

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

НОВАЯ СЕРИЯ

139-й год издания

---

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том LXXIII, вып. 3

МАЙ — ИЮНЬ

Выходит 6 раз в год

УДК 591.526:597.828

## ДИНАМИКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

С. С. Шварц, В. Г. Ищенко

Наблюдения ряда авторов (Гершензон, 1945; Кириков, 1934; Лукин, 1966; Ford a. Ford, 1930; Chitty, 1960; Timofeeff-Ressowsky, 1940 и др.), проведенные на животных-эфемерах, ясно показали, что динамический полиморфизм поддерживается в популяциях различной выживаемостью животных разных генетических вариантов или повышенной жизнеспособностью гетерозигот (Зурабян, Тимофеев-Ресовский, 1967). Естественно поэтому, что наиболее изученным оказался так называемый «сезонный полиморфизм» насекомых (различия в генетической структуре сезонных генераций).

В тех случаях, когда аналогичные наблюдения проводились на животных, отличающихся большей продолжительностью жизни, результаты исследований оказывались менее показательными, так как в популяции в целом характер проявления полиморфизма оставался более или менее постоянным. Если же подобные наблюдения сопровождать анализом динамики возрастного состава популяций, то результаты их могут быть даже более интересными, чем при работе с насекомыми-эфемерами. Создаются условия для двойного контроля путем сравнения генетического состава разных возрастных групп (разных генераций) и путем изучения изменения генетического состава животных одной генерации в последующие годы. Вместе с тем анализ полученных таким путем данных позволит изучить зависимость между экологической и генетической структурой популяций (Шварц, 1965).

В качестве объекта исследований мы избрали остромордую лягушку (*Rana arvalis* Nilss.) — вид очень широкого распространения, большинство популяций которого полиморфны. Наиболее распространенные генетические варианты: *striata* и *maculata*. Для *striata* характерна светлая дорзомедиальная полоса, *maculata* этой полосы не имеют. Детальное описание этих вариаций было дано еще Шрейбером (Schreiber, 1912)<sup>1</sup>. Их распространение в ареале вида недавно проанализировано Стугреном (Stugren, 1966). Автору не удалось установить определенной закономерности в распространении *striata* и *maculata*: обе формы встречаются как в тундре, так и у южных границ

<sup>1</sup> Помимо *striata* и *maculata* описано еще несколько вариаций, не имеющих столь широкого распространения (Терентьев, 1924; Dely, 1964 и др.).

ареала вида. Согласно Стугрену, полосатый мутант преобладает на большей части ареала — в Западной и Восточной Европе, во Франции, Бельгии и Голландии, но наличие селективных преимуществ у этого варианта автор отрицает, так как, по его мнению, обе формы обладают достаточно хорошо выраженной криптической окраской<sup>2</sup>. Распространение *striata* и *maculata* автор объясняет исключительно генетико-стохастическими процессами.

В географическом плане материал, которым оперирует Стугрен, весьма репрезентативен: на карту нанесены данные, характеризующие встречаемость *striata* и *maculata* в 76 пунктах. Однако большинство популяций представлено единичными особями. Мы полагаем, что на этой основе трудно разобратся в закономерностях, определяющих распространение разных генетических вариантов в ареале вида.

Генетическая природа *striata* и *maculata* в настоящее время может считаться выясненной. Они справедливо рассматриваются как моногенные мутанты (Curry-Lindahl, 1956; Stugren, op. cit.). Это согласуется с данными, полученными при экспериментальной гибридизации аналогичных мутантов другого вида *Rana limnocharis* Wiegmann (Morivaki, 1953). При скрещивании *striata* и *maculata* было констатировано моногибридное расщепление; *striata* — доминант.

Таким образом, *Rana arvalis* представляет собой очень удобный объект для изучения динамики генетической структуры популяций. Простота этой структуры кажется нам важным достоинством объекта исследования.

### Материал и методика

Материал собирался нами в течение 1966—1967 гг. в Челябинской и Курганской областях. Были также использованы наши сборы прошлых лет из северных районов Урала и Зауралья. Общее число обследованных лягушек — около 2000. Распределение материала по районам и возрастным группам, а также время сбора материала указаны в таблицах.

*Striata* отличаются от *maculata* очень отчетливо уже в самом молодом возрасте (у головастиков перед окончанием метаморфоза), поэтому установление характера полиморфизма не представляет затруднений и не требует пояснений. Биометрическая обработка материала проводилась по общепринятой методике.

