

УДК 591: 597.6

ТОПОГРАФИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ И ФОРМИРОВАНИЕ БРАЧНЫХ ПАР У ЖАБ *Bufo bufo* L., 1758 и *B. viridis* Laur., 1768

© 2010 г. В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: wow@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 24.08.2009 г.

Проанализирован коллекционный материал (музей ИЭРиЖ УрО РАН) по серой и зеленой жабе, собранный Л.Я. Топорковой в 1976–1977 гг. на Среднем и Южном Урале. Наряду с видовыми особенностями формирования брачных пар обнаружены различия в частоте и характере топографической приуроченности аномалий, обусловленные разными моделями скрещивания, а также отличием в степени экологической пластичности рассмотренных видов.

Ключевые слова: морфологические аномалии, топографическая приуроченность, амфибии, брачные пары.

В популяциях амфибий всегда встречаются особи с морфологическими отклонениями. Причины появления уродств различны: мутационный процесс, паразиты, биотопическая изоляция, отклонения в развитии, аномальная регенерация, загромождение среды, появление генетических изолятов в результате фрагментации естественных биотопов, изменение генетической структуры популяций в связи с их сокращением и др.

Изменчивость различных морфологических структур, включая ее крайние формы (называемые также аномалиями), неодинакова. Как правило, встречается морфологических отклонений выше среди самцов (Szekely, Nemes, 2003; Gridi-Papp M., Gridi-Papp C., 2005), а отклонения в анатомии передних конечностей у бесхвостых амфибий встречаются реже, чем задних (Dubois, 1979; Helgen et al., 2000). Спектр этих отклонений имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида (у одних видов он уже, у других – шире), что отражает его филогенетическое положение, экологическую пластичность. Формы с более значительной индивидуальной изменчивостью в процессе эволюции оказываются и более пластичными, они гораздо быстрее реагируют на изменение среды (Шмальгаузен, 1983).

У серой и зеленой жаб встречаются следующие типы аномалий: деформации осевого скелета, полидактилия, эктродактилия, олигодактилия, синдактилия, клинодактилия, брахимелия, таумелия, полимелия, эктромелия, депигментация радужины (Engelmann, Obst, 1976), альбинизм, моно- или синрения (Flindt, 1985; Rostand, 1958). У большинства бесхвостых амфибий размеры самок

превышают размеры самцов. Объяснение этого явления также содержится в основной популяционной роли самок – репродукции: крупная самка дает большее количество яиц. Наступление половозрелости у земноводных в основном обусловлено достижением определенных размеров. Размеры самцов не связаны напрямую с плодовитостью, что и находит свое выражение в размерных различиях полов.

Подбор брачных партнеров важен для успешного оплодотворения (Licht, 1976). Считается, что при спаривании крупные самцы должны иметь преимущество, так как в основе этого явления лежит территориальное поведение (Davies, Halliday, 1977). Следовательно, крупный самец лучше охраняет свою территорию и занимает наиболее подходящий для икрометания участок, т.е. у него больше шансов в сравнении с мелкими самцами. Таковы вкратце теоретические рассуждения о половом отборе у бесхвостых амфибий. Фактические же данные свидетельствуют о том, что это далеко не всегда так (Davies, Halliday, 1979).

Согласно другой гипотезе, преимущество крупных самцов состоит в длительности пребывания на току, что в свою очередь связано с количеством энергетических резервов (Halliday, Verrel, 1986), а это не всегда коррелирует с размерами. В.Г. Ищенко (1999) показал, что мелкие медленно растущие самцы остромордой лягушки имеют большую продолжительность жизни, а следовательно, обладают возможностью большее количество раз принимать участие в размножении, т.е. в конечном итоге оставляют большее число потомков, в чем и состоит биологический смысл

процесса размножения. Считается также (Кондрашев, 1981), что средние и крайние размеры самок не включаются в область максимального предпочтения самцов ни у серой, ни у зеленой жабы. Таким образом, чтобы полностью понять явление ассортативного скрещивания и полового отбора, необходимо хорошо знать физиологические особенности животных, а также обладать глубокими знаниями обо всех стадиях их жизненного цикла.

