

УДК 591: 597.6

АНОМАЛИИ АМФИБИЙ КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ ОБ АДАПТИВНОМ И ЭВОЛЮЦИОННОМ ПОТЕНЦИАЛЕ

© 2018 г. В.Л. Вершинин^{1, 2 *}, С.Д. Вершинина¹, Н.С. Неустроева¹

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

² Уральский федеральный университет, 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

*E-mail: vol_de_mar@list.ru

Поступила в редакцию 29.12.2016 г.

Проанализированы многолетние данные о морфологических аномалиях четырех видов бесхвостых (сем. Ranidae) и двух видов хвостатых амфибий (сем. Hynobiidae и сем. Salamandridae), населяющих лесные и урбанизированные территории восточного склона Среднего Урала. Морфологические отклонения амфибий изучены с точки зрения принципа блочности, предопределяющего сходство эволюционных преобразований у различных таксонов и ограничивающего число возможных путей диверсификации морфогенеза. Проведено сравнение дефинитивных спектров и частот морфологических аномалий сеголеток и взрослых особей в градиенте урбанизации. Предложены оригинальные методологические и методические подходы к применению потенциального и реализованного спектров отклонений для оценки роли экологической составляющей в их формировании. Обсуждается возможность использования девиантных форм изменчивости для оценки эволюционного и адаптивного потенциалов видов.

DOI:

Дефинитивный облик особи складывается в ходе онтогенеза в результате интеграции носителя генотипа в конкретные условия среды. Изменчивость формируется на основе сложного взаимодействия реплицируемого генотипа и экспрессии регуляторов морфогенеза, в котором условия среды играют роль медиатора (Инге-Вечтомов, 2010). Формирование в ходе онтогенеза как структурных (например, пятипалая конечность), так и окрасочных (характерный для вида рисунок) фенотипических признаков, происходит при внутригеномных взаимодействиях систем генов-регуляторов (Kondo, Mura, 2010; Sheth *et al.*, 2012) по принципу реакционно-диффузионной модели Тьюринга (Turing, 1952). От уровня экспрессии генов-интеграторов морфогенеза в конкретных условиях среды зависит дефинитивный облик особи.

Исследования, ограниченные рамками морфологической “нормы” (в пределах модальных классов кривой нормального распределения), связаны главным образом с изучением внутривидового разнообразия, определяющегося гомеостатированием популяций вида в условиях неоднородной среды в пределах ареала (Вавилов, 1967). Межпопуляционные различия выражаются в фенотипически проявляющемся генетическом полиморфизме природных популяций, который составляет основу генетической пластичности вида (Гершензон, 1974,

1985) и связан не столько с незавершенностью процессов эволюции (Вавилов, 1967), сколько со спецификой интеграции популяций в конкретные условия среды. Поэтому изучение изменчивости в рамках модальной части распределения позволяет судить об адаптивной специфике популяций, в то время как крайние, наиболее уклоняющиеся варианты (по Ч. Дарвину) дают информацию о потенциале эволюционных инноваций (Вершинин, 2009а). Закономерности формирования морфозов и эволюционных преобразований обладают “единой логикой”, поскольку и те, и другие базируются на одной материальной основе, определенным образом их канализирующей. Эволюция действует путем “перелицовки старого” (Jacob, 1977), так как ее возможности обуславливаются биохимическими особенностями вида (варианты, для формирования которых нет никакой наследственной основы для возникновения, не появятся (Тимофеев-Ресовский и др., 1973)).

Для каждого вида характерно наличие специфического спектра и частот морфологических аномалий – “функция способа морфогенеза” пока данный вид существует (Коваленко, 2003). В соответствии с законом гомологических рядов в близких таксонах многие признаки проявляются параллельно, что наиболее отчетливо прослеживается на уровне родов (Розанов, 1973). При этом варианты

структур, являющиеся стойким признаком у одних таксонов, могут присутствовать в качестве редких модификаций у родственных форм (Шишкин, 2015). Известно, что девиантные или аномальные формы одних видов могут встречаться у близких видов того же таксона в качестве нормы (Alberch, 1981; Oster *et al.*, 1988).

