

УДК 591.53: 597.6

РОЛЬ ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИИ В СПЕЦИФИКЕ МОРФОГЕНЕЗА СКЕЛЕТА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ НА ПРИМЕРЕ *Rana arvalis* Nilsson, 1842

© 2011 г. В. Л. Вершинин, Н. С. Неустроева

Представлено академиком В.Н. Большаковым 06.04.2011 г.

Поступило 06.04.2011 г.

Морфологические отклонения в популяциях земноводных описывались неоднократно. Причины возникновения отклонений морфогенеза авторы искали во внешних условиях среды [1], вирусных инфекциях [2], аномальной регенерации [3], мутациях [4], радиоактивном фоне [5] и других видах загрязнения среды [6]. Особый интерес всегда вызывали случаи массовых аномалий. Для амфибий Неоарктики известно [7], что наличие цист в зонах активного морфогенеза, протекающего в период метаморфоза в организме сеголеток, инициирует возникновение многоконечности, облегчающей потребление инфицированных трематодами особей окончательным хозяином – птицей или рептилией. В отечественных исследованиях информация о связи особенностей морфогенеза дефинитивных скелетных структур с церкариозами в природных популяциях амфибий отсутствует.

Работа выполнена на сеголетках остромордой лягушки *R. arvalis*, отловленных из популяций, населяющих территорию городской агломерации г. Екатеринбурга. В пределах города мы выделяем четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных: многоэтажная застройка (зона II), малоэтажная застройка (III), лесопарки (IV), в качестве контрольного (К) был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Приемлемость настоящей типизации подтверждается результатами многолетних гидрохимических анализов. Собранный материал просветлен методом Даусона [8] и проанализирован под бинокулярным микроскопом на предмет скелетных отклонений и цист паразитов (трематод), которые после обработки становятся хорошо различимыми в организме (рис. 1). Кровь 988 сеголеток изучена по общепринятым гематологическим методикам. С каждого обследованного животного приготавливали мазок крови (окраска по Романовскому–

Гимзе) и определяли процентное соотношение различных видов лейкоцитов по унифицированному методу морфологического изучения форменных элементов крови [9]. В зарубежной литературе довольно широко обсуждался вопрос о случаях массовой полимелии (многоконечности) у амфибий как в Палеарктике [10], так и в Неоарктике [11] и причинах ее появления. Было убедительно продемонстрировано [7], что причина данного явления – трематоды, паразиты, вызывающие полимелию инцистированием церкарий в личинки земноводных. Различные группы трематод, в зависимости от специфики их жизненного цикла, связаны с амфибиями, которые

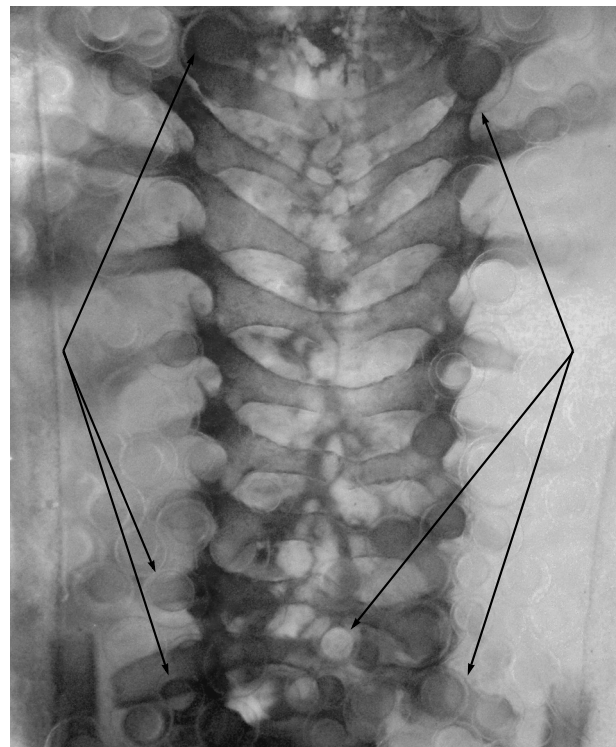


Рис. 1. Аномалии позвонков (разрывы и асимметрия) по соседству с цистами трематод у сеголеток *R. arvalis*.