При определении возраста мы основывались на размерах животных: кривые распределения веса или длины тела животных в выборках дают возможность разбить животных по возрастным группам. Метод этот неточен, однако при достаточно богатом материале возможные ошибки на результатах работы не сказываются. Сеголетки определяются безошибочно. Преобладающее число молодых в возрасте 1+ (здесь и дальше возраст в годах) столь же отчетливо отличается от возрастной группы 2+. 2+ и 3+ по размерам отличаются менее отчетливо, но в 3 года происходит половое созревание животных, что, естественно, облегчает определение возраста. В старших возрастных группах число возможных ошибок возрастает, но в тех случаях, когда отдельные группы представлены десятками особей, оно не влияет на конечный результат.

---

<sup>2</sup> Селективную ценность мутаций окраски лягушек (*Rana pipiens*) оценивает также исключительно с позиций учения о криптизме и Меррелл (Merrell, 1965).

## Результаты исследований

Наиболее обильный материал получен нами из Челябинской обл. Обследованная популяция занимает болота, прилегающие к оз. Миассово (Ильменский заповедник).

В 1966 г. в популяции «Миассово» резко преобладали сеголетки, но многочисленными были и старшие возрастные группы (табл. 1).

Таблица 1

**Генетическая структура обследованных в разные годы популяций остромордой лягушки (указан % в различных возрастных группах и общее число особей для каждой группы)**

Возрастные группы	Миассово		Курганская обл.			Полноват	Хадыта
			Коробейка		Гаврюши		
	1966	1967	1966	1967	1966	1965	1959
Сеголетки (0+)	39,1±2,43 n=402	27,8±7,47 n=36	43,9±3,7 n=79	50,0±3,34 n=112	55,3±3,46 n=114	80,0±20,0 n=7	28,8±17,1 n=7
1+	49,2±4,35 n=132	50,0±7,71 n=42				53,0±6,34 n=62	55,6±16,6 n=9
2+	44,1±3,07 n=261	44,8±4,29 n=134				58,5±12,0 n=17	37,5±17,1 n=8
3+	44,1±3,70 n=180	39,4±3,47 n=198	66,7±7,45 n=4	43,8±7,2 n=21	66,0±6,9 n=31	41,6±22,1 n=5	34,6±9,4 n=26
4+	42,1±8,1 n=38	60,6±6,01 n=66				25,0±25,0 n=3	38,2±10,1 n=23
5+	100±0 n=1	67,6±8,02 n=34				16,0±36,6 n=1	26,6±11,4 n=15

Однако животные старше 3+ составляли явное меньшинство, и лишь одна лягушка оказалась старше 4+ лет. Среди сеголеток *striata* составляли около 40%, среди старших групп их относительная численность колебалась между 40 и 50%. Генетический состав старших генераций оказался примерно одинаковым (отличия незначительны и статистически недостоверны). Этот вывод можно считать твердо установленным, так как большинство возрастных групп представлено сотнями особей.

В 1967 г. и возрастная и генетическая структуры популяции резко изменились. Сеголетки оказались менее многочисленными, чем в предшествовавшем году. Тщательные наблюдения нашей аспирантки Е. Л. Щупак показали, что пересыхание водоемов, начавшееся уже в первой половине лета, привело к массовой гибели головастиков. Относительно малочисленными оказались и лягушки в возрасте 1+. Учитывая громадную численность сеголеток в 1966 г., малочисленность животных в возрасте 1+ в 1967 г. можно рассматривать как показатель крайне высокой смертности молодых животных. Несомненно, что смертность старшевозрастных лягушек была менее высокой, так как возрастные группы 2+ и 3+ в популяции в 1967 г. оказались многочисленными, а относительное обилие лягушек старше трех лет существенно увеличилось (в 1966 г. они составляли немногим более 6%, в 1967 г. — более 20%).

Причины изменений возрастной структуры популяций в 1967 г. по сравнению с 1966 г. можно понять. Засуха резко снизила число сеголеток. Однако засуха, несомненно, увеличила и смертность молодых лягушек, менее хорошо приспособленных к миграциям на далекие расстояния в поисках более влажных мест обитания. Изменение воз-

растной структуры популяции сопровождалось и изменением генетического состава в пределах разных возрастных групп.

