

## ЗНАЧЕНИЕ РЕЦЕССИВНЫХ И ДОМИНАНТНЫХ МУТАЦИЙ В ПРОЦЕССАХ АДАПТАЦИИ РОДА *Rana* В СОВРЕМЕННОЙ БИОСФЕРЕ

© 2006 г. В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук,  
Екатеринбург 620144; факс: (343)260-65-00; e-mail: wow@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 03.02.2006 г.

Изучали популяции трех видов бесхвостых амфибий (*Amphibia, Anura*) рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall., *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L., обитающих на территории городской агломерации Екатеринбурга. Исследовали частоту встречаемости двух признаков – морфы *striata* и депигментации радужины. Первый – так называемая морфа *striata* фенотипически проявляется в виде светлой дорсомедиальной полосы, отмечается у ряда видов рода *Rana* и определяется доминантным аллелем аутосомного диаллельного гена *striata* при полном доминировании. Особи *striata* обладают целым рядом физиологических особенностей, дающих преимущество их носителям в условиях естественных и искусственных геохимических аномалий. Второй признак – депигментация радужины – обусловлен рецессивной мутацией. Мы полагаем, что особи, гомозиготные по этому признаку, обладают пониженной выживаемостью. Таким образом, доминантные мутации могут способствовать быстрому адаптивному успеху их носителей. Напротив – рецессивные мутации потенциально снижают возможности индивидуума к выживанию.

Ортодоксальная точка зрения на процесс микроэволюции предполагает, что в ходе мутационного процесса идет накопление в гетерозиготном состоянии рецессивных аллелей в качестве скрытого ресурса внутренней изменчивости [1], который может быть позднее использован в процессах адаптации при изменении условий среды. Наоборот – доминантные мутации, обычно отменяются естественным отбором из-за немедленного фенотипического проявления и отрицательного влияния на выживаемость их носителей.

На основании продолжительных исследований (1976–2005 гг.) популяций трех видов бесхвостых амфибий, обитающих на городской территории и в загородной популяции нами, получены факты, свидетельствующие о различной судьбе и роли некоторых доминантных и рецессивных мутаций в процессах адаптациогенеза под действием урбанизации.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа была выполнена на территории крупнейшего промышленного города Среднего Урала (Екатеринбург), расположенного на границе Европы и Азии. Зонирование городской территории в зависимости от степени антропогенной трансформации (II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарк, K – загородная популяция) выполнено в соответствии с разработанной ранее типизацией и проведенными гидрохимическими анализами [2, 3].

Изучали популяции трех видов бесхвостых земноводных (*Anura, Ranidae*) рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall., *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L., населяющие антропогенно преобразованные территории. В общей сложности обследовано 15808 сеголеток и 1666 взрослых особей остромордой, 1120 сеголеток и 370 взрослых особей озерной, 4459 сеголеток и 541 взрослая особь травяной лягушки. Были исследованы частоты двух признаков – морфы *striata* и депигментации радужины. Первый, так называемая морфа *striata*, фенотипически проявляется в виде светлой дорсомедиальной полосы, отмечен у ряда видов рода *Rana*. Он определяется доминантным аллелем диаллельного аутосомного гена *striata* при полном доминировании [4, 5].

Второй из изученных признаков представляет собой отсутствие нормальной пигментации радужины одного или обоих глаз и сравнительно широко распространен среди бесхвостых [6] и хвостатых амфибий [7, 8]. Экспериментальные исследования, выполненные на *Rana esculenta* [9], показали, что этот признак определяется рецессивной мутацией [10]. Он также был описан у бурых лягушек *R. temporaria* [10] и *R. arvalis* [11]. Dubois [12] полагает, что депигментация радужины может быть обусловлена одним рецессивным геном, а одностороннее проявление – результат мозаичного наследования. Фактически эта особенность может рассматриваться как частичный альбинизм.

