголеток *Lissotriton vulgaris* с закрытым срединным швом черепа и уровнем минерализации поверхностных вод местообитаний (Перехрест, Трофимов, 2016), а также частотой и спектром скелетных аномалий сеголеток *R. temporaria* и минерализацией нерестовых водоемов (Неустроева, 2012). Природные, нефрагментированные популяции *R. temporaria*, населяющие естественные биогеохимические провинции, могут отличаться высокой частотой аномалий периферического скелета, но узким, в сравнении с урбанизированными территориями, спектром таких отклонений (Вершинин, 2009). Таким образом, изучение девиантной морфологии земноводных в условиях геохимической специфики фрагментированной урбанизированной территории представляет несомненный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Цель исследования – изучение встречаемости и распределения ряда аномалий на урбанизированной территории крупного мегаполиса (г. Екатеринбург) в зависимости от геохимического градиента. Для проведения сравнительных исследований на урбанизированных территориях разработана типизация урбанизированных территорий (Vershinin, 2015). Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется, главным образом, не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности. I зона – центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В данной зоне амфибии отсутствуют. II зона – районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности. III зона – малоэтажная застройка, в основном районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам. IV зона – лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки. В качестве контроля была выбрана лесная территория в 23 км от Екатеринбурга.

Ландшафтная типизация подтверждается ежегодными гидрохимическими анализами нерестовых водоемов. Гидрохимические анализы выполнены в Институте водного хозяйства и охраны водных ресурсов в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета.

Изучены городские и загородные популяции остромордой лягушки – самого эвритопного в естественных и антропогенных ландшафтах исследуемого региона вида амфибий. Общий объем материала – 17257 экз. сеголеток *R. arvalis*.

Анализ морфологических аномалий выполнен в соответствии с современными методологией, классификацией и терминологией (Henle et al.,

2017). Для природных популяций был выполнен анализ территориального распространения и встречаемости пяти вариантов аномалий (из установленных 23), обладающих устойчивым (дискретным) проявлением и являющихся уникальными для популяций остромордой лягушки на исследуемой территории. Две из рассматриваемых аномалий – наиболее часто встречающиеся (Вершинин, 2017) и распространенные на урбанизированной территории: депигментация радужины и диссипация меланина. Депигментация радужины у *R. arvalis* обусловлена рецессивной мутацией (Dubois, 1968) экспрессивность и пенетрантность которой зависят от условий (Вершинин, 2004). Диссипация меланина связана с нарушением реактивности меланобластов кожи при сильном уровне загрязнения (Воронова и др., 1983). Также проведена оценка частот микрофтальмии – аномалии, связанной с дисфункцией гена интегрина, приводящей к постепенному снижению уровня всех интегринов в хрусталике и как итог – к отклонению от нормы (Смирский и др., 2013). Кроме того, проанализированы встречаемость и распространение двух сублетальных аномалий, проявляющихся после завершения метаморфоза – мандибулярная гипоплазия (редуцированная нижняя челюсть) и артрогрифоз передних конечностей (синдром неподвижных передних конечностей по Е.Е. Коваленко (Коваленко, 2000)). Полученные сведения сопоставлены с эколого-геохимическими градиентами и хронологической спецификой урбанизированной территории (Екатеринбург).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетний мониторинг состояния поверхностных вод местообитаний на территории городской агломерации Екатеринбурга свидетельствует о наличии устойчивого геохимического градиента (Вершинин, 2011), выражающегося в повышении рН, усилении общей минерализации, росте концентраций сульфатов, хлоридов и ряда других ионов (Vershinin et al., 2015).

Значительное изменение геохимии среды, благодаря аккумулярующему характеру городских экосистем, а также фрагментация местообитаний, приводящая к формированию малочисленных изолированных популяций, существенно влияют на изменение пределов популяционной фенотипической нормы, сопутствующий спектр крайних вариантов изменчивости и частоты аномалий. Отмечено наличие прямой линейной зависимости ($R=0.988$, $F=79.1$; $p=0.01$) между общей минерализацией нерестовых водоемов и суммарной встречаемостью морфологических аномалий у сеголеток остромордой лягушки.