Уже данные 1966 г. дают указания к расшифровке наблюдаемой картины. Среди родителей сеголеток (лягушки в возрасте 3+ и старше) *striata* составляли более 40%. Так как *striata* — доминант, то в потомстве их число должно было бы увеличиться. Так как не известно, сколько среди них гомо- и гетерозигот (их смертность может быть различной, что делает расчет по известным формулам мало надежным), то точно определить ожидаемое соотношение вариантов в потомстве невозможно, но ясно, что их действительное число оказалось меньше того, которое можно было бы ожидать на основе данных, характеризующих генетический состав родительских поколений. Это значит, что в ранний период онтогенеза (еще до выхода на сушу) смертность среди *striata* должна была быть больше, чем среди *maculata*. Этот вывод полностью подтвердился в 1967 г., когда среди производителей *striata* абсолютно преобладали, а в группе сеголеток составляли меньшинство. Так как повышенная смертность личинок явилась следствием пересыхания водоемов, то законно полагать, что *striata* характеризуются или меньшей скоростью развития, или большей чувствительностью к заморным явлениям (при пересыхании водоема дефицит кислорода в воде неизбежен). Эксперимент призван уточнить этот вывод, но главное — дифференцированная смертность различных генетических вариантов — доказывается представленными материалами достаточно убедительно.

Труднее понять возможные конкретные причины увеличения в числе *striata* в старших возрастных группах. Пытаясь получить дополнительный материал к решению этого вопроса, мы провели морфофизиологическое обследование сеголеток 1966 г. (табл. 2).

Таблица 2  
Морфологическая характеристика сеголеток остромордой лягушки

Популяции	Миассово		Курганская обл.	
	<i>striata</i>	<i>maculata</i>	<i>striata</i>	<i>maculata</i>
Длина тела, мм . . . . .	23,3	23,8	25,51	25,54
Вес тела, г . . . . .	1,36±0,04	1,22±0,03	1,98±0,033	1,88±0,032
Индекс печени (только самцы) . .	38,9 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	36,5 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	68,2 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	68,2 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>
Индекс почки . . . . .	3,71 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	3,63 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	3,36 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	3,43 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>
Индекс сердца . . . . .	3,86 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	3,74 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	4,03 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	4,33 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>
n . . . . .	95	132	117	132

Для сравнения использовались лягушки весом менее 2 г. При этом было установлено, что при совершенно равной длине тела *striata* оказались тяжелее (различия статистически достоверны). Это значит, что они отличаются какими-то особенностями, позволяющими им накапливать больше энергетических резервов. Это наблюдение полностью подтвердилось и на материале из Курганской области. И в этой популяции при равной длине тела *striata* оказываются тяжелее.

Вероятно, не случайно *striata* характеризуются и большим весом печени, что уже непосредственно свидетельствует о повышенной способности к накоплению резервов<sup>3</sup>. Весьма примечательно, что исследо-

<sup>3</sup> В Курганской обл. исследования проводились в более поздний период. Соответственно с этим, вес печени лягушек оказался значительно большим; сказалось осеннее накопление гликогена.

вания, проведенные нами ранее с другим видом (*Rana ridibunda*), также показали, что *striata* отличаются повышенным индексом печенки — 50,2% против 43,0% — у *maculata* (Шварц, 1959).

Таким образом, исследование популяции «Миассово» показывает, что генетический состав разных возрастных групп единой популяции различен и что эти различия связаны с некоторыми биологическими особенностями генетических вариантов.

Обратимся теперь к анализу различий между разными популяциями. К сожалению, мы не считаем возможным основываться на сопоставлении литературных материалов, так как убеждены в том, что без учета возрастной структуры популяций суждение об их генетических особенностях не может быть достоверным. Для того чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить генетическую структуру сеголеток и животных старших возрастов в популяции «Миассово» в 1967 г.: среди сеголеток *striata* составляли менее 30%, среди взрослых — более 60%. Эти различия перекрывают различия между многими географическими формами любых таксономических рангов. Нам кажется, что это подкрепляет вывод, сделанный нами ранее: без учета хронографической изменчивости анализ географической изменчивости не может быть плодотворным (Шварц, 1963). Учитывая сказанное, мы ограничиваем наш анализ рассмотрением собственного материала.

В наших сборах из Курганской области (табл. 1) преобладают сеголетки, что ограничивает возможность анализа, но и полученные данные заслуживают внимания. В отличие от «Миассово», в Курганской обл. *striata* среди сеголеток составляют 50%. Лягушки старшего возраста представлены в наших сборах меньшим числом особей, однако если рассматривать всех особей старше трех лет как единую группу «взрослых», то между сеголетками и взрослыми наблюдаются четкие и вполне достоверные различия: в первой группе *striata* составляют  $50,0 \pm 2,54\%$ , во второй —  $67,2 \pm 6,11\%$ . Генетические различия между возрастными группами и в этой популяции проявляются отчетливо. Заметны и различия между популяциями: в 1967 г. популяция «Миассово» отчетливо отличалась от Курганской.