Известно, что брачный период у серой жабы протекает в сравнительно короткие сроки и достаточно бурно. Мелкие самцы вытесняются крупными, т.е. имеет место ассортативное спаривание. У кавказской жабы (*B. verrucosissimus circassicus* Orlova et Tuniyev, 1989) наблюдается отрицательная корреляция между длиной тела самцов и самок в амplexусе: чем больше самка, тем меньше самец. У зеленой жабы спаривание также ассортативное. Считается (Reading, 2001), что селективное образование пар в совокупности с половыми различиями в возрасте достижения половозрелости способствует снижению инбридинга. Описано два вида стратегии спаривания: активный выбор самки конкурирующими самцами и активный выбор самца самкой. Однако наблюдения не подтвердили, что выбор партнера осуществляется только самцами (Arntzen, 1999). При конкуренции за самку крупные самцы имеют больший успех. Главные критерии при выборе партнера – частота вокализации, высота и продолжительность крика, положительно коррелирующие с размерами тела самца (Кузьмин, 1999).

Целью нашей работы было провести сравнительный анализ спектров внешне проявляющихся морфологических аномалий серой и зеленой жаб, определить длину тела животных при помощи штангенциркуля с ценой деления 0.1 мм, а также оценить закономерности формирования брачных пар у вышеупомянутых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы герпетологической коллекции ИЭРиЖ УрО РАН: сборы Л.Я. Топорковой 1976 г. (коллектор О.И. Шилова) – выборка серой жабы (*B. bufo* L.), пос. Кузино Свердловской обл., в количестве 183 шт., а также сборы Л.Я. Топорковой 1977 г. (коллектор Л.А. Кобзева) – выборка зеленой жабы (*B. viridis* Laur.), г. Магнитогорск (ТЭЦ, ЦЭС, Северный пляж) Челябинской обл. в количестве 171 взрослая особь и 123 сеголетка. Взрослые животные были отловлены в период икрометания.

Регрессионный анализ выполнен в программе Statistica for Windows 6.0 и Statgraf 2.1. Расчет перекрывания спектров аномалий производился с помощью модифицированного индекса Мориситы (Morisita, 1959).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основании исследований выборок из групп производителей двух видов жаб – *B. bufo* и *B. viridis*, выявлено четыре типа аномалий: эктродактилия, брахимелия, клинодактилия, синдактилия, т.е. среди обследованных животных отмечены только “фоновые аномалии”, достаточно типичные для этих видов (Коваленко, 2000), с которыми животные способны не только выжить, но и дать потомство.

Из обследованных 183 особей серых жаб 55 оказались с аномалиями, что составляет 30.05%. Среди самцов имели аномалии 33.6% животных, у самок – 21.15%, т.е. различие между самцами и самками по суммарной частоте аномалий не существенно ($\chi^2 = 2.74$; $p > 0.05$). В целом большая часть аномалий затрагивала задние конечности (на передних – 43.6% от общего числа аномалий, на задних – 60%). У самцов аномалии чаще затрагивали задние конечности, чем передние, – 68.2% и 36.4% соответственно, поэтому встречаемость аномалий на передних и задних конечностях у самцов и самок значительно отличается ($\chi^2 = 5.24$; $p < 0.05$). Следует также заметить, что среди копулянтов у 6 самок аномалии располагались на передних конечностях и у одной на задних, тогда как у самцов – 2 на передних и 9 на задних.

Поскольку перекрывание спектров аномалий у самцов и самок серой жабы составило 97.7% ($C = 0.977$), мы приводим суммарную встречаемость от общего числа аномальных животных. Эктродактилия отмечалась с частотой 85.9%, синдактилия – 1.8%, клинодактилия – 10.5%, брахимелия – 1.8%.

Из 294 особей зеленой жабы у 23 были обнаружены аномалии, что составляет 13.45% от общего числа взрослых зеленых жаб. Как и у серых жаб, выявлено четыре типа аномалий: эктродактилия, брахимелия, клинодактилия, синдактилия.