Наземная площадь местообитаний уменьшается с ростом урбанизации, в то время как изоляция и фрагментация среды усиливаются (Vershinin, 2002). Наличие физических (территориально-пространственных) изоляционных барьеров, также один из важных факторов формирования специфики генетической структуры и нового фенооблика популяций в условиях

повышения их инбредности. Изоляты нередко характеризуются ростом гомозиготности и выходом в результате инбридинга в фенотип редких и уклоняющихся вариантов, обладающих конститутивной слабостью (Гершензон, 1941). Так, в популяциях, находящихся на территории городской агломерации, отмечен рост частоты депигментации радужины – маркера степени гомозиготности популяций от 0.19% в загородной популяции до 2.9% в популяциях селитебной части города (табл. 1).

Встречаемость диссипации меланина кожных покровов растет в градиенте урбанизированной среды от 0.06% в лесной популяции до 7.6% в отдельных популяциях многоэтажной застройки (табл. 1). Также имеет место хронографическая изменчивость встречаемости отклонений, обусловленная спецификой конкретного сезона (табл. 1). Как уже отмечалось, в целом суммарная частота морфологических аномалий в популяциях урбанизированной территории связана с уровнем загрязнения среды местообитаний.

Несмотря на прекращение потока генов между отдельными изолятами, направленность изменчивости девиантных форм по основным вариантам спектра аномалий сходна (табл. 1). При этом, если частоты морфологических отклонений связаны с локальными геохимическими особенностями местообитаний, то набор вариантов, выходящих за пределы нормы реакции скорее зависят от видовой специфики (Вершинин, 2017), нежели от состава поллютантов.

На примере адаптивной радиации и видообразования церастодерм при достижении критической солености отмечен параллелизм и векторизованность морфологической изменчивости в популяциях изолированных малого и большого Арала (Андреев, Андреева, 2003). Локальные популяции, сохраняющиеся на урбанизированных территориях, представляют собой своеобразные модельные ячейки, изолированные друг от друга, в которых также наблюдается сходная направленность морфологических трансформаций фенооблика при отсутствии обмена генетической информацией, о чем свидетельствует рост гомозиготности городских популяций (Макеева и др., 2006; Вершинин, 2004).

Наличие определенной канализованности путей эволюции, как результата прошлой истории вида отмечалось Л.С. Бергом (1922). Повсеместность параллелизмов и конвергенции, параллельной изменчивости он связывал с упорядоченным характером онтогенеза. «Развитие идет, нередко вопреки внешним условиям, в определенном направлении в силу внутренних конституционных причин, связанных с химическим строением протоплазмы» (Берг, 1977). Вместе с тем, картина пространственного распространения редких наследственных отклонений – мандибулярной гипоплазии, микрофтальмии и артрогрифоза (табл. 2) свидетельствует о том, что их распространение в популяциях ограничено наличием физических территориальных барьеров.

Таблица 1. Распространение и суммарная встречаемость исследуемых аномалий у сеголеток в популяциях *R. arvalis* (в % от общего числа животных) на территории г. Екатеринбурга.

Местообитание	Зона	Минерализация (мг/дм ³)	1 (0.5-14.3)	2 (1.1-44.4)	3 (0.3-7.1)	4 (0.025-0.28)	5 (1.6-3.1)
Куйбышева	II	840.0	0.31	6.88	0	0	0.08
Белинского	II	651.0	2.21	1.47	0	0	0
Крылова	II	613.9	0.34	2.38	0	0	0
Декабристов	II	499.1	0	0	0	0	0
Ясная	II	497.3	0.31	1.23	0	0	0
Ольховка	II	443.3	0	4.0	0	0	0
Южная	II	361.0	2.9	4.0	0	0	0
ЦПКиО	III	359.1	0.38	1.95	0.76	0	0
Патрушиха	III	291.3	2.06	0.41	0	0	0
Контрольная	III	221.9	1.54	0.93	0	0	0
Самолетная	III	217.3	1.08	0.27	0	0	0
Калиновские разрезы	IV	165.2	0.32	1.05	0.16	0.08	0
Шарташ	IV	148.1	0.57	0.26	0.21	0	0
Режевской тракт	K	136.2	0.19	0.06	0.25	0.06	0.06