Курганская популяция представлена двумя микропопуляциями<sup>4</sup>, распространенными по берегам двух больших озер (Коробейка и Гаврюши), расстояние между которыми около 10 км. Структура этих микропопуляций представлена в табл. 1. Ее анализ показывает, что генетический состав сеголеток в этих микропопуляциях различен, в старших группах — идеально совпадает. Этот результат понятен. Линейки двух разных микропопуляций развиваются в разных условиях, а исследования популяции «Миассово» ясно показали, что изменение условий среды ведет к резкому и быстрому изменению генетической структуры. Расстояние между озерами столь мало, что перемещения взрослых лягушек ведут к слиянию микропопуляций в единое целое. Принципиальное различие микропопуляций от популяций в собственном смысле слова проявляется здесь очень наглядно. Как мы пытаемся показать в заключении, этот вывод может иметь и принципиальное значение.

В 1967 г. сборы в Курганской обл. были возобновлены. К сожалению, обильный материал удалось получить лишь из микропопуляции «Коробейка». Сопоставление материалов за два года (табл. 1) пока-

<sup>4</sup> Под микропопуляциями мы понимаем хронологические подразделения единой популяции, временно изолированные от других подобных подразделений, но сливающихся воедино в процессе внутривидовых перемещений животных (Шварц, 1963, 1967).

зывает, что генетический состав этой микропопуляции изменился: среди сеголеток относительное число *striata* увеличилось, среди взрослых уменьшилось. Экология лягушек в Курганской обл. изучена нами значительно слабее, чем в «Миассово», и поэтому мы не рискуем рассуждать о конкретных причинах этих изменений. Однако разное направление изменений генетического состава различных возрастных групп кажется достойным внимания. Если у животных-эфемеров (с продолжительностью жизни меньше или немногим больше года) поддержание динамического полиморфизма определяется прежде всего различной генетической ценностью генетических вариантов в разные сезоны года, то у животных, жизненный цикл которых охватывает ряд лет, тот же эффект в значительной степени должен определяться разной выживаемостью генетически различных животных в разном возрасте. Напомним, что то же самое мы имели возможность констатировать и при обследовании «Миассово».

Популяции из северной тайги (Полноват) и южной тундры (Хадыта) по относительному количеству мутантов от лесостепных практически не отличаются. Во всяком случае хронографические изменения явно перекрывают географические. Хадытинская популяция представляет, естественно, особый интерес, так как это одна из наиболее северных популяций лягушек и, вероятно, единственная тундровая популяция амфибий, представленная массовым материалом. Однако, как мы убедились, изучение динамического полиморфизма может быть полноценным лишь в том случае, когда выборки из популяций представлены многими сотнями или тысячами особей. Поэтому и в отношении хадытинской популяции мы можем лишь утверждать, что в год обследования *maculata* численно преобладали во всех возрастных группах. Этим тундровая популяция существенно отличается от более южных, но насколько стабильны эти отличия — сказать трудно.

### Общие выводы и обсуждение материалов

Представленные материалы приводят к следующим основным выводам: 1) генетический состав популяции остромордой лягушки не остается постоянным, а поддерживается в состоянии динамического равновесия; 2) в пределах единой популяции генетический состав разных возрастных групп различен, различны и конкретные проявления его динамики; 3) микропопуляции единой популяции отличаются различной генетической структурой, но эти различия проявляются лишь при обследовании младших возрастных групп животных. Общий анализ материалов свидетельствует о том, что *striata* и *maculata* обладают некоторыми физиологическими особенностями, определяющими их различную выживаемость в разном возрасте и в разных условиях среды. Полученные данные могут быть использованы при анализе общих закономерностей преобразования популяций.

Так как разные возрастные группы (разные генерации) характеризуются разным генетическим составом (конкретные проявления этих различий в разные годы выражены в разной степени), то генетическая структура популяции в целом (в том числе и группы производителей) зависит от ее возрастного состава. Отсюда следует, что изменение генетической структуры популяции может происходить в течение очень непродолжительного времени, а следовательно, постоянство структуры популяции поддерживается динамическим равновесием условий среды и разной реакцией животного разного возраста на ее изменения. Поэтому изменение возрастной структуры

популяции с неизбежностью приведет к изменению ее генетической структуры в целом. Теоретический анализ вытекающих из этих наблюдений следствий был дан нами ранее (Шварц, 1965), здесь же мы имели возможность дать конкретное представление о степени генетических различий между возрастными генерациями.