Цель исследования – анализ спектров и встречаемости девиантных форм морфологии у шести видов амфибий (*Salamandrella keyserlingii*, *Lissotriton vulgaris*, *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. amurensis*, *Pelophylax ridibundus*), населяющих лесные и урбанизированные территории восточного склона Среднего Урала, для оценки их адаптивного и эволюционного потенциала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 26 местообитаниях амфибий на территории городской агломерации Екатеринбурга и в 23 км от нее с 1977 по 2013 г. Для проведения сравнительного анализа была разработана типизация городских ландшафтов (Вершинин, 1980; Vershinin, 2002). В крупном промышленном городе выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется главным образом не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории (Вершинин, 1997).

I зона – центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, воды которых направлены 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, находящаяся в 23 км севернее Екатеринбурга (Режевской тракт), населенная сибирским углозубом, обыкновенным тритоном, серой жабой и остромордой лягушкой. Выборки травяной лягушки из загородной популяции были проведены в Сысертском р-не Свердловской обл. (около пос. Ключи). Сибирская лягушка была отловлена в Макушинском р-не Курганской обл.

Ландшафтная типизация была подтверждена геохимическими анализами нерестовых водоемов,

проведенными в 1980–2013 гг. Пробы отбирали в период икрометания и во время метаморфоза. Анализы были выполнены в Институте водного хозяйства и охраны водных ресурсов (1980/81 и 1987–1989 гг.), в Уральском НИИ водных биоресурсов и аквакультуры (2003–2008 гг.), а также в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета (в 2009–2013 гг.). Были использованы многолетние (1977–2013 гг.) данные о качественных особенностях девиантной морфологии шести видов амфибий (*S. keyserlingii*, *L. vulgaris*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. amurensis*, *P. ridibundus*; всего 28027 экз.) на территории естественных и антропогенных ландшафтов Урала. Анализ морфологических отклонений проводили в соответствии с разработанной классификацией аномальных форм земноводных и методов их анализа (Dubois, 1979; Tyler, 1989; Вершинин, 2015).

Для детального исследования морфологии скелета сеголеток бесхвостых амфибий использовали метод просветления мягких тканей, предложенный Даусоном (Dawson, 1926). Степень перекрытия спектров аномалий рассчитывалась с помощью модифицированного индекса Мориситы (Hurlbert, 1978):

$$C_m = 2 \sum x_i y_i / \sum x_i^2 + \sum y_i^2,$$

где x_i, y_i – части i -го варианта аномалий в спектрах выборок x и y .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для изученных видов установлены потенциальные спектры внешних морфологических отклонений, отмеченных на Среднем Урале. В целом у сибирского углозуба отмечено 12 аномалий, у обыкновенного тритона – 13, у озерной лягушки – 17, у остромордой лягушки – 22, у травяной лягушки – 17, у сибирской – 6 (табл. 1).

Важная особенность спектров морфологических отклонений – наличие девиантных вариантов, присутствующих в качестве нормы у других видов (табл. 2). В целом выявлено 11 таких вариантов: 8 вариантов у остромордой лягушки, 4 – у травяной лягушки, 2 – у сибирского углозуба, 1 – у озерной лягушки.

Пределы формообразовательной потенции каждого вида заданы его генетической спецификой и составляют норму реакции, от которой зависит потенциальный спектр изменчивости, в то время как реализованный спектр изменчивости определяется экологической составляющей процесса онтогенеза, которая его канализирует и формирует дефинитивный спектр. Анализ спектров аномалий популяций, населяющих фоновые и загрязненные

Таблица 1. Спектр возможных внешних аномалий в популяциях исследуемых видов, обитающих на Среднем Урале

