

УДК 591: 597.6

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ДЕПИГМЕНТАЦИИ РАДУЖИНЫ В ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

© 2004 г. В. Л. Вершинин

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

Поступила в редакцию 30.08.1999 г.

Ключевые слова: амфибии, урбанизация, депигментация радужины, аномалии, мутагенность среды.

Отсутствие нормальной пигментации радужной оболочки – довольно широко распространенная аномалия, отмечаемая у целого ряда видов бесхвостых (Cain, Utesch, 1976) и хвостатых земноводных (Dubois et al., 1973; Engelmann, Obst, 1976) и обусловленная, судя по всему, различными негомологичными, в том числе и соматическими, мутациями (Dubois, 1979; Rostand, 1958). У некоторых видов (*Axolotl* sp., *Hyla arborea*) внешнее проявление этого признака может определяться двумя разными мутациями (Benjamin, 1970; Dalton, Hoerter, 1974; Humphrey, Bagnara, 1967; Nishio-ka, Ueda, 1985). В ряде случаев, как, например, у *Rana pipiens* (Browder, 1968), одна мутация – доминантная и встречается также у *R. clamitans* (Vorps, 1976), другая – рецессивная, отмечаемая и у *R. nigromaculata* (Richards et al., 1969). Как показали результаты скрещиваний (Rostand, Darre, 1970), у *R. esculenta* этот дефект обусловлен рецессивной мутацией (Rostand, 1953) и может сопутствовать альбинизму (Tunner, 1979). Значительные различия в окраске aberrantных особей позволяют предполагать полигенность данного признака (Dubois, Vachard, 1971), или семи-доминантность признака, зависящего еще от гена-модификатора, как у *R. pipiens* (Browder, 1968). A. Dubois (1968) полагает, что аномалия может быть обусловлена одним рецессивным геном, а одностороннее проявление – это особи с мозаичным наследованием. Данная аномалия отмечена и у бурых лягушек – *R. temporaria* (Rostand, 1953) и *R. arvalis* (Вершинин, 1988).

Таким образом, рассматриваемая аномалия внешне проявляется в отсутствии пигментации радужной оболочки одного или двух глаз. Этот признак отмечается среди многих видов земноводных, но генетическая основа у него может быть различна даже в разных популяциях одного вида (Dubois, 1979). Фактически эту аномалию можно рассматривать как частичный альбинизм.

Частоту указанного признака отмечали с 1976 по 1998 гг. (у сеголеток – 1980 – 1998 гг.) в группировках остромордой лягушки *Rana arvalis*

Nilss., обитающей на территории крупной городской агломерации (г. Екатеринбург) и в загородной популяции (см. рис. 1 и таблицу). В общей сложности обследовано 14 233 сеголетка и 1570 взрослых особей. Зонирование городской территории в зависимости от степени антропогенной трансформации (II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарк, K – контроль) выполнено в соответствии с разработанной ранее типизацией и проведенными гидрохимическими анализами (Вершинин, 1980, 1983). Генетический анализ не проводился, так как аномалия отмечается преимущественно среди сеголеток, что отмечено и для комплекса зеленых лягушек (Dubois, 1979).

За все годы наблюдений у сеголеток из популяций, обитающих на городской территории (табл. 1), отмечено 147 особей ($N = 10953$) с односторонним проявлением дефекта (1.39%) и 30 особей (0.274%) с двухсторонним: правосторонних – 0.6% (22 шт.), левосторонних – 0.5 (19 шт.). В загородной группировке за все годы наблюдений отмечено 8 ($N = 3306$) сеголеток (с односторонним проявлением этого признака – 0.242%, среди них шесть левосторонних – 0.181% и два правосторонних – 0.060%) и пять (0.151%, $N = 3306$) – с двухсторонним.

Чаще встречаются особи с односторонним нарушением пигментации глаз. Общая окраска кожных покровов всех аномальных особей не отличалась от обычной.

Если оценивать долю данного дефекта в общем числе аномалий, встречающихся в популяциях различных зон на городской территории (Ver-shinin, 1995) и в загородной популяции, то она колеблется от 38.7% до 74.4%, причем значимых различий в большинстве случаев не выявлено (только между лесопарковой зоной и зоной II; $\chi^2 = 8.42$; $p < 0.01$). В целом доля аномалии среди сеголеток на городской территории составляет 52.5% , а в загородной популяции – 43.5%, что составляет почти половину отмечаемых морфологических отклонений.