Таблица 1. Спектр и частота скелетных аномалий сеголеток остромордой лягушки (%)

Аномалия	II	III	IV	K
Брахицефалия	0	1	0	0
Разрыв тела позвонка	21.6	22	23.3	8.5
Асимметрия позвонка	12.9	20	20.8	5.1
Асимметрия отростков позвонка	2.6	2	0	0
Фрагментация позвонка	0	0	3.33	0
Срастание позвонков	0	0	0.83	0
Отклонения в строении уростиля	0	6	2.5	7.6
Неполное окостенение позвонка	0	0	0.83	0
Эктромелия	0	1	0	0.85
Эктродактилия	0.86	1	0	0
Олигодактилия	0	0	0.83	0
Утолщение фаланги стопы	0	0	0	0.85
Асимметрия стоп	0	1	0	0
Утолщение фаланги кисти	0	0	0	0.85
Деформация костей конечностей	0	2	0.83	0

выступают как в качестве промежуточного, так и дефинитивного хозяина [12]. Окончательным хозяином трематод могут быть как лягушки и тритоны, так и птицы, связанные в своем жизненном цикле с водой (утиные, чайковые и др.). Моногенетические трематоды (*Polystoma*) паразитируют на лягушках и имеют двойной цикл – “нормальные” взрослые живут в мочевом пузыре, “летние” взрослые на жабрах головастика. Обе формы дают начало личинкам.

Исследование дефинитивного скелета сеголеток *K. arvalis* показало, что наибольшее разнообразие по числу вариантов скелетных аномалий встречается в зонах малоэтажной застройки и лесопарковой зоне города (табл. 1).

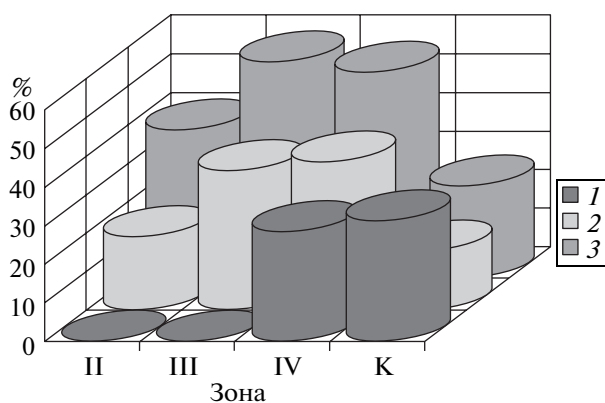


Рис. 2. Встречаемость скелетных аномалий (1), сеголеток с аномалиями скелета (2) и частота инфицированных особей (3) в градиенте урбанизации.

В целом, наибольшая частота встречаемости скелетных аномалий отмечена у сеголеток из популяций лесопарковой зоны (IV) – 38.3%. В этих популяциях отмечена значительная доля аномалий позвонков (49.09%) и уростиля (2.5%). Экстенсивность церкариоза у сеголеток иллюстрирует высокая встречаемость (рис. 2) сеголеток, инфицированных цистами трематод в лесопарковой зоне и загородной популяции. Отмечаемые цисты принадлежат бигенетической трематоды *Holostephanus volgensis* и обычно локализируются под кожей и других мягких тканях тела хозяина. Данный паразит использует амфибий как вторичного промежуточного хозяина, дефинитивным хозяином являются рыбаобразные птицы. В случае остромордой лягушки цисты локализируются около клоаки, в задней части тела и мезенхиме брюшной стенки.

Отмечается совпадение частоты встречаемости скелетных аномалий с процентным содержанием эозинофилов, являющихся маркером паразитарных инвазий (рис. 3). Обнаруженное нами увеличение доли эозинофилов в популяциях лесопарковой зоны и контрольной популяции связано с постоянно существующей паразитарной инвазией, что более характерно для естественных популяций амфибий, чем для городских [13], и выражается в увеличении процента эозинофилов в периферической крови. Значительный ($F = 4.0949$, $p = 0.007$) уровень эозинофилов в лесопарковой и загородной популяциях хорошо отражают степень инфицированности трематодами (рис. 4). Пики инвазированности трематодами в конкретных популяциях (и, соответственно, рост доли эозинофилов) позволяют предполагать в них