Аномалии	<i>S. k</i>	<i>L. v</i>	<i>R. t</i>	<i>R. a</i>	<i>P. r</i>	<i>R. am</i>
Брахицефалия	–	–	–	+	–	–
Мандибулярная гипоплазия	–	–	–	+	–	–
Депигментация радужины	–	–	+	+	+	–
Микрофтальмия	+	–	+	+	–	+
Прочие аномалии глаз	–	–	+	+	+	–
Осевые деформации	+	+	+	+	+	–
Оперкулярной камеры	–	–	–	+	+	–
Отеки	+	+	+	+	+	–
Диссипация меланина	–	–	+	+	+	–
Пигментные аберрации	+	+	+	+	+	+
Синдром неподвижных конечностей	–	–	–	+	+	–
Гемимелия	–	–	+	+	+	+
Брахимелия	+	+	+	+	+	–
Эктромелия	+	+	+	+	+	+
Таумелия	+	+	+	+	–	–
Полимелия	+	–	+	+	+	–
Эктродактилия	+	+	+	+	+	+
Синдактилия	+	+	+	+	–	+
Олигодактилия	+	+	–	+	+	–
Схизодактилия	+	+	+	+	+	–
Полидактилия	+	+	+	+	+	–
Внутренних органов	–	–	+	+	+	–
Новообразования	–	+	–	–	–	–

Примечание. “+” – наличие аномалии, “–” – отсутствие аномалии. *S. k* – *Salamandrella keyserlingii*, *L. v* – *Lissotriton vulgaris*, *R. t* – *Rana temporaria*, *R. a* – *Rana arvalis*, *P. r* – *Pelophylax ridibundus*, *R. am* – *Rana amurensis*.

Таблица 2. Выявленные девиации, являющиеся нормой у других видов

Признак	Видовая норма	Аномалия
Уростиль, содержащий позвонки	<i>Triadobatrachus massinoti</i>	<i>Rana arvalis</i>
Рудиментарный хвост	<i>Leiopelma</i> sp., <i>Ascafus</i> sp.	То же
Отсутствие век	<i>Xenopus</i> sp.	<i>R. temporaria</i> , <i>R. arvalis</i>
Олигодактилия	<i>Psyllophryne hermogenesi</i>	То же
Брахицефалия	<i>Breviceps mossambicus</i>	“
Брахимелия	<i>B. adspersus</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i> <i>R. arvalis</i>
Эктро-, олиго- и синдактилия	<i>Bolitoglossa dofleini</i>	<i>Salamandrella keyserlingii</i>
Отсутствие задних конечностей	<i>Siren lacertina</i>	<i>R. arvalis</i>
Полидактилия	<i>Ichthyostega</i> sp.	<i>S. keyserlingii</i>
“	<i>Acanthostega</i> sp.	<i>R. arvalis</i>

территории, по качественным и количественным параметрам (сочетания спектра девиантных форм и их частот) показал, что этот подход наиболее информативен и хорошо отражает градиент антропогенной трансформации среды (Vershinin, 2005; Неустроева, Вершинин, 2011; Неустроева, 2012).

Стабильность процессов морфогенеза амфибий и соотношение потенциального, реализованного и фонового спектров аномалий определенным образом характеризуют среду, в которой существует популяция. Следовательно, условия, в которых экспрессируют *Hox*-гены (регуляторы и координаторы морфогенеза (Fergier, Holland, 2001)), “профилируют” морфооблик популяции, в том числе и спектр аномалий. Для каждого вида отмечены варианты девиаций, характерные лишь для антропогенно преобразованных территорий.

У хвостатых земноводных способность к регенерации сохраняется в течение всей жизни и регулируется теми же ключевыми регуляторными белками, которые управляют развитием конечностей у эмбриона (*Wnt/beta-catenin* и *BMP*); оба процесса регулируются одними и теми же генно-регуляторными каскадами (Kawakami *et al.*, 2006). Для *S. keyserlingii* – представителя базового таксона наземных тетрапод (сем. *Hynobiidae*) – отмечено существенное увеличение суммарной встречаемости син-, эктро- и олигодактилии у взрослых животных из популяций зон малоэтажной застройки и лесопарковой зоны ($p < 0.01$ и < 0.001 при $\chi^2 = 51.05$

и 336.24 соответственно) по сравнению с таковой у загородной популяции (табл. 3). У представителя сем. *Salamandridae L. vulgaris* в популяциях урбанизированных территорий на уровне тренда отмечена полимеризация дистальных элементов конечностей (рост доли поли- и схизодактилии) у взрослых особей, что, по-видимому, связано с аномальной регенерацией в условиях загрязнения. Функциональная дезинтеграция морфогенеза карпальных и метакарпальных отделов конечностей при регенерации у представителей двух таксонов хвостатых амфибий в условиях урбанизации и загрязнения среды видоспецифичная и разнонаправленная (олигомеризация и редукция в первом случае и полимеризация во втором) (Вершинин, 2014).