Так как искусственное изменение возрастной структуры поселений животных вполне осуществимо, то исследование взаимосвязи между экологической и генетической структурой популяций может стать основой при разработке теории управления качественным составом природных популяций животных. Нет нужды говорить о теоретическом и практическом значении работ этого направления.

Нам кажутся заслуживающими внимания данные, указывающие на генетические различия между микропопуляциями. Условия развития локальных микропопуляций могут привести к случайным изменениям их генетического состава. Однако совпадение случайных изменений структуры двух или нескольких самостоятельно развивающихся микропопуляций крайне мало вероятно. Поэтому при их слиянии в единой популяции (случай, очень хорошо иллюстрируемый Курганской популяцией обследованного вида) возможное нарушение структуры популяции, не соответствующее условиям среды (а следовательно, и направлению естественного отбора), не оказывает на популяцию в целом сильного действия. Сложная пространственная структура популяции ограничивает действие генетико-стохастических процессов и создает наиболее благоприятные условия для действия естественного отбора. Связь между экологической и генетической структурой популяции обнаруживается и в данном случае. Исследование этой связи также представляет интерес для развития эволюционной теории.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гершензон С. М. 1945. Сезонные изменения частоты встречаемости черных хомяков. ДАН СССР, т. 43, № 9.
- Зурабян А. С. и Тимофеев-Ресовский Н. В. 1967. О гетерозиготном полиморфизме в количественно стабилизированных популяциях. «Журн. общ. биол.», т. XXVIII, № 5.
- Кириков С. В. 1934. К распространению черного хомяка. «Зоол. журн.», т. 13, № 2.
- Лукин Е. И. 1966. Некоторые данные и соображения о внутривидовой дифференциации животных. Сб. «Внутривидовая изменчивость наземн. позвоночн. животных и микроэволюция». Свердловск.
- Терентьев П. В. 1924. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М.
- Шварц С. С. 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. «Тр. Ин-та биологии», вып. 11. Свердловск.
- Шварц С. С. 1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. «Зоол. журн.», т. XLII, вып. 3.
- Шварц С. С. 1965. Эволюционная экология животных и ее задачи. «Журн. общ. биол.», т. 26, № 5.
- Шварц С. С. 1967. Популяционная структура вида. «Зоол. журн.», т. XLVI, вып. 10.
- Chitty D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. «Canad. J. Zool.», vol. 38.
- Curry-Lindahl K. 1956. Akergrödan (*Rana arvalis*) funnen i Haparanda skärgård. «Fauna och Flora», vol. 51.
- Dely O. Q. 1964. Contribution a l'etude systematique, zoogeographique et genetique de *Rana arvalis arvalis* Nilss. et *Rana arvalis wolterstorffi* Fejerv. «Acta zool. Acad. Scient. Hung.», vol. 10.
- Ford H. D. a. Ford E. B. 1930. Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitea aurinia*. «Trans. Roy. Entomol. Soc. London», vol. 78.
- Merrell D. J. 1965. The distribution of the dominant *burnsi* gene in the leopard frog, *Rana pipiens*. «Evolution», vol. 19, No. 1.
- Morivaki T. 1953. The inheritance of the dorso-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann. «J. Sci. Hiroshima Univ. B», Div. 1, n° 14.
- Schreiber E. 1912. Herpetologia europaea. Jena.



- Stugren B. 1966. Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss. «Ann. zool. fenn.», vol. 3, No. 1.
- Timofeeff-Ressowsky N. W. 1940. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. «Biol. Zbl.», Bd. 60, Nr. 3—4.

## DYNAMICS OF THE GENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF THE FROG *RANA ARVALIS* NILSS.

*S. S. Schwarz, V. G. Ishchenko*

### Summary

The study of polymorphism in the frog *R. arvalis* has shown that the relative number of genetic variants «striata» and «maculata» varies not only within separate populations but also within different age-groups (generations) of one and the same population. The genetic structure of animals in a generation changes in time, the degree of the change being different in each generation. Separate micropopulations are characterised by a specific ratio of striata to maculata in the younger age groups, the differences disappearing after the merging of micropopulations into a single population. The changes in genetic structure of the populations are determined by the biological characteristics of the compared forms and their different survival under changing life conditions. On this basis a dynamic polymorphism is maintained in the population. Changes in the age structure of a population are inevitably followed by a change of its genetic composition.

---