Большая часть аномалий затрагивала передние и задние конечности с незначительным преобладанием их на передних конечностях – 52.2% и 47.8% соответственно. Среди аномальных животных отмечены всего две самки, что составляет 8.7% от общего числа взрослых аномальных животных. У самок аномалии встречались только на задних конечностях. У копулянтов отмечены две самки с аномалиями на задних конечностях, один самец – с клинодактилией передней конечности и один – с эктродактилией задней.

Из 21 самца с аномалиями у 12 особей аномалии отмечены на передних и у 9 – на задних конечностях. Таким образом, соотношение аномалий на передних и задних конечностях у самцов зеленой жабы составляет 57.1% и 42.9% соответственно. Выявлены достоверные различия между сеголетками и взрослыми по суммарной встречаемости уродств ($\chi^2 = 12.86$; $p < 0.001$), а также зна-

чимое различие между общей частотой аномалий у самцов и самок ($\chi^2 = 16.83; p < 0.001$).

Перекрытие спектров аномалий у самцов и самок зеленой жабы составило 98.3% ($C = 0.983$), что практически совпадает с данными по *B. bufo*, поэтому мы приводим данные по суммарной встречаемости также от общего числа аномальных животных: эктродактилия – 52%, синдактилия – 4%, клинодактилия – 40%, брахимелия – 4%. Кроме того, у самцов обоих видов были отмечены два случая сочетанной аномалии: 2 – у серой жабы (двойная эктродактилия) и 1 – у зеленой (брахимелия и эктродактилия).

Виды одного рода могут иметь гомологичные гены и проявлять одинаковую изменчивость (Вавилов, 1967). Поэтому можно полагать, что особенности девиантных форм у видов одного рода могут быть сходными, что и подтверждают полученные нами данные. Расчет перекрытия спектров аномалий у *B. bufo* и *B. viridis* показал их достаточную близость: $C = 0.828$.

Вместе с тем оказалось, что существуют значительные межвидовые различия по общей встречаемости аномалий у серой и зеленой жаб. Вероятно, это связано с большей экологической пластичностью *B. viridis* – она менее подвержена негативным влияниям внешней среды, способствующей возникновению морфологических отклонений. Несмотря на то, что отловленные животные обитали в непосредственной близости от техногенных объектов (ТЭЦ и ЦЭС), доля аномальных особей у этого вида почти втрое ниже, чем в популяции серой жабы, населяющей относительно чистый биотоп в окрестностях пос. Кузино. Эти данные вполне согласуются с литературными сведениями о состоянии популяций зеленой жабы на техногенно преобразованных территориях. Оценка состояния популяций зеленой жабы в антропогенных ландшафтах (Chikin et al., 1997) по морфологическим критериям показала, что оно относительно стабильно. Частота аномалий среди сеголеток (2.4%) укладывается в диапазон имеющихся в литературе значений 0.28–3.21% (Flindt, 1985). Для сравнения: в отдельных случаях встречаемость полидактилии у сеголеток серой жабы может достигать 51.6%, а полимелии – 16.67% (Rostand, 1958).

Для анализа сведений по формированию брачных пар особи серой и зеленой жаб были сгруппированы в размерные классы (табл. 1). Самцы серых жаб составили четыре класса, а самки – пять. Известно, что у серой жабы размеры самцов всегда меньше (Grosse, Hempel, 2004). Больше оказалось самцов 1-го (от 60 до 65 мм) и 2-го (от 65 до 70 мм) размерных классов, у самок – 2-го (от 80 до 85 мм), чуть меньше 1-го (от 75 до 80 мм) и 3-го (от 85 до 90 мм). При этом самые мелкие самцы (1-го размерного класса) формируют пары со всеми размерными классами самок (за исключением

Таблица 1. Число пар, сформированных различными размерными классами *B. bufo*

Размерный класс самок, мм	Размерный класс самцов, мм			
	60–65	65–70	70–75	75–80
75–80	1	4	2	0
80–85	5	3	2	0
85–90	0	3	4	0
90–95	2	0	0	2
95–100	1	0	0	0

3-го), а их размеры в парах всегда заметно меньше – средняя величина различий 15.3 ± 6.69 (6.3–37.5, $n = 28$). Вторым и третьим размерными классами самцов образуют пары с 1, 2 и 3-м размерными классами самок. Самцы самой крупной размерной категории формируют пары с самками 4-го размерного класса. Возможно, мелкие самцы перехватывают самок, приближающихся к водоему, как это отмечено у *Rana temporaria* (Marzona, Giacoma, 1999).