Примечание. 1 – депигментация радужины; 2 – диссипация меланина; 3 – мандибулярная гипоплазия; 4 – микрофтальмия; 5 – артрогрифоз передних конечностей. В скобках – пределы встречаемости аномалии за период с 1980–2016 гг. Подробные данные о положении местообитаний см. Vershinin et al., 2015.

ВЫВОДЫ

Геохимический фон, а также инсуляризация сплошного ареала на ряд изолятов существенно меняют популяционную норму фенооблика и сопутствующий спектр крайних вариантов изменчивости.

Расширение пределов популяционной изменчивости в отдельных городских популяциях происходит сходным образом и характеризуется ограниченностью и определенной векторизованностью.

Влияние наличия изоляционных барьеров на распространение аномалий проявляется в случае ряда редких уникальных отклонений.

Специфика спектра и частоты девиантных форм может быть использована в качестве сигнальной (индикаторной) информации об уровне стабильности онтогенеза, сокращении генетического разнообразия, снижении жизнеспособности популяций и потенциальной угрозе их существования.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-28) и программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.А03.21.0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Н.И., Андреева С.И. 2003. О взрывном видообразовании, протекающем на наших глазах в высыхающем Аральском море. Омск: Изд-во Омского гос. пед. ун-та, 382 с.
- Берг Л.С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей / Тр. географ. ин-та. Т. 1. Петербург: Гос. изд-во. 306 с.
- Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции. Л.: Наука. 388 с.
- Вершинин В.Л. 2004. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология. № 1. С. 69–73.
- Вершинин В.Л. 2009. Внешние аномалии в популяциях травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) Уральской горной страны / Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов. Ч. 2. Минск, ООО «Мэджик», ИП Вараксин. С. 406–409.
- Вершинин В.Л. 2011. Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий // Вопр. герпетологии. Мат-лы 4 съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. СПб: Русская коллекция. С. 56–65.
- Вершинин В.Л. 2017. Сравнительный анализ спектров морфологических аномалий сеголеток четырех видов лягушек (Ranidae) // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Мат-лы Всерос. конф. и школы молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского / Ред. А.Б. Поповкина, Е.Г. Потапова, Н.В. Крюкова. М.: Т-во научн. изд. КМК. С. 52–55.
- Воронова Л.Д., Голиченков В.А., Попов Д.В. и др. 1983. Реакции пигментной системы личинок земноводных на малые концентрации некоторых пестицидов // Проблемы экол. мониторинга и моделиров. экосистем. Т. 4. С. 77–90.
- Гершензон С.М. 1941. Мобилизационный резерв внутренней изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Грефнер Н.М., Слепян Э.И. 1989. Явление ретардации личиночного развития у амфибий и дисхемия пресных вод // Вопр. герпетол. Киев. С. 68–69.
- Коваленко Е.Е. 2000. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura). Автореф. дис. д.б.н. СПб. 117 с.
- Ковальский В.В. 1963. Возникновение и эволюция биосферы // Успехи совр. биол. Т. 55. Вып. 1. С. 45–67.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы эволюционного учения. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 140 с.

