

В. Л. Вершинин, Д. Л. Берзин, С. Д. Вершинина

ТЕРАТОЛОГИЯ АМФИБИЙ — ВОЗМОЖНЫЕ АДАПТИВНАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИИ*

Статья посвящена возможности рациональной трактовки феномена морфологических аномалий амфибий, их теоретического и практического значения. Обсуждается подход к анализу данных по аномалиям земноводных как части общей морфологической изменчивости. Авторы полагают, что современное представление об источниках и формировании изменчивости подразумевает возможность использования результатов анализа девиантных форм как популяционной и видовой характеристик для эволюционных интерпретаций и оценки состояния среды. Библиогр. 10 назв. Ил. 1. Табл. 1.

Ключевые слова: амфибии, морфологические аномалии, морфогенез, изменчивость, антропогенная трансформация среды, адаптация, эволюция, качество среды.

V. L. Vershinin^{1,2}, D. L. Berzin², S. D. Vershinina¹

AMPHIBIAN TERATOLOGY — POSSIBLE ADAPTIVE AND EVOLUTIONARY INTERPRETATIONS

¹ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch RAS, 202, ul. 8 Marta, Ekaterinburg, 620144, Russian Federation; vol_de_mar@list.ru, s_verchok@list.ru

² Eltsyn Ural Federal University, 19, ul. Mira, Ekaterinburg, 620002, Russian Federation; smithbld@rambler.ru

The article deals with the phenomenon of amphibian morphological anomalies their theoretical and practical significance. Methodological principles in the data on the analysis of amphibian anomalies as a part of general morphological variability are discussed. The authors suppose that the modern point of view on the origins and formation of variability supposes the possibility of using the results of analysis into deviant forms as population and species characteristics for evolutionary interpretation and evaluating environmental quality. Refs 10. Figs 1. Tables 1.

Keywords: amphibian, morphological anomalies, morphogenesis, variability, antropogenous transformation, adaptation, evolution, environmental quality.

Введение

Необходимость развития рационального анализа аномалий обусловлена не только развитием представлений о молекулярной основе морфогенеза, но и о механизмах его диверсификации в ходе интеграции особи в конкретную среду. Исследование морфологических отклонений дает возможность прийти к пониманию принципов и механизмов морфогенеза [1]. Тераты позволяют решить вопросы появления признака, имеют значение для систематики и филогении [2]. По представлениям Л. П. Татарина [3], тератологические формы являются свидетельством возможности быстрых эволюционных инноваций и возникновения таким путем

В. Л. Вершинин (vol_de_mar@list.ru): Институт экологии растений и животных УрО РАН, Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; Уральский Федеральный университет, Российская Федерация, 620002, Екатеринбург, ул. Мира, 19; Д. Л. Берзин (smithbld@rambler.ru): Уральский Федеральный университет, Российская Федерация, 620002, Екатеринбург, ул. Мира, 19; С. Д. Вершинина (s_verchok@list.ru): Институт экологии растений и животных УрО РАН, Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

* Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации постановление № 211, контракт № 02.A03.21.0006.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

некоторых признаков. В процессе формирования инноваций важны как скорость, так и баланс отношений с внешней средой [4] и между различными системами и органами: корреляции, координации и адаптации. Изменчивость каждого вида сопровождаются определенным спектром и частота отклонений [1]. Появление инноваций в этих параметрах — свидетельство изменений в способе реализации онтогенеза вида [5]. В популяциях земноводных, в силу особенностей биологии, сложного жизненного цикла с метаморфозом, часто встречаются особи с морфологическими аномалиями. Представления о региональных особенностях потенциальных спектров имеют большое значение как характеристика генетической специфики популяций, локальной геохимической обстановки и здоровья среды. Целью исследования был анализ многолетних данных о структуре спектров морфологических аномалий (вариантах и частотах) и ее изменений в зависимости от степени антропогенной трансформации среды у пяти видов земноводных.