У сеголеток и взрослых особей варианты и частоты внешних морфологических отклонений в популяциях остромордой лягушки меняются в зависимости от степени урбанизации (табл. 4). Так, частота внешних аномалий у сеголеток *R. arvalis* значительно увеличивается с ростом урбанизации и существенно ($R = 0.98$, $F = 44.3$, $p = 0.02$) коррелирует с минерализацией нерестовых водоемов. В градиенте урбанизации суммарная доля необычных окрасочных вариантов растет: в зоне многоэтажной застройки пигментные отклонения составляют 73.8% общего числа аномалий, а в загородной популяции – 43.1% ($p < 0.001$, $\chi^2 = 153.6$).

Один из необычных вариантов окраски (депигментация радужной оболочки) – результат

Таблица 3. Встречаемость внешних морфологических аномалий у взрослых хвостатых амфибий (%)

Аномалии	<i>Salamandrella keyserlingii</i>			<i>Lissotriton vulgaris</i>			
	III (22)	IV (500)	K (68)	II (179)	III (103)	IV (99)	K (19)
Дефекты глаз	0	0.61	0	0	0	1.01	0
Деформации осевого скелета	4.55	1.21	4.41	0	3.88	0	5.26
Отеки	0	0	0	0	0	0	0
Пигментные отклонения	0	1.21	1.47	0	0.97	1.01	0
Брахимелия	0	0.2	0	0.56	0	0	0
Эктромелия	0	0.2	0	0	0	2.02	0
Таумелия	0	0.2	0	0.56	0	1.01	0
Полимелия	0	0.4	0	0	0	0	0
Эктроэдактилия	0	3.03	1.47	1.12	2.91	6.06	0
Синдактилия	4.55	1.01	1.47	0.56	0	0	0
Схизодактилия	0	0.2	2.94	1.68	3.88	1.01	0
Олигодактилия	18.18	2.22	1.47	1.68	0	0	0
Полидактилия	4.55	0.4	1.47	1.12	3.88	1.01	0
Новообразования	0	0	0	1.68	0.97	0	0

Примечание. II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарк, K – загородная популяция, в 23 км от Режевского тракта; в скобках приведено число животных; для табл. 3–7.

Таблица 4. Встречаемость внешних морфологических аномалий у сеголеток и взрослых *Rana arvalis* (%)

Аномалии	Сеголетки				Взрослые			
	II (4314)	III (1684)	IV (6747)	K (3791)	II (266)	III (104)	IV (315)	K (192)
Мандибулярная гипоплазия	0.05	0.06	0.1	0.16	0	0	0	0
Депигментация радужины	1.76	1.48	1.17	0.32	0.75	0.97	0.63	1.04
Микрофтальмия	0	0	0	0.03	0	0	0	0.52
Дефекты глаз	0.09	0	0.01	0.03	0	0	0.32	0.52
Осевые деформации	0.19	0.36	0.12	0.11	0.38	0	0.95	0
Отеки	0.02	0.24	0.01	0	0	0	0.63	0
Диссипация меланина	1.72	0.48	0.28	0.03	4.14	2.91	0.32	0.52
Пигментные aberrации	0.95	0.24	0.12	0.13	1.88	2.91	1.59	1.04
Гемимелия	0.02	0.12	0.01	0.05	0	0.97	0.32	0
Брахимелия	0.25	0.18	0.09	0.05	0.38	0	0	0
Эктромелия	0.21	0.24	0.21	0.03	1.13	0	0.32	0.52
Эктродактилия	0.32	0.30	0.5	0.13	2.63	2.91	2.22	2.6
Синдактилия	0.02	0.12	0.03	0.03	0.75	0	0.95	0
Схизодактилия	0.02	0	0	0	0	0	0.32	0.52
Полидактилия	0.02	0.06	0.03	0	0	0	0.32	0