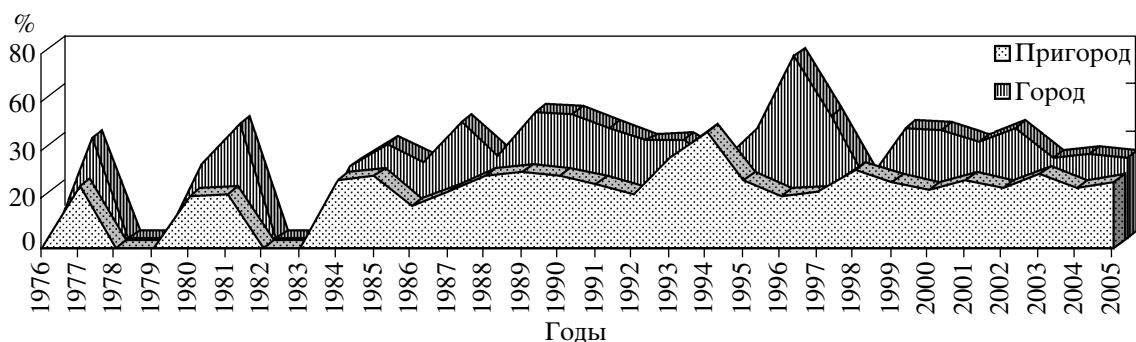


Рис. 1. Частота морфы striata у сеголеток *R. arvalis* в городских и пригородных популяциях, (в %).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Неоднократно отмечалось, что частота индивидуумов морфы striata в популяциях *R. arvalis* и *R. ridibunda* на территории Екатеринбурга увеличивается ( $p < 0.01$ ) со степенью урбанизации (рис. 1).

Причина отмеченной зависимости – в наследственно обусловленной физиологической специфике данной морфы. Согласно нашим данным [13], натриевая проницаемость кожи морфы striata у *R. arvalis* существенно ниже чем у бесполосых животных более чем в 3 раза ( $F = 5.39$ ,  $p < 0.0023$ ). Это, безусловно, свидетельствует о низкой эффективности работы калий-натриевого насоса, ответственного у амфибий за кожный транспорт. Снижение проницаемости кожи для многих веществ (включая кислород) способствует усилению роли легочного дыхания, что в свою очередь ведет к росту кислородной емкости крови за счет

увеличения количества гемоглобина. Высокое содержание гемоглобина объясняет значительные концентрации железа в организме особей striata, интенсивное легочное дыхание ведет к повышению уровня метаболизма и, следовательно, сокращению продолжительности жизни striata ( $2.8 \pm 0.16$  лет ( $n = 71$ ) против  $3.3 \pm 0.19$  года ( $n = 42$ ) у бесполосых особей;  $F = 4.1$ ,  $p < 0.045$ ). Укорочение жизненного цикла особей striata может отражаться на скорости эволюционных преобразований.

У генетически близких форм может отмечаться сходный полиморфизм, так как виды одного рода могут иметь гомологичные гены и проявлять одинаковую изменчивость [14]. Это подтверждает наличие значимых различий в доле нейтрофилов у сеголеток *R. arvalis* морфы striata –  $10.1 \pm 0.79$  против  $7.37 \pm 0.56$  ( $F = 7.995$ ;  $p = 0.005$ ) и *R. ridibunda* –  $18.5 \pm 2.4$  и  $12.2 \pm 2.4$  ( $F = 12.4$ ;  $p = 0.0007$ ), свидетельствующее о высоких фагоцитарных возможностях гемопоэтической системы полосатых животных у обоих видов. Данная особенность важна в условиях техногенных загрязнений среды, когда происходит угнетение нейтрофильного листка гемопоэза [15].

Встречаемость, striata в городских популяциях несколько увеличивается у взрослых животных (рис. 2).

На основании вышеизложенного можно сказать, что животные, несущие эту доминантную мутацию, преадаптированы к естественным и искусственным геохимическим аномалиям среды [16]. Морфа striata отсутствует у *R. temporaria*, которая симпатрична *R. arvalis* [17]. Очевидно, предки *R. temporaria* утратили эту морфу, что может быть связано с тем, что зимующие травяные лягушки выдерживают гипоксию, используя кожное дыхание [18].

Это, на наш взгляд, обуславливает исчезновение травяной лягушки из антропогенных ландшафтов [19–21] и отражается на дальнейшей судьбе вида в условиях глобального сокраще-