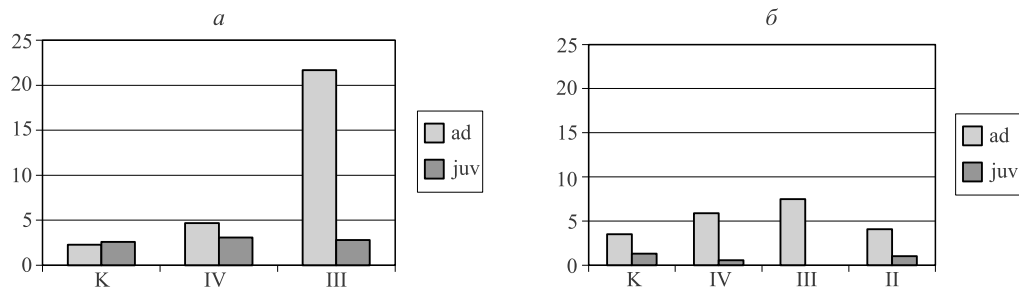
Материал и методика

Материал собран на восточном склоне Среднего Урала в естественных и антропогенных ландшафтах в период с 1977 по 2015 г. Оценка степени антропогенной трансформации среды выполнена на основе типизации городских ландшафтов [6], а также состояния химизма вод нерестовых водоемов. Учет и анализ спектров и частот внешних морфологических отклонений амфибий проводились на основе работ А. Дюбуа [7], М. Дж. Тайлер [8] и авторских подходов. Так, под потенциальным спектром мы понимаем все варианты, встречающиеся в данном регионе, под фоновым — спектр аномалий в популяциях фоновых (не трансформированных) территорий, а под реализованным — спектр, формирующийся при максимальном уровне антропогенной трансформации. В работе использованы данные по аномалиям, которые регистрировались ежегодно в выборках сеголетков и взрослых особей пяти видов амфибий (*Salamandrella keyserlingii*, *Lissotriton vulgaris*, *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. amurensis*, *Pelophylax ridibundus* — всего 32071 экз.

Результаты и обсуждение

Установлены потенциальные спектры семейства Hynobiidae, семейства Salamandridae, род *Lissotriton* и четырех видов семейства Ranidae для Уральского региона. Так, у сибирского углозуба для данной территории отмечены: микрофтальмия, анофтальмия, другие аномалии глаз, осевые деформации, отеки, пигментные aberrации, брахимелия, эктромелия, таумелия, полимелия, эктродактилия, синдактилия, олигодактилия, клинодактилия/схизодактилия, полидактилия, грыжи. У обыкновенного тритона выявлены: анофтальмия, другие аномалии глаз, атавистические жаберные дуги, осевые деформации, отеки, пигментные aberrации, брахимелия, эктромелия, таумелия, эктродактилия, синдактилия, олигодактилия, клинодактилия/схизодактилия, полидактилия, грыжи, новообразования. Отмечено, что у *S. keyserlingii*, при исходно низкой частоте олигомеризованных (син-, эктро- и олигодактилии) автоподий у сеголетков, отмечается рост (рисунок, а) таких вариантов у взрослых животных в популяциях лесопарковой зоны, достигая значимых величин в зоне малоэтажной застройки ($p < 0,05$, $\chi^2 = 5,7$) в сравнении с загородной популяцией. У *L. vulgaris* наряду с неизменным уровнем олигомеризо-

ванных вариантов у сеголетков и взрослых, отмечен рост частоты полимеризаций (поли- и схизодактилии) у взрослых на городской территории, достигая значимых величин в зоне III ($p < 0,01$, $\chi^2 = 8,01$) (рисунок, б), что, по-видимому, связано с аномальной регенерацией при синергизме важных факторов тератогенеза — загрязнения и трематодной инвазии [9, 10].



Суммарная (1977–2015) встречаемость (в % от числа особей) олигомеризованных вариантов автоподий у сеголетков (juv.) и взрослых (ad.) особей

S. keyserlingii (а) и полимеризованных вариантов у сеголетков и взрослых особей *L. vulgaris* (б) в градиенте урбанизации; II — зона многоэтажной застройки, III — зона малоэтажной застройки, IV — лесопарковая зона, К — загородная популяция

Потенциальный спектр отклонений представителей семейства Ranidae по Уральскому региону к настоящему моменту насчитывает 26 вариантов. У остромордой лягушки отмечено 22 варианта, у травяной — 17, а у озерной — 12 (таблица). При этом на фоновых территориях у остромордой лягушки актуализируется 14 вариантов, а спектр, реализуемый при максимальном уровне антропогенной трансформации, содержит 18. У травяной лягушки на фоновой территории — 6, реализованный (в зоне многоэтажной застройки) — 9. Потенциальный спектр вида-вселенца — озерной лягушки — на настоящий момент состоит из 12 вариантов, фоновый — из одного, и реализованный (в зоне многоэтажной застройки) — из 12. Отмечены девиантные варианты, являющиеся нормой у других видов: у остромордой лягушки их девять, у травяной лягушки — четыре, у сибирского углозуба — два, у озерной лягушки — один, у сибирской лягушки — один, у обыкновенного тритона — один.