Регрессионный анализ (линейная модель) не выявил значимой связи между размерами тела партнеров в брачных парах *B. bufo*. Однако была обнаружена высокодостоверная ($F = 52.65; p \ll \ll 0.00001$) корреляция ($R = 0.82$) между длиной тела самки и разницей ее тела с длиной тела самца (рис. 1). Между длиной тела самца и разницей его длины с длиной тела самки обнаружена значимая ($F = 12.91; p = 0.0013$) обратная линейная зависимость ($R = -0.58$).

У зеленых жаб (табл. 2) в отличие от серых интервалы размерных классов и их количество у самцов и самок не различаются (1-й – 50–55, 2-й –

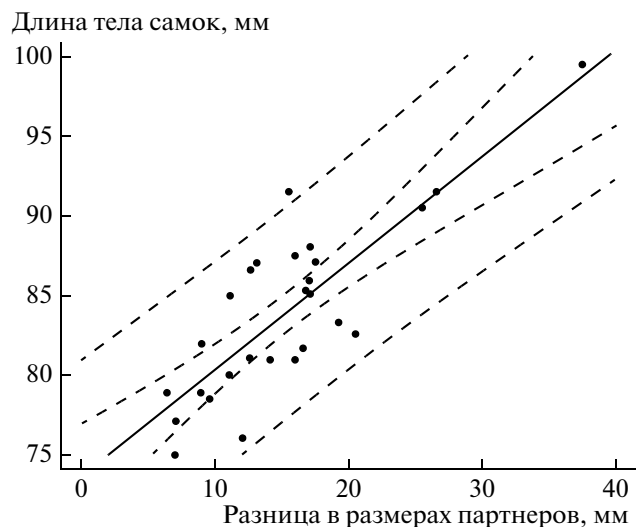


Рис. 1. Зависимость между размерами тела самок и разницей в длине тела партнеров серой жабы.

Таблица 2. Число пар, сформированных различными размерными классами *B. viridis*

Размерный класс самок, мм	Размерный класс самцов, мм				
	50–55	55–60	60–65	65–70	70–75
50–55	0	1	0	0	0
55–60	0	1	1	0	0
60–65	1	2	2	0	0
65–70	0	0	0	1	1
70–75	0	0	1	0	1

55–60, 3-й – 60–65, 4-й – 65–70 и 5-й – 70–75 мм). Кроме того, и длина тела партнеров в парах не очень отличается. Встречаются варианты пар с близкой длиной тела самцов и самок и более крупными размерами самцов. Средняя величина различий длин партнеров – 1.6 ± 5.29 мм (5.0–12.5 мм, $n = 12$).

Первые три размерные класса самцов формируют пары с аналогичными (за единственным исключением) категориями самок, тогда как самцы двух самых крупных по размеру классов образуют пары лишь с двумя последними размерными категориями самок. Регрессионный анализ показал наличие положительной линейной связи ($R = 0.61$) между длиной тела самцов и самок зеленой жабы ($F = 6.049$; $p = 0.0337$), отсутствующей у серой жабы (рис. 2).

Таким образом, у вида с резко выраженным половым диморфизмом наблюдается ассортативное скрещивание, причем преимущество в формировании пар имеют мелкие самцы (1-й размерный класс – от 60 до 65 мм), спаривающиеся со всеми размерными категориями самок. Интересно, что эксперимент с применением системы ограждений и ловушек для изучения внутри- и

межпопуляционных взаимоотношений *B. bufo* в наземных условиях показал (Arntzen, 1999), что крупные самцы образуют пары, в то время как мелкие остаются без пар. A. Gentili с соавт. (2001) отмечают противоречивость интерпретаций полового отбора в связи с морфометрическими признаками в популяциях *B. bufo*.