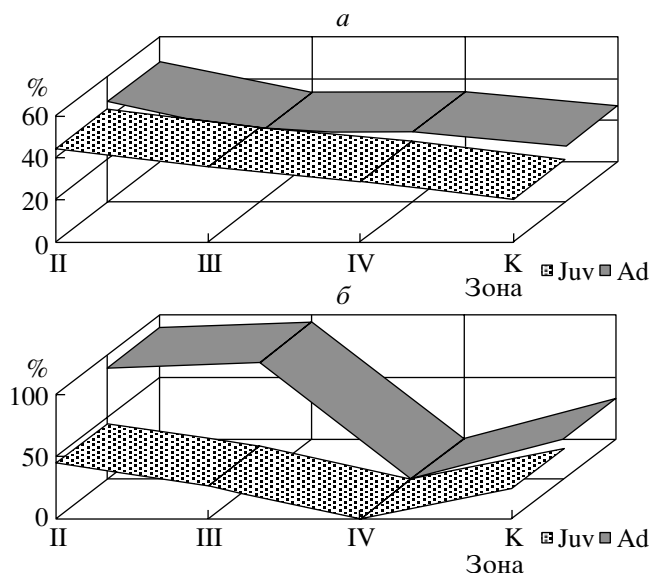


Рис. 2. Возрастные изменения частоты морфы striata в популяциях *R. arvalis* (а) и *R. ridibunda* (б). Juv – сеголетки, Ad – взрослые.

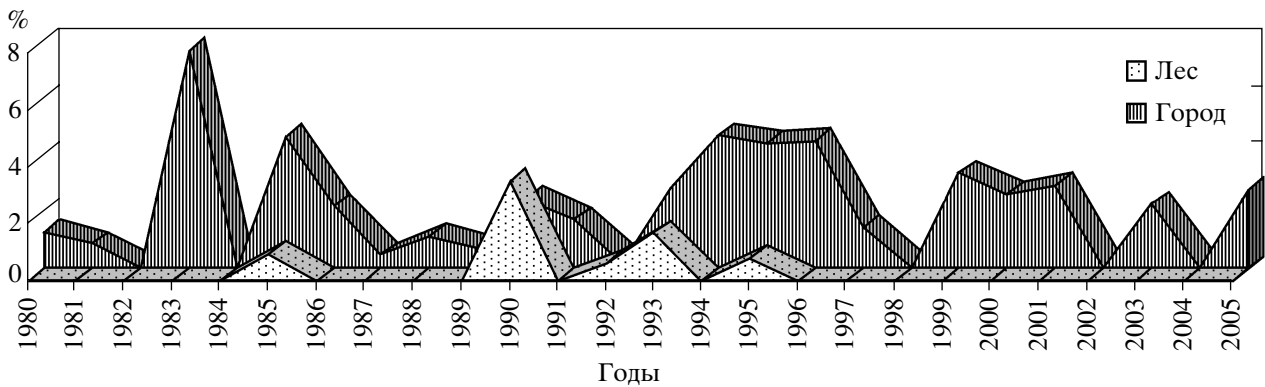


Рис. 3. Частота депигментации радужины у сеголеток *R. arvalis* на городской территории и в загородной популяции, (в %).

ния численности амфибий в современной биосфере [22].

Другой рассмотренный нами признак – рецессивная мутация (рис. 3), свидетельствующая о наличии инбридинговой депрессии в городских популяциях [11] и интенсивности преобразования генофонда на урбанизированной территории.

Известно, что инсультация популяций амфибий под действием урбанизации на мелкие изоляты приводит к повышению уровня гомозиготности популяций, увеличению скорости преобразования генофонда за счет дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга [23].

Частота депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки выше ( $\chi^2 = 28.9$ ;  $P \leq 0.001$ ) чем в лесной популяции, и составляет 1.62 и 0.39% соответственно. Среди вероятных факторов, ответственных за флуктуации частоты этого фенотипа, мы выделяем влияние температурного режима в начальный период развития, так как годы, когда этот фенотип не был отмечен, характеризуются отсутствием заморозков в период откладки икры и эмбрионального развития. Возможно, что внешнему проявлению этой аномалии способствуют весенние похолодания [11].

В городских и лесных популяциях остромордой лягушки частота этого фенотипа у взрослых особей уменьшается в сравнении с сеголетками (рис. 4).

В целом частота признака у сеголеток выше, чем у взрослых, в 4.9 раза ( $\chi^2 = 12.39$ ;  $P < 0.001$ ). Мы полагаем, что гомозиготность этих особей может отрицательно сказываться на их выживаемости. Очевидно, что одному фенотипически проявляющемуся признаку сопутствует комплекс гомозиготных рецессивных показателей, выражающихся в низкой выживаемости по причине инбридинговой депрессии [24–26].

У близкого к *R. arvalis* вида бурых лягушек – травяной за все годы наблюдений данная аномалия отмечена только у двух сеголеток (0.045%;

$n = 4459$ ) и одной взрослой особи (0.19%;  $n = 531$ ) на городской территории и не отмечалась в загородной популяции. Столь низкая встречаемость этого отклонения у травяной лягушки может быть связана с относительно большей в сравнении с *R. arvalis* ролью наследственной компоненты в процессах онтогенеза, а также ее экологической пластичностью [27] и высокой холодоустойчивостью [28, 29].