Выявлены варианты, периодически проявляющиеся в виде массовых аномалий, у остромордой (олигодактилия, диссипация меланина) и озерной (синдром неподвижных задних конечностей, пигментные отклонения, отклонения в формировании оперкулярной камеры) лягушек.

Таким образом, эвритопные и толерантные виды в условиях значительной антропогенной трансформации среды характеризуются сравнительно широким и специфическим спектром аномалий, включающим определенное число форм, являющихся нормой для других видов. Диверсификация морфогенеза представляет собой функциональный отклик морфогенетической системы популяции на синергическое действие параметров среды (геохимического фона, полноты и структуры коэволюционных систем), профилирующих морфооблик новой генерации. Мы полагаем, что соотношение структуры потенциального, фонового и реализованного спектров аномалий сеголетков является одним из важных параметров, который мо-

Спектры частот (в % от числа особей) аномалий у сеголеток семейства Ranidae

Вид	<i>R. arvalis</i>			<i>R. temporaria</i>			<i>P. ridibundus</i>		
	Потенц. N = 17119	Фонов. N = 4440	Реализ. N = 6954	Потенц. N = 4859	Фонов. N = 356	Реализ. N = 154	Потенц. N = 1995	Фонов. N = 1366	Реализ. N = 54
Брахицефалия	0,048	0,1	0,16	0,3	–	0,3	–	–	–
Микрофтальмия	0,006	0,03	–	–	–	–	–	–	–
Макрофтальмия	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–
Отсутствие век	0,04	–	0,16	0,02	–	0,3	–	–	–
Депигментация радужины	1,2	0,3	1,8	0,08	–	0,3	–	–	–
Дефекты глаз	0,04	0,03	0,25	0,06	0,65	–	0,3	–	0,08
Мандибулярная гипоплазия	0,1	0,16	0,05	–	–	–	–	–	–
Отеки	0,04	–	0,02	0,08	0,7	0,6	0,2	–	0,3
Дефекты оперкулярной камеры	0,2	–	0,02	–	–	–	–	–	–
Осевые деформации	0,006	0,03	0,35	0,06	0,7	0,3	0,06	–	0,08
Диссипация меланина	0,7	0,03	1,7	–	–	–	–	–	–
Пигментные отклонения	0,35	0,1	0,95	0,2	–	1,1	2,9	1,9	3,5
Синдром неподвижных конечностей	0,024	0,03	0,07	–	–	–	0,87	–	1,16
Гемимелия	0,036	0,05	0,2	0,02	–	–	0,06	–	0,08
Брахимелия	0,1	0,05	0,25	0,08	–	–	–	–	–
Эктромелия	0,18	0,03	0,2	0,17	0,7	0,3	0,12	–	0,08
Таумелия	–	–	–	0,02	–	–	–	–	–
Полимелия	0,006	–	–	0,04	0,8	–	–	–	–
Эктродактилия	0,3	0,13	0,3	0,38	0,7	0,6	0,4	–	0,2
Синдактилия	0,04	0,03	0,02	0,04	–	–	–	–	–
Олигодактилия	0,04	–	0,1	0,04	–	–	0,06	–	0,08
Схизодактилия	0,006	–	0,02	0,04	–	–	0,12	–	0,16
Полидактилия	0,03	–	0,02	–	–	–	–	–	–
Внутренние дефекты	–	–	–	0,02	–	0,3	0,17	–	0,16

жет характеризовать состояние системы морфогенеза популяций вида с позиций его адаптивного и инновационного потенциалов.