рецессивной мутации. Частота этой аномалии значительно ($p < 0.001$, $\chi^2 = 20.7-39.2$) выше в городских популяциях остромордой лягушки (табл. 4). Это хороший маркер гомозиготности популяций. Как установлено ранее, фенотипическое проявление признака определяется наличием–отсутствием весенних заморозков (Verzhinin, 2006). Ряд аномалий отмечен только у сеголеток в популяциях зоны многоэтажной застройки: брахицефалия (0.16%), отсутствие век (0.16%), дефекты оперкулярной камеры (0.02%), олигодактилия (0.12%), за исключением артрогрифоза (синдрома неподвижных конечностей), встречающегося у сеголеток и взрослых особей зоны II с частотами 0.01 и 0.38% соответственно. Сублетальные аномалии, такие как мандибулярная гипоплазия, или аномалии оперкулярной камеры никогда не встречаются у взрослых животных (табл. 4).

Информации о суммарной встречаемости отклонений в популяции безусловно недостаточно для отделения влияния загрязнения от особенностей природной геохимии. Так, известно, что естественная геохимическая аномалия содержания хрома способствует высокой встречаемости (~20%) аномалий в популяции травяной лягушки с узким спектром морфологических отклонений конечностей, состоящим из трех вариантов (эктро-, син- и схизодактилия) (Вершинин, 2009б). Для получения адекватного представления о морфологической изменчивости необходимо рассматривать сочетание спектра девиантных форм и их частот. Примечательно, что спектры имеют свои уникальные параметры, которые меняются в зависимости от степени урбанизации и возрастной группы

животных. Динамика этих двух параметров в градиенте урбанизированной среды отражает эффект “экологического сита”.

Дефинитивные спектры девиантных форм скелетных структур представителей одного семейства (Ranidae) включают в себя как общие, так и специфические варианты (табл. 5). Из 23 выявленных нами вариантов у *R. arvalis* отмечено 18, у *R. temporaria* – 16, а у *P. ridibundus* – 12. При этом спектр отклонений остромордой лягушки на 50% (9 вариантов) состоит из вариантов, связанных с осевым скелетом, у травяной лягушки на них приходится 37.5% (6 из 16), а у озерной – 58.3% (7 из 12). Основной вклад в скелетные девиации у данных видов вносят аномалии осевого скелета. Встречаемость отклонений осевого скелета от общего числа аномалий у *R. arvalis* составляет 41.5%, почти в 2 раза меньше у *P. ridibundus* (21.4) и в 4 раза меньше у *R. temporaria* (9%). Суммарная доля сеголеток с аномалиями скелета у *R. arvalis* составила 28.09, у *P. ridibundus* – 27.89, а у *R. temporaria* – 14.18%. При этом различия во всех случаях оказались достоверными ($\chi^2 = 4.5-19.39$, $p < 0.05-0.001$). В целом встречаемость аномалий для сеголеток каждого вида составила у остромордой лягушки 44.6, у озерной – 40.1, а у травяной – 21.8%. Различия также оказались значимыми во всех случаях ($\chi^2 = 4-39.9$, $p < 0.05-0.001$).

Оценка степени перекрытия спектров скелетных аномалий сеголеток каждого из рассмотренных видов с помощью индекса Мориситы показала, что наиболее схожи спектры *R. arvalis* и *P. ridibundus* ($C_m = 0.97$), схожи спектры *P. ridibundus* и *R. temporaria* ($C_m = 0.69$), меньше перекрываются спектры *R. arvalis*

Таблица 5. Встречаемость скелетных отклонений у сеголеток *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Pelophylax ridibundus* (%)

Отклонение	<i>R. arvalis</i> (509)	<i>R. temporaria</i> (275)	<i>P. ridibundus</i> (294)
Брахицефалия	0.2	1.09	0
Мандибулярная гипоплазия	0	0.73	0
Разрыв позвонка	18.27	7.27	17.35
Асимметрия			
позвонка	15.32	5.82	14.29
поперечных отростков позвонка	1.2	0.36	3.4
длины стопы	0.2	0	0
толщины фаланг кисти	0.39	0.36	0
пропорций бедра	0	0.36	0
диаметра костей конечностей	0	0.36	0
Фрагментация позвонка	0.79	0	0.34
Нарушение причленения таза к позвоночнику	0.2	0	0.34
Слияние позвонков	0.39	0	0.34
Отклонения в строении уростиля	4.91	1.09	0.34
Неполная оссификация позвонка	0.2	0	0
Эктромелия	0.39	0.36	0.68
Брахимелия	0	0.36	0
Выпадение фаланги	0.2	0	0
Эктродактилия	0.79	0.73	1.02
Схизодактилия	0.2	0	1.02
Олигодактилия	0.2	0.73	0.68
Утолщение фаланг стопы	0.2	0.36	0.34
Искривление фаланг	0	0.36	0
Деформация костей конечностей	0.59	1.45	0