Высокая толерантность к антропогенным преобразованиям среды характерна для *R. arvalis* и *R. ridibunda* – видам, у которых существует такой генетический вариант, как морфа *striata*. Фенотипическое проявление доминантного признака – *striata* отличается от рецессивного – депигментации радужины (рис. 1, 3) – высокой пенетрантностью независимо от сезонных факторов.

Таким образом, доминантные мутации могут способствовать быстрому адаптивному успеху их носителей. Напротив – рецессивные мутации потенциально снижают возможности индивидуума к выживанию.

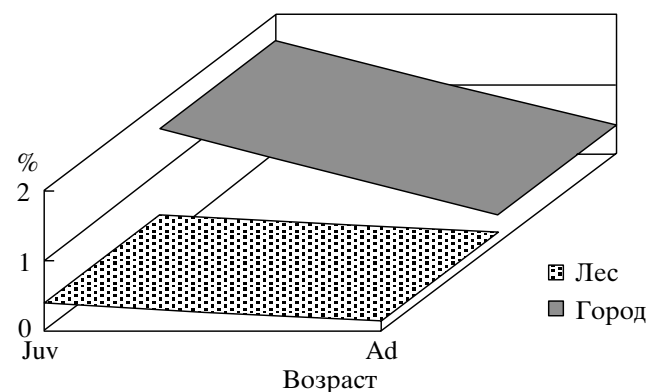


Рис. 4. Возрастные изменения встречаемости депигментации радужины в городской и загородной популяциях *R. arvalis*. Juv – сеголетки, Ad – взрослые.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Сер. А. 2. С. 3–54.
2. Вершинин В.Л. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980. С. 117–118.
3. Вершинин В.Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.
- Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология № 1. 2004а. С. 69–73.
4. Шупак Е.Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1977. С. 36.
5. Berger L., Smielowski J. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. 1982. V. 3. P. 145–151.
6. 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.
7. 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.
8. Engelmann W.-E., Obst F.J. Partielle pigmentlosigkeit bei *Bufo viridis viridis* (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden. 1976. B. 34. S. 39–41.
9. 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.
10. Rostand J. Sur l'anomalie "iris brun" chez *Rana esculenta* L. // C. r. Acad. Sci. 1953. V. 237. P. 762–764.
11. Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология № 1. 2004а. С. 69–73.
12. Dubois A. Sur deux anomalies de la Genouille verte (*Rana esculenta*) // Bull. Soc. Linn. Lyon. 1968. V. 37. P. 316–320.
13. Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. 1999. № 4. С. 283–287.
14. Вавилов Н.И. Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. С. 1–92.
15. Чернышева Э.В., Старостин В.И. Морфологические исследования клеток периферической крови // Экол. Состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биол. индикация. Тольятти, 1997. С. 296–298.
16. Вершинин В.Л. Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 11. С. 1367–1374.
17. Иценко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.
18. Boutilier R.G., Donohoe P.H., Tattersall G.J., West T.G. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians // J. Exptl. Biol. 1997. V. 200. № 2. P. 387–400.
19. Гаранин В.И. Материалы по распределению и численности амфибий Волжско-Камского края // Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. М.: Наука, 1964. С. 127–133.
20. Астрадамов В.И. Роль антропогенных факторов в изменении природных комплексов и их компонентов (на примере Мордовской АССР): Автореф. дис... канд. биол. наук. Казань, 1973. 24 с.
21. Топоркова Л.Я. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973. С. 84–117.
22. Halliday T.R. Where have all the frogs gone? // People and Planet. 1998. V. 7. № 4. P. 22–23.
23. Макеева В.М., Малюченко О.П., Белоконь М.М. и др. Оценка состояния генофонда природных популяций бурых лягушек в условиях антропогенного ландшафта Москвы и Подмоскovie // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. М., 2004. Т. 2. С. 211.
24. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ "Академкнига", 2003. 431 с.
25. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 619 с.
26. Simberloff D. What a species needs to survive // Nature Conserv. News. 1983. V. 33. № 6. P. 18–22.
27. Сурова Г.С. Онтогенетические механизмы поддержания устойчивости популяций личинок бурых лягушек // Проблемы эволюции. М., 1988. С. 40–41.
28. Терентьев П.В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 345 с.
29. Hertwig O. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta* // Arch. Mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch. 1898. B. 51. S. 319–381.