В нашем случае закономерность, наблюдающаяся при выборе брачных партнеров у серой жабы, выражается в том, что с уменьшением размера самцов в парах растут разница в длине партнеров и соответственно размеры самок. По-видимому, мелкие самцы очень активны и формируют пары независимо от размера самок, тем самым нарушая порядок подбора более близких по размеру партнеров. Можно полагать, что этому способствует формирование пар на суше (Marzona, Giacoma, 1999). По данным J.W. Arntzen (1999), 30–35% самок, откладывающих икру, образуют пары на суше, что является важным моментом в биологии размножения *B. bufo*, который нельзя не учитывать.

У зеленой жабы половой диморфизм по размерам тела практически отсутствует, и образование пар, судя по имеющимся в нашем распоряжении данным, происходит между партнерами сходных размеров и носит более случайный характер – различия между длиной тела партнеров не столь однонаправлены (в 50% случаев самцы крупнее самок).

Абсолютно оправданным фактом можно считать преобладание аномалий среди самцов как того, так и другого вида, поскольку изменчивость всех основных параметров самок всегда меньше, что связано с их основной популяционной функцией – воспроизводством.

Очевидно, что у самцов серой жабы – вида с ярко выраженным половым диморфизмом, меньшая изменчивость плана строения передних конечностей в сравнении с задними связана со значительной функциональной ценностью – с их по-

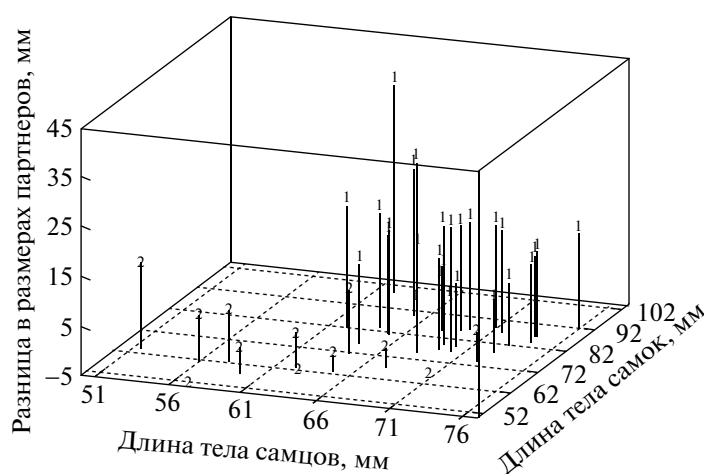


Рис. 2. Зависимость между размерами тела партнеров у серой (1) и зеленой (2) жаб.

мощью осуществляется амплексус. Некоторые авторы (Lee, Corrales, 2002) отмечают, что отбор действует на скелетно-мышечный комплекс передних конечностей, которыми самец удерживает самку. По этой причине большее количество аномалий у самцов *B. bufo* приходится на задние конечности, в то время как у самок преобладают аномалии передних конечностей.

Итак, в характере встречаемости морфологических аномалий у двух видов жаб имеются как сходные черты, так и различия. Сходство, видимо, обусловлено систематической близостью видов, относящихся к одному роду, а различия связаны с видовой спецификой.

Для серой жабы характерны значительные функционально обусловленные различия в топографической приуроченности аномалий у самцов и самок. Данному виду свойственна ассортативная модель формирования брачных пар, слабо проявляющаяся у *B. viridis*. По нашему мнению, обнаруженные различия связаны с ярко выраженным половым диморфизмом у *B. bufo*. Вероятный биологический смысл явления – повышение генетической гетерогенности популяции (поддержание определенного уровня гетерозиготности).