и *R. temporaria* ($C_m = 0.67$). Благодаря высокому своеобразию спектра отклонений, включающего в себя малую долю вариантов осевого скелета, и сравнительно большой доле (%) аномалий периферического скелета, по суммарному спектру девиаций скелета и частоте их встречаемости травяная лягушка оказалась наиболее дистанцированной от двух других видов.

Реализация формообразовательного потенциала определяется экологическими условиями конкретного местообитания, а также пластичностью, толерантностью и особенностями репродуктивной стратегии вида, оказывающими влияние на дефинитивный морфооблик новой генерации. Изменение спектра и частоты скелетных отклонений в градиенте урбанизированной среды наиболее полно представлено для остромордой лягушки (табл. 6).

У *R. arvalis* встречаемость животных с девиантными формами скелета на урбанизированных территориях увеличивается вдвое по сравнению с таковой у загородной популяции (табл. 7). Также значительно растет частота аномалий. Число вариантов отклонений выше на урбанизированных территориях, максимальное разнообразие отмечается

в лесопарковой зоне и зоне малоэтажной застройки (табл. 7). Только на урбанизированной территории встречаются асимметрия поперечных отростков позвонка и эктродактилия (табл. 6).

Доли сочетанных аномалий близки во всех зонах (табл. 7) и лишь немного увеличены в зоне многоэтажной застройки. Среднее же число аномалий на особь устойчиво выше на урбанизированных территориях. Частота аномалий и особей с отклонениями скелета достигает максимальных значений в лесопарковой зоне, плавно и незначимо снижается к зоне малоэтажной застройки (табл. 7). Для урбанизированных территорий максимальная доля аномалий осевого скелета у остромордой лягушки приходится на лесопарковую зону (49.2%), что связано с влиянием цист трематод в сочетании с загрязнением и эвтрофикацией водоемов. Суммарный вклад трематодной инвазии в формирование девиантных форм скелета в лесопарковой зоне составляет 57.14%, тогда как в загородной популяции – 18.9% ($\chi^2 = 7.15$, $p < 0.01$) (Вершинин, Неустроева, 2011).

По спектрам и частоте встречаемости скелетных аномалий выборки из зон с разными

Таблица 6. Встречаемость скелетных отклонений у сеголеток *Rana arvalis* в градиенте урбанизации (%)

Отклонения	Зона			
	II (116)	III (110)	IV (130)	K (118)
Брахицефалия	0	0.91	0	0
Мандибулярная гипоплазия	0	0	0	0
Разрыв позвонка	21.55	17.27	20	8.47
Асимметрия позвонка	14.66	17.27	17.69	5.08
поперечных отростков позвонка	1.77	1.82	0.77	0
длины стопы	0	0.91	0	0
толщины фаланг кисти	0	0	0	1.69
Фрагментация позвонка	0	0	3.08	0
Слияние позвонков	0	0.91	0.77	0
Отклонения в строении уростилия	0.86	4.55	6.15	7.63
Неполная оссификация позвонка	0	0	0.77	0
Эктромелия	0	0.91	0	0.85
Эктродактилия	1.72	0.91	0	0
Схизодактилия	0	0	0.77	0
Олигодактилия	0	0	0.77	0
Утолщение фаланг стопы	0	0	0	0.85
Деформация костей конечностей	0	1.82	0.77	0

Таблица 7. Изменение встречаемости скелетных аномалий и аномальных особей сеголеток *Rana arvalis* в зависимости от степени урбанизации