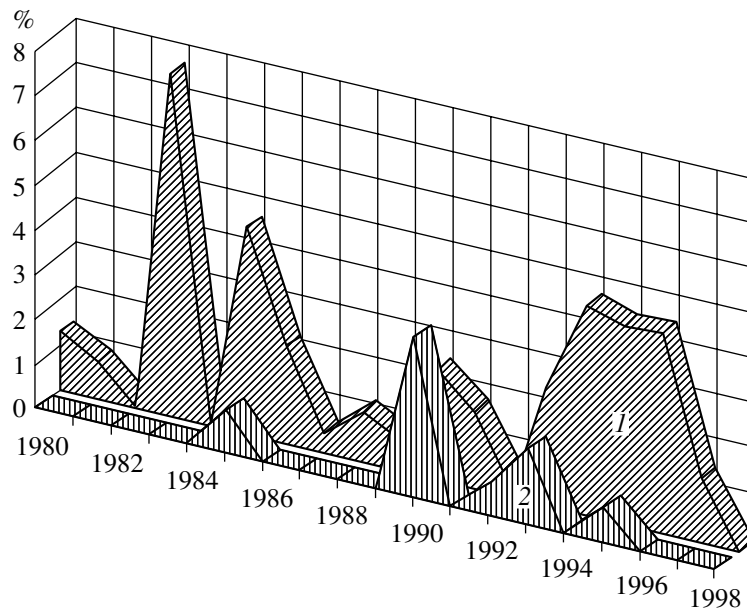


Рис. 1. Встречаемость аномалии на городской территории (1) и в загородной популяции (2).

За все время наблюдений (1976–1998 гг.) в популяциях, расположенных на городской территории, отмечены три взрослые особи с этим дефектом (0.363%; $N = 826$): в 1987 г. (правостороннее

проявление, неполовозрелое животное), в 1991 г. (двухстороннее проявление, неполовозрелый экземпляр – 0.121%, $N = 826$) и в 1992 г. (левостороннее проявление, половозрелый самец). Среди

Встречаемость аномалии у сеголеток на городской территории

Год	Общее количество	2 глаза		1 глаз		Всего аномальных	% от общ. количества
		N	%	N	%		
1980	387	0	0	5	1.3	5	1.3
1981	352	0	0	3	0.85	3	0.85
1983	13	0	0	1	7.7	1	7.7
1984	243	0	0	0	0	0	0
1985	627	9	1.44	20	3.19	29	4.4
1986	414	2	0.48	7	1.69	9	2.17
1987	1534	2	0.13	5	0.33	7	0.46
1988	1480	4	0.27	13	0.88	17	1.15
1989	1423	1	0.07	9	0.63	10	0.70
1990	1459	5	0.34	31	2.12	36	2.47
1991	959	4	0.42	12	1.25	16	1.67
1992	532	0	0	1	0.19	1	0.19
1993	285	1	0.35	7	2.46	8	2.81
1994	343	2	0.58	14	4.08	16	4.66
1995	227	0	0	10	4.41	10	4.41
1996	67	0	0	3	4.48	3	4.48
1997	420	0	0	6	1.43	6	1.43
1998	188	0	0	0	0	0	0
Всего	10927	30	0.274	147	1.39	177	1.62

взрослых животных загородной популяции за все годы наблюдений отмечен лишь один неполновозрелый экземпляр (1989 г.) с левосторонним дефектом (0.15%, $N = 648$).

Частота встречаемости аномалии среди сеголеток на городской территории и в загородной популяции значительно различается – $\chi^2 = 28.99$; $p \ll 0.001$, тогда как значимых различий между взрослыми животными с городской территории и загородной популяции не выявлено ($\chi^2 = 0.585$).

Динамика встречаемости данной аномалии за 11 лет у сеголеток *R. esculenta* (Dubois, 1979) в популяции из центральной Франции свидетельствует о том, что ее частота в разные годы варьирует от 0.2 до 0.7% (суммарно – 0.2%). Это примерно соответствует доле данного признака в загородной популяции остромордой лягушки. Встречаемость аномалии у взрослых остромордых лягушек в загородной популяции составляет 0.15% и близка к значениям для взрослых *R. esculenta* – 0.07% (Dubois, 1979). Сравнение частот встречаемости депигментации радужины у сеголеток *R. esculenta* (по данным Dubois, 1979) и *R. arvalis* показало, что если у животных с городской территории Екатеринбурга значимость различий высока ($\chi^2 = 58.28$; $p \ll 0.001$), то для животных из загородной популяции эта разница не достоверна ($\chi^2 = 3.59$).