Литература

1. Коваленко Е. Е. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. 2003. Вып. 2. С. 66–87.
2. Дорофеев В. И. Тераты крестоцветных: их место в эволюции и систематике семейства // Turczaninowia. 2002. Vol. 5, № 4. P. 23–30.
3. Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 250 с.

4. Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции // Журнал общей биологии. 1941. Т. 1, № 3. С. 307–354.

5. Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: справочное пособие: в 2-х т. / ред. В. В. Меннер, В. П. Макридин. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142–169.

6. Vershinin V.L. Features of amphibian populations of an industrial city // Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Warszawa. 1990. P. 112–121.

7. Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana "esculenta"* complex (Amphibia, Anura) // Mitt. zool. Mus. Berlin. 1979. P.1.1, № 55. P. 59–87.

8. Tyler M. J. Australian frogs. Penguin Books Australia Ltd., 1989. 240 p.

9. Gilbert S. F. Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World // Developmental Biology. 2001. Vol. 233. P. 1–12.

10. Vershinin V.L., Neustroeva N.S. The Role of Trematode Infestation in the Specifics of Skeleton Morphogenesis of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Doklady Biological Sciences. 2011. Vol. 440, № 1. P. 290–292.

Для цитирования: Вершинин В. Л., Берзин Д. Л., Вершинина С. Д. Тератология амфибий — возможные адаптивная и эволюционная интерпретации // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 36–40. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.307

References

1. Kovalenko E. E. Effekt normy priznaka i ego teoreticheskoe znachenie [Feature norm effect and it's theoretic significance]. *Evolutsionnaya biologiya: istoriya i teoriya* [Evolutionary biology: history and theory], 2003, issue 2, pp. 66–87. (In Russian)

2. Dorofeev V. I. Teraty krestotsvetnykh: ikh mesto v evoliutsii i sistematike semeystva [Crucifera's terats: their place in evolution and systematic of the family]. *Turczaninowia*, 2002, vol. 5, no. 4, pp. 23–30. (In Russian)

3. Tatarinov L. P. *Ocherki po teorii evoliutsii* [Sketches on evolutionary theory]. Moscow, Nauka Publ., 1987. 250 p. (In Russian)

4. Shmal'gauzen I. I. Stabiliziruiushchii otbor i ego mesto sredi faktorov evoliutsii [Stabilizing selection and it's place between evolutionary factors]. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of general biology], 1941, vol. 1, no. 3, pp. 307–354. (In Russian)

5. Shishkin M. A. Evoliutsiya kak epigeneticheskiy protsess [Evolution as epigenetic process]. *Sovremennaya paleontologiya. Metody, napravleniya, problemy, prakticheskoe prilozhenie: spravochnoe posobie* [Modern paleontology. Methods, directions, practical application: Handbook manual]: in 2 vols. Eds V. V. Menner, V. P. Makridin. Moscow, Nedra Publ., 1988, vol. 2, pp. 142–169. (In Russian)

6. Vershinin V.L. Features of amphibian populations of an industrial city. *Urban ecological studies in Central and Eastern Europe*. Warszawa, 1990, pp. 112–121.

7. Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana "esculenta"* complex (Amphibia, Anura). *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 1979, p. 1.1, no. 55, pp. 59–87.

8. Tyler M. J. Australian frogs. Penguin Books Australia Ltd., 1989. 240 p.

9. Gilbert S. F. Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World. *Developmental Biology*, 2001, vol. 233, pp. 1–12.

10. Vershinin V.L., Neustroeva N.S. The Role of Trematode Infestation in the Specifics of Skeleton Morphogenesis of *Rana arvalis* Nilsson, 1842. *Doklady Biological Sciences*, 2011, vol. 440, no. 1, pp. 290–292.

For citation: Vershinin V.L., Berzin D.L., Vershinina S.D. Amphibian teratology — possible adaptive and evolutionary interpretations. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 36–40. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.307

Статья поступила в редакцию 11 января 2016 г., принята 5 мая 2016 г.

Сведения об авторах:

Вершинин Владимир Леонидович — доктор биологических наук, доцент

Берзин Дмитрий Леонидович —

Вершинина Светлана Дмитриевна — кандидат биологических наук

Vershinin Vladimir L. — Doctor of Biology, Associate Professor

Berzin Dmitry L. —

Vershinina Svetlana D. — PhD