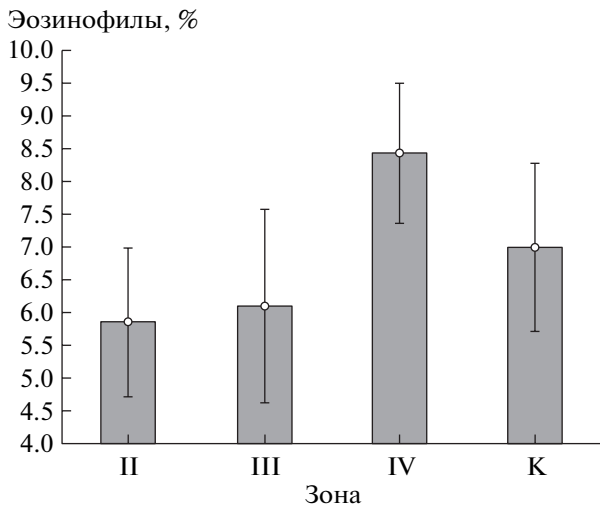


Рис. 3. Доля эозинофилов в крови сеголеток остромордой лягушки в градиенте урбанизации.

увеличение встречаемости особей новой генерации с девиантными формами осевого скелета.

Показано [7], что именно механическое препятствие в виде наличия цист в зонах активного морфогенеза, протекающего в период метаморфоза в организме сеголеток, создает условия для возникновения нарушений морфогенетических полей и в конечном итоге приводит к формированию девиантных дефинитивных форм уростилиа и других элементов скелета. На примере полигенетических трематод инициирование многоконечности облегчает потребление инфицированных трематодами особей окончательным хозяином — птицей или рептилией. В описанном нами случае инфицирование не только делает животных более доступными для хищников, но и нередко приводит к их гибели, причем внешних аномалий, таких как полимелия, как правило, не наблюдается. Трематодная инвазия полностью отсутствует в популяциях урбанизированной территории, появляясь в популяциях лесопарковой зоны и контроле. Вклад паразитарной инвазии в формирование девиантных форм скелета составляет 69.2% в лесопарковой зоне и 29.2% в лесной популяции, т.е. несмотря на сходную инвазированность лесных и лесопарковых популяций (31.2 против

28.3%) стабильность онтогенеза во втором случае ниже в 2.5 раза, что, вероятно, связано с сочетанием действия поллютантов и инцистированных метацеркарий.

Таким образом, впервые для Палеарктики отмечена возможность влияния инфицированности цистами трематод на морфогенез скелета сеголеток остромордой лягушки *R. arvalis*. Наибольшее влияние паразитов на стабильность онтогенеза наблюдается в лесопарковой зоне города.

Авторы выражают признательность А. В. Бураковой за помощь в определении трематод.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект 10–04–96084, Программы развития ведущих научных школ (НШ–1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Voitkevich A.A.* // Bull. Biol. France Belg. 1961. V. 95. P. 569–600.
2. *Fisher J.-L.* // Bull. mens Soc. linn. Lyon. 1976. V. 45. № 1. P. 43–46.
3. *Барановский А.Э., Кудкоцев В.П.* Рациональное использование охрана, воспроизводство биологических ресурсов и экологическое воспитание. Запорожье, 1988. 209 с.
4. *Neff A.W., Briggs F., Chung H.-M.* // J. Exp. Zool. 1987. V. 241. № 3. P. 309–316.
5. *Okawa H.* // Jap. J. Herpetol. 1994. V. 15. № 4. P. 147–148.
6. *Gendron A., Hontela A., Bishop C.A., Fortin R.* II World Congress of Herpetology. Adelaide, Dec. 1993-Jan. 1994. Adelaide, 1994. P. 96–97.
7. *Hecker L., Sessions S.K.* // Bios. 2001. V. 72. № 1. P. 9–13.
8. *Dawson A.B.* // Stain. Technol. 1926. V. 1. P. 123–125.
9. *Косм Е.А.* Справочник по клиническим и лабораторным методам исследования. М.: Медицина, 1975. 383 с.
10. *Войткевич А.А.* // Природа. 1955. № 12. С. 100.
11. *Hebard W.B., Brunson R.B.* // Copeia. 1963. P. 570–572.
12. *Безр С.А., Воронин М.В.* Церкариозы в урбанизированных экосистемах. М.: Наука, 2007. 240 с.
13. *Лебединский А.А., Рыжкова Н.А.* В сб.: Экология и охрана окружающей среды. Рязань, 1994. С. 95–96.