По нашим данным (рис. 2), частоты аномалии у сеголеток и взрослых животных на городской территории различаются в 4.4 раза ($\chi^2 = 8.04$; $p < 0.01$), а в загородной популяции – в 2.6 раза ($\chi^2 = 0.876$; различие не достоверно). Суммарная частота дефекта у всех сеголеток выше, чем у всех взрослых, в 4.9 раза ($\chi^2 = 12.39$; $p < 0.001$). Вероятно, можно говорить о том, что отсутствие пигментации радужной оболочки каким-то образом связано с возможностью сеголетка дожить до взрослой особи.

По-видимому, несмотря на отсутствие явных причин снижения жизнеспособности животных из-за данной аномалии, существует связь с выживаемостью, что отмечалось другими исследователями (Dubois, 1979; Rostand, 1953) на комплексе зеленых лягушек.

Как уже упоминалось выше, отмечается как одностороннее, так и двухстороннее проявление дефекта. Если полагать, что аномалия вызвана сбоем развития, логично предположить независимое проявление признака с каждой из сторон. Тогда вероятность одностороннего проявления равна частному от деления количества депигментированных глаз на удвоенное общее число животных. Следовательно, вероятность симметричного варианта (при независимом проявлении признака с каждой стороны) будет равна квадрату вероятности появления этой аномалии с одной стороны, а теоретическое число симметричных вариантов в выборке будет равно произведению

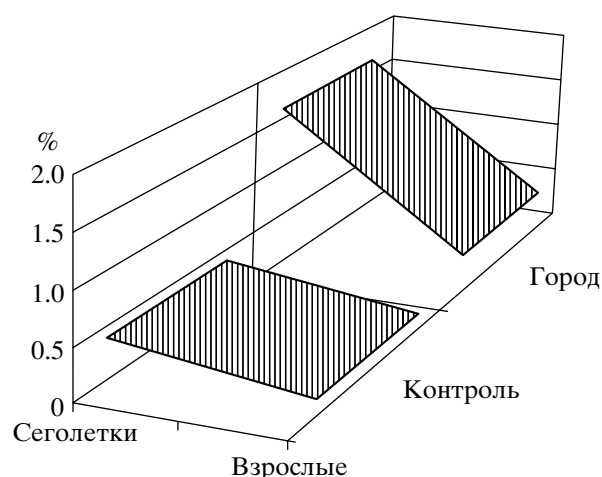


Рис. 2. Суммарная доля аномалии у сеголеток и взрослых.

общего числа особей на вычисленную вероятность симметричного варианта. Подсчитав (на сеголетках) предполагаемое число “симметриков”, мы сопоставили его с реальными данными. Оказалось, что фактическая вероятность симметричного варианта на два порядка выше предполагаемой – 0.00246 против 0.0000625 ($\chi^2 = 32.45$; $p \ll 0.001$). Полученные результаты говорят против гипотезы о независимом проявлении данной аномалии с каждой из сторон у особей с двумя депигментированными глазами, что, на наш взгляд, является аргументом в пользу наследственной природы рассматриваемого признака.

Вероятно, эта аномалия носит генетический характер, как и все аномалии, имеющие аналогичное фенотипическое проявление и генетическое происхождение которых доказано. Скорее всего, это целый комплекс рецессивных признаков, которые в гомозиготном состоянии могут способствовать, с одной стороны, высокой частоте появления особей такого фенотипа, с другой – их низкой выживаемости по причине инбридинговой депрессии в условиях городских изолятов, возникших в результате фрагментации естественных биотопов и низкой численности репродуктивного ядра популяции (Simberloff, 1983).

Среди предполагаемых причин, способных влиять на флуктуацию частоты этого признака, мы выделяем влияние температурного режима в начальный период развития, так как годы, когда этот дефект не был отмечен, характеризуются отсутствием заморозков в период откладки икры и эмбрионального развития. Возможно, что внешнему проявлению этой аномалии способствуют весенние похолодания. Известно, что температурный фактор оказывает влияние на возможность появления аномалий у земноводных (Войткевич, 1938; Обухова, 1984; Voitkevich, 1961;