- Макеева В.М., Белоконь М.М., Малюченко О.П., Леонтьева О.А. 2006. Оценка состояния генофонда природных популяций позвоночных животных в условиях фрагментированного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере бурых лягушек) // Генетика. Т. 42. № 5. С. 628–642.
- Меркулова К.М. 2011. Роль тиреоидных гормонов в регуляции онтогенеза черепа испанского тритона (*Pleurodeles waltii*, Salamandridae, Urodela) // **Вопр. герпетол.** Мат-лы 4 съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. СПб: Русская коллегия. С. 172–177.
- Неустроева Н.С. 2012. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды. Автореф. дис. к.б.н. Казань. 22 с.
- Перехрест Е.В., Трофимов А.Г. 2016. Изменчивость краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 в градиенте урбанизации // Экология: факты, гипотезы, модели: мат-лы конф. молодых ученых, посвящ. 170-летию В.В. Докучаева, Екатеринбург, 11–15 апреля 2016 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Гощицкий. С. 72–75.
- Симирский В.Н., Дункан М.К., Пальцев М.А., Сучков С.В. 2013. Интегрин $\beta 1$ как интегрирующий элемент в системе межклеточной кооперации, обеспечивающей поддержание прозрачности хрусталика // Докл. АН. Т. 453. № 3. С. 342–345.
- Трофимов А.Г. 2016. Межпопуляционное сравнение аномалий скелета *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771 // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биол. Вып. 3. С. 149–155.
- Шишкин М.А. 2017. Поиск организационного равновесия как движущий фактор структурных изменений // Тез. конф. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия», 22–24 ноября 2017 г., Москва. М.: ПИН РАН. С. 73–75.
- Chambers D.L. 2009. Abiotic factors underlying stress hormone level variation among larval amphibians / Dissertation. Blacksburg, VA (Virginia). 143 p.
- Dubois A. 1968. Sur deux anomalies de la Genouille verte (*Rana esculenta*) // Bull. soc. Linn. Lyon. V. 37. P. 316–320.
- Hayes T.B., Case P., Chui S. et al. 2006. Pesticide mixtures, endocrine disruption, and amphibian declines: are we underestimating the impact? // Environ Health perspect. Apr. 114 Suppl. 1. P. 1–70.
- Henle K., Dubois A., Vershinin V. 2017. **Commented glossary, terminology, and synonymies of anomalies in natural populations of amphibians** // Mertensiella. V. 25. P. 9–48.
- Labbé A. 1924. Une conception nouvelle de l'adaptation: l'allélogénèse // Rev. sci. № 10. P. 295–301.
- Reeves M.K., Medley K.A., Pinkney A.E. et al. 2013. Localized Hotspots Drive Continental Geography of Abnormal Amphibians on U.S. Wildlife Refuges // PLoS ONE. V. 8. № 11. e77467. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077467>
- Savolainen V., Anstett M.-C., Lexer C. et al. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // Nature advance online publication; published online 8 February doi:10.1038/nature04566

- Skelly D.K., Bolden S.R., Dion K.B. 2010. Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes // *EcoHealth*. V. 7. I. 3. P. 374–379.
- Snaydon R.W., Davies M.S. 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environment IV. Populations of *Anthoxanthum odoratum* at sharp boundaries // *Heredity*. V. 37. 1. P. 9–25.
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L. et al. 2015. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // *Scientific Data*. 2. Art. Num. 150018. P. 1–13. doi: 10.1038/sdata.2015.18
- von Dassow M., Davidson L.A. 2011. Physics and the canalization of morphogenesis // *Phys. Biol.* V. 8 (4): 045002. doi:10.1088/1478-3975/8/4/045002

Role of spatial structure and geochemistry in amphibian morphogenesis (on the example of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 deviant forms)

V.L. Vershinin, S.D. Vershinina

An article contains an analysis of the frequencies of five anomalies variants of juveniles in populations of *Rana arvalis* in urbanization gradient that based on the 39-years of monitoring. Data on the limits of occurrence of these deviations in natural conditions are obtained. An increase in the frequencies of the features studied is noted with enlarging concentrations of ions number, mineralization and pH. Despite habitat fragmentation and the continuous area insularization, there is a parallelism of the main direction of morphological changes in every of isolates. At the same time, the distribution of relatively rare anomalies can be limited by the presence of natural physical barriers.