Автор выражает искреннюю благодарность и признательность доценту Уральского госуниверситета, к.б.н. [Л.Я. Топорковой] и заведующему музеем ИЭРиЖ УрО РАН Н.Г. Ерохину за предоставленные в наше распоряжение коллекции, а также А. Рожнову и Е. Мозыреву за помощь в первичной обработке материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ-Урал (проекты 07-04-96107, 10-04-96084) и программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вавилов Н.И. Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. С. 1–92.
- Ищенко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 1999. 66 с.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2000. 117 с.
- Кондрашев С.Л. Возможен ли выбор брачного партнера по размеру у серой жабы (*Bufo bufo asiaticus*)? // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., 1981. С. 49–51.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Arntzen J.W. Sexual selection and male mate choice in the common toad, *Bufo bufo* // Ethol. Ecol. and Evol. 1999. V. 11. № 4. P.407–414.
- Chikin Y.A., Vashetko E.V., Nuridzhanov A.S. Homeostasis of the populations of *Bufo viridis* // Herpetol.'97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. Prague, 1997. P. 40.
- Davies N.B., Halliday T.R. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo* // Nature. 1977. V. 269. P. 56–58.
- Davies N.B., Halliday T.R. Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo* // Animal Behaviour. 1979. V. 27. P.1253–1267.
- 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.
- Engelmann W.-E., Obst F.J. Partielle pigmentlosigkeit bei *Bufo viridis viridis* (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Zool. Abh. Mus. Dresden, 1976. V. 34. P. 39–41.
- Faber H. Effect of short-term low pH on the embryonic development of amphibians // Herpetol.'97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. Prague, 1997. P. 1.
- Flindt R. Untersuchungen zum Auftreten von misgeildeten wechselkroten (*Bufo viridis*) in einen Steinbruch in Vathingen Roswag // Jahresh. Ges. Naturk. Wurttemberg. 1985. № 140. S. 213–233.
- Gentili A., Razzetti E., Scali S., Bonini L., Sprin-Golo M. Morfometria e selezione sessuale di una popolazione di *Bufo bufo* // 3 Congresso nazionale della Societas Herpetologica Italiana. Pianura, 2001. № 13. P. 237–239.
- Gridi-Papp M., Gridi-Papp C.O. Abnormal digits in Strecker's chorus frogs (*Pseudacris streckeri*, Hylidae) from central Texas // Southwest. Natur. 2005. V. 50. № 4. P. 490–494.
- Grosse W., Hempel S. Zum Einfluss der Witterung auf die Körpergröße und Kondition der Erdkroten (*Bufo bufo*) im Amphibienvorkommen Talstrasse in Halle/S // Hercynia. 2004. V. 37. № 2. P. 249–264.
- Halliday T.R., Verrel P.A. Review: sexual selection and body size in amphibians // J. Herpetol. 1986. V. 1. P. 86–92.
- Helgen J.C., Gernes M.C., Kersten S.M. et al. Field investigations of malformed frogs in Minnesota 1993–1997 // JIAS: J. Iowa Acad. Sci. 2000. V. 107. № 3–4. P. 96–112.
- Lee J.C., Corrales A.D. Sexual dimorphism in hind-limb muscle mass is associated with male reproductive success in *Bufo marinus* // J. Herpetol. 2002. V. 36. № 3. P. 502–505.
- Licht L.E. Sexual selection in toads (*Bufo americanus*) // Can. J. Zool. 1976. V. 54. P. 1277–1284.
- Marzona E., Giacoma C. Dimensioni e successo riproduttivo maschile in *Rana temporaria*: 2 Congresso della Societas Herpetologica Italiana, Praia a Mare, 6–10 ott., 1998 // Riv. Hidrobiol. 1999. V. 38. № 1–3. P. 389–399.
- Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributions patterns // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. 1959. № 2. P. 215–235.
- Reading C.J. Non-random pairing with respect to past breeding experience in the common toad (*Bufo bufo*) // J. Zool. 2001. V. 255. № 4. P. 511–518.
- Rostand J. Les anomalies des amphibiens anoures // Societe d'edition d'enseignement superieur. Paris, 1958. 100 p.
- Szekely P., Nemes S. The incidence of mutilations and malformations in a population of *Pelobates fuscus* // Russ. J. Herpetol. 2003. V. 10. № 2. P. 145–148.