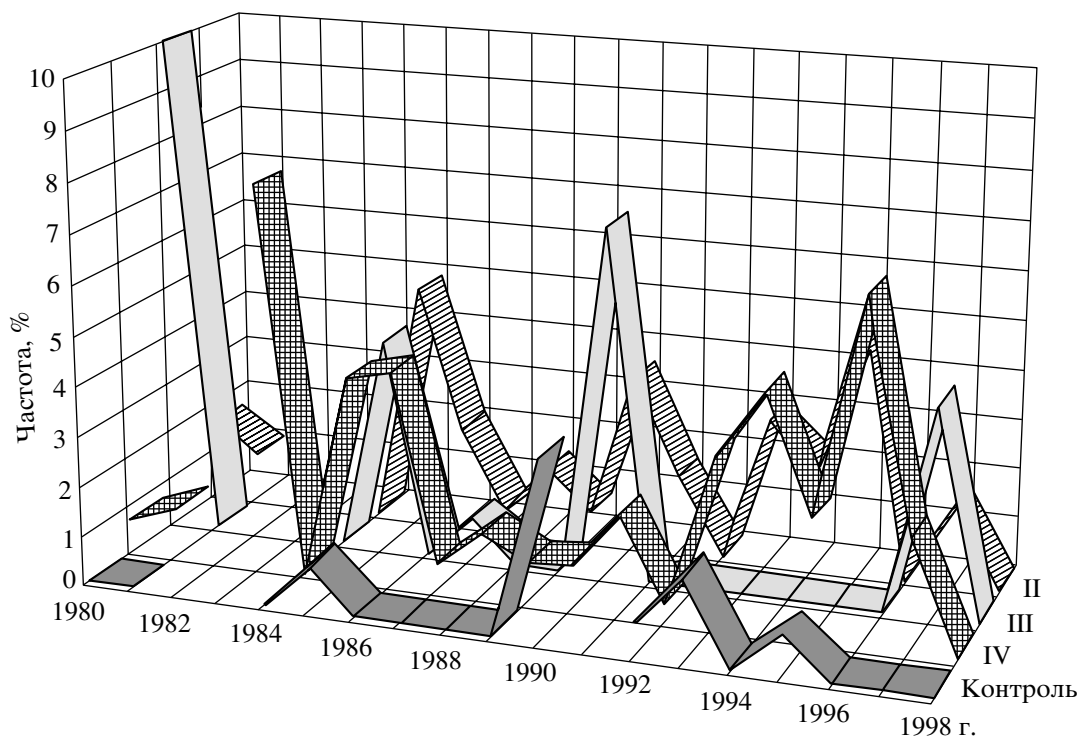


Рис. 3. Динамика частоты аномалии у сеголеток по зонам II-IV и в контроле.

Van Valen, 1974). У близкого к *R. arvalis* вида бурых лягушек – травяной (*R. temporaria* L.) за все годы наблюдений данная аномалия отмечена только у одного сеголетка (0.00039%; $N = 2534$) и одной взрослой особи (0.2%; $N = 491$) на городской территории и не отмечалась в загородной популяции. Столь низкая встречаемость этого дефекта у травяной лягушки может быть связана с относительно большей в сравнении с *R. arvalis* ролью наследственной компоненты в процессе онтогенеза, а также ее экологической пластичностью (Сурова, 1988) и высокой холодоустойчивостью (Терентьев, 1950; Hertwig, 1898).

Изменения частоты данного дефекта в разные годы в изолированных друг от друга группировках остромордой лягушки протекают сходно (рис. 3): так, в 1984 и 1998 гг. на городской территории не отмечено ни одного случая этой аномалии (см. таблицу), в 1985, 1990, 1994, 1996 гг. отмечена наибольшая встречаемость дефекта (4.4–4.66%) в городских группировках и один случай в загородной популяции (0.9%, $N = 108$). По-видимому, условия, способствующие проявлению этой аномалии, в отличие от других отклонений, близки на всей территории городской агломерации и в пригороде. Вместе с тем частота изучаемого признака в популяциях с городских территорий в целом более чем в четыре раза выше, чем в контрольной загородной популяции, при значительном сходстве многолетней динамики призна-

ка, что, по нашему мнению, может свидетельствовать о влиянии изолированности городских популяций на частоту проявления дефекта, а также о более интенсивном мутационном процессе на территории города.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 97-04-48061)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные мат-лы Института экологии растений и животных. УрО РАН. Свердловск, 1980. С. 5–6.
- Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских группировках остромордой лягушки // Экология популяций. Новосибирск, 1988. Ч. 1. С. 89–91.
- Войткевич А.А. О роли температурного фактора в период метаморфоза головастиков лягушки // Биол. науки. 1938. Т. 7. № 4. С. 749–762.
- Обухова Н.Ю. Влияние охлаждения на развивающуюся икру сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5. Вопросы герпетологии. Свердловск, 1984. С. 30.
- Сурова Г.С. Онтогенетические механизмы поддержания устойчивости популяций личинок бурых лягушек // Проблемы эволюции. М., 1988. С. 40–41.
- Терентьев П.В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 344 с.