Зона	Частота аномалий, % (значимость отличий от K)	Частота аномальных особей, % (значимость отличий от K)	Число вариантов аномалий	Доля сочетанных аномалий, %	Среднее число аномалий на особь
II	40.5 ($\chi^2 = 4.9, p < 0.05$)	25 ($\chi^2 = 6.8, p < 0.05$)	5	38.3	0.41
III	47.3 ($\chi^2 = 9.1, p < 0.01$)	31.5 ($\chi^2 = 10.9, p < 0.01$)	10	32.7	0.47
IV	50.8 ($\chi^2 = 12, p < 0.001$)	32.5 ($\chi^2 = 17.4, p < 0.001$)	11	30.3	0.51
K	24.6	13.6	6	34.5	0.25

уровнями урбанизации оказались близки между собой и дистанцированы от загородной популяции. Перекрытие спектров скелетных отклонений сеголеток из разных зон свидетельствует о значительной близости по этому показателю всех популяций, населяющих урбанизированные территории ($C_M = 96.1-98.06\%$), и их отличии от загородной популяции ($C_M = 62.3-68.4\%$).

Изменение спектра скелетных аномалий сеголеток остромордой лягушки проходит через дестабилизацию (его расширение, рост частоты встречаемости девиаций и аномальных особей) в зонах IV и III к стабилизации в зоне II, формируя

новую норму (Шишкин, 1988), характерную для урбанизированной среды (Andrzejewski *et al.*, 1978). По-видимому, синергизм факторов, а также появление адаптивных изменений (Вершинин, Камкина, 2001) в популяциях остромордой лягушки в зонах II и III – одна из причин нелинейности изменений частот встречаемости скелетных аномалий и аномальных животных в градиенте урбанизации (табл. 7).

Различия между потенциальным и реализованным спектрами тем больше, чем ниже пластичность, толерантность и, соответственно, выживаемость особей новой генерации в период онтогенеза. Именно

уровнем элиминации части генерации определяются разнообразием и встречаемостью девиантных форм скелета метаморфизирующих сеголеток.

Морфологические варианты, лежащие в области модальной части распределения признака, отражают адаптивный ресурс популяции в пределах существующей нормы реакции. Напротив, спектр профилируемых морфологических вариантов из краевой области нормального распределения, относимых к “фенодевиантам” (Алтухов, 2003), позволяет оценить эволюционный резерв формообразовательной потенции популяции или вида.

Исследование выполнено при финансовой поддержке программой 211 Правительства РФ (соглашение № 02.А03.21.0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Отв. ред. Животовский Л.А. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. С. 1–92.
- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 5–6.
- Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1997. 47 с.
- Вершинин В.Л. Девиантные формы морфологической изменчивости амфибий как метод исследования микроэволюционных процессов // Экология в высшей школе: синтез науки и образования: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. 30 марта – 1 апреля 2009 г. Ч. 1. Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2009а. С. 13–19.
- Вершинин В.Л. Внешние аномалии в популяциях травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) Уральской горной страны // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов. Ч. 2. Минск: Мэджик, 2009б. С. 406–409.
- Вершинин В.Л. Функциональные особенности популяций амфибий в градиенте урбанизации // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16. № 5 (1). С. 344–348.
- Вершинин В.Л. Основы методологии и методы исследования аномалий и патологий амфибий: Учебное пособие. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. 80 с.
- Вершинин В.Л., Камкина И.Н. Пролиферативная активность эпителиа рогами и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // Экология. 2001. № 4. С. 297–302.
- Вершинин В.Л., Неустроева Н.С. Роль тремагодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Докл. РАН. 2011. Т. 440. № 2. С. 279–281.
- Гершензон С.М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 5. С. 678–684.
- Гершензон С.М. Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа. 1985. № 4. С. 80–89.
- Инге-Вечтомов С.Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. науч. конф. “Чарльз Дарвин и современная биология” (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История, 2010. С. 49–60.
- Коваленко Е.Е. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. СПб.: Политехника-сервис, 2003. Вып. 2. С. 66–87.
- Неустроева Н.С. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экономики УрО РАН, 2012. 22 с.
- Неустроева Н.С., Вершинин В.Л. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2011. № 4. С. 85–90.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справ. пособие / Под ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142–169.
- Шишкин М.А. Эволюция как поддержание эволюционной устойчивости // Тез. конф. “Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность”, 21–23 апреля 2015 г. Москва. М.: ПИН РАН, 2015. С. 70–75.
- Alberch P. Convergence and parallelism in foot morphology in the Neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function // Evolution. 1981. V. 35, № 1. P. 84–100.
- Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriol. 1978. V. 23. P. 341–358.
- Dawson A.B. A note on the staining of the skeleton of cleared specimens with alizarin red S. // Stain. Technol. 1926. V. 1. P. 123–125.
- Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana “esculenta”* complex (Amphibia, Anura) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. H. 1. S. 59–87.