- Benjamin C.P.* The biochemical effects of the d, m, and a genes on pigment cell differentiation in the Axolotl // *Devel. Biol.* 1970. V. 23. P. 62–85.
- Browder L.W.* Pigmentation in *Rana pipiens*. 1. Inheritance of the speckle mutation // *J. Hered.* 1968. V. 59. P. 162–166.
- Cain B.W., Utesch S.R.* An unusual color pattern of the green tree frog, *Hyla cinerea* // *South west. Nat.* 1976. V. 21. P. 235–236.
- Dalton H.C., Hoerter J.D.* Patterns of purine synthesis related to iridiophore development in the wild type, melanoid and axantic strains of the Mexican Axolotl, *Ambystoma mexicanum* Shaw. // *Devel. Biol.* 1974. V. 36. P. 245–251.
- Dubois A.* Sur deux anomalies de la Grenouille verte (*Rana esculenta*) // *Bull. Soc. Linn. Lyon.* 1968. V. 37. P. 316–320.
- Dubois A.* Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana "esculenta"* complex (Amphibia, Anura) // *Mitt. zool. Mus. Berlin.* 1979. Pl. 1. № 55. P. 59–87.
- Dubois A., Fisher J.-L., Payen D.* Un Triton palme (*Triturus helveticus*) aux yeux noirs // *C.r. Soc. Biol.* 1973. V. 167. P. 1733–1735.
- Dubois A., Vachard D.* Sur une anomalie pigmentaire de la Grenouille verte (*Rana esculenta*) et de quelques autres Amphibiens Anoures et Urodeles // *Bul. Soc. Linn. Lyon.* 1971. V. 40. P. 40–52.
- Engelmann W.-E., Obst F.J.* Partielle pigmentlosigkeit bei *Bufo viridis viridis* (Amphibia, Anura, Bufonidae) // *Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden.* 1976. V. 34. P. 39–41.
- Hertwig O.* Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta* // *Arch. Mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch.* 1898. V. 51. P. 319–381.
- Humphrey R.R., Bagnara J.T.* A color variant in the Mexican Axolotl // *J. Hered.* 1967. V. 58. P. 251–256.
- Nishioka Midori, Ueda Hiroaki.* Two kinds of black-eyed variants in *Hyla arborea japonica* // *Sci. rept. Lab. Amphib. Biol. Hiroshima Univ.* 1985. V. 7. P. 157–179.
- Richards C.M., Tartof D.T., Nace G.W.* A melanoid variant in *Rana pipiens* // *Copeia.* 1969. № 4. P. 850–852.
- Rostand J.* Sur l'anomalie "iris brun" chez *Rana esculenta* L. // *C. r. Acad. Sci.* 1953. V. 237. P. 762–764.
- Rostand J.* Les anomalies des amphibiens anoures/Societe d'edition d'enseignement superieur. Paris, 1958. 100p.
- Rostand J., Darre P.* Une mutation de *Rana esculenta*: la grenouille aux yeux noirs // *C.r. Acad. Sci. (D).* 1970. V. 217. P. 1414–1415.
- Simberloff D.* What a species needs to survive // *Nature Conserv. News.* 1983. V. 33. № 6. P. 18–22.
- Tunner H.G.* The inheritance of morphology and electrophoretic markers from hootypic crosses of the hybridogenic *Rana esculenta* // *Mitt. zool. Mus. Berlin,* 1979. Pl. 1. № 55. P. 89–109.
- Van Valen L.* A natural model for the origin of some higher taxa // *J. Herpetol.* 1974. V. 8. P. 109–121.
- Vershinin V.L.* Types of Morphological Anomalies of Amphibians in Urban Regions // *Amphibian Populations in the Commonwealth of independent States: Current Status and Declines.* Ed.: S.L. Kuzmin, C.K. Dodd, Jr., & M.M. Pikulik. Moscow: Pensoft, 1995. P. 91–98.
- Voitkevich A.A.* Le development des extremités sunumeraires chez les amphibiens // *Bul. Biol. France Belgique.* 1961. V. 95. P. 569–600.
- Vorps H.M.* A "speckle" phenotype in *Rana clamitans* // *Can. Field-Natur.* 1976. V. 90. P. 57–58.