- Ferrier D.E., Holland P.W.* Ancient origin of the Hox gene cluster // *Nat. Rev. Genet.* 2001. V. 2. P. 33–38.
- Hurlbert S.H.* The measurement of niche overlap and some relatives // *Ecology.* 1978. V. 59. № 1. P. 67–77.
- Jacob F.* Evolution and tinkering // *Science.* 1977. V. 196. P. 1161–1166.
- Kawakami Y., Esteban C.R., Raya M., Kawakami H., Martí M., Dubova I., Belmonte J.C.I.* Wnt/beta-catenin signaling regulates vertebrate limb regeneration // *Genes Develop.* 2006. V. 20. P. 3232–3237.
- Kondo S., Miura T.* Reaction-Diffusion model as a framework for understanding biological pattern formation // *Science.* 2010. V. 329. P. 1616–1620.
- Oster G.F., Shubin N., Murray J.D., Alberch P.* Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny // *Evolution.* 1988. V. 42. № 5. P. 862–884.
- Sheth R., Marcon L., Bastida M.F., Junco M., Quintana L., Dahn R., Kmita M., Sharpe J., Ros M.A.* Hox genes regulate digit patterning by controlling the wavelength of a Turing-type mechanism // *Science.* 2012. V. 338. P. 1476–1480.
- Turing A.M.* The chemical basis of morphogenesis // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B, Biol. Sci.* 1952. V. 237. № 641. P. 37–72.
- Tyler M.J.* Australian frogs. Victoria: Penguin Books Australia Ltd, 1989. P. 163–187.
- Vershinin V.L.* Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // *Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union.* V. 7. Sophia; Moscow: Pensoft Publ., 2002. P. 1–161.
- Vershinin V.L.* Morphological deviations in population *Rana arvalis* Nilss. on urbanized territories: spectrum, topography, frequency / Eds Ananjeva N., Tsinenko O. *Herpetologica Petropolitana* // *Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. Russ. J. Herpetol. St. Petersburg; Moscow, 2005. Suppl. 12.* P. 235–237.
- Vershinin V.L.* Significance of recessive and dominant mutations in adaptive processes of the genus *Rana* in the modern biosphere / Eds Vences M., Köhler J., Ziegler T., Böhme W. *Herpetologia Bonnensis II. Proc. 13th Congr. Soc. Eur. Herpetol. Bonn: SEH, 2006.* P. 197–200.

Amphibian Anomalies as a Source of Information on Adaptive and Evolutionary Potential

V.L. Vershinin*¹ **J, D. Vershinina*, N.S. Neustroeva*

* *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 620144 Ekaterinburg, 8 Marta 202 Eltsyn Ural Federal University, 620002 Ekaterinburg, Mira 19* “ E-mail: vol_de_mar@list. Ru

The long-term data on morphological anomalies of four Anura amphibian species (Ranidae family) and two Urodela (Hynobiidae and Salamandridae families), inhabiting forest and urbanized territories of eastern slope of Middle Ural. The morphological deviations of amphibians are investigated from the point of view module principle that determining similarity of evolutionary transformations at various taxons and limiting number of possible directions of morphogenesis diversification. The comparison of definitive spectra and frequencies of morphological anomalies in juveniles and adults specimens in the gradient of urbanization is carried out. The original methodological and methodical approaches to use potential and realized spectra of deviations for evaluation of an ecological component role in their formation are offered. The opportunity of the deviant forms of variability use for specie's evolutionary and adaptive potential estimation is discussed.