

УДК 591.53:597.6

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФЫ STRIATA ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ КАК БИОИНДИКАЦИОННОГО ПАРАМЕТРА

Е.В. Спирина

Ульяновская государственная сельскохозяйственная академия

Проведена оценка состояния *Rana ridibunda* в популяциях, подверженных антропогенному воздействию разной интенсивности. Состояние особей в популяциях оценивали по частоте морфы *striata*. В популяциях, подверженных воздействию антропогенных факторов, обнаружены увеличение доли морфы *striata*. Соотношение фенотипов *striata* и *maculata* в популяциях озерной лягушки может служить удобным признаком для биоиндикации загрязнения.

Ключевые слова: фенотип, фен, морфа *striata*, морфа *maculata*, антропогенная нагрузка, биоиндикация, *Rana ridibunda*.

Введение. Один из относительно простых, доступных и в то же время эффективных подходов, позволяющих исследовать структуру населения видов, – изучение фенетики популяций. Фенетический подход позволяет проводить опосредованный анализ генетических особенностей популяций. Генетическая гетерогенность природных популяций проявляется во внутрипопуляционном полиморфизме. По определению Е. Форда, генетический полиморфизм – это «наличие в одной и той же популяции двух или более хорошо обозначенных форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой достаточно высокой для того, чтобы исключить поддержание самой редкой из них повторяющимися мутациями» [24]. Особи – обладатели разных генов – обнаруживают определенные адаптивные различия. Иногда фены имеют непосредственное адаптивное значение, но чаще косвенное, будучи тесно связанными в развитии организма с важными биологическими признаками или свойствами [23].

Под влиянием резких и существенных колебаний среды генетическая структура популяций может существенно изменяться. У видов с фенотипически выраженным полиморфизмом это проявляется в нарушении стабильности фенооблика особей их популяций. Эти изменения могут служить сигналом происходящих преобразований среды обитания популяции [6; 11].

Внутрипопуляционный полиморфизм, обусловленный генетической гетерогенностью природных популяций, определяет ее адаптивные возможности и может служить основой для последующих микроэволюционных преобразований, являясь «мобилизационным резервом внутренней изменчивости» [5]. При изменении среды в некоторых случаях могут приобрести положительное значение комбинации и отдельные мутации, которые раньше были индифферентными или вредными. Всякое заметное различие в полезных признаках должно рассматриваться уже как указание на

эффективность естественного отбора [20].

Преимущества фенетического подхода в том, что он дает возможность сбора массового материала без изъятия и умерщвления объектов исследования, позволяет выявить генетическую структуру популяции, а также дает возможность дополнить ряд экологических параметров, используемых для исследования структуры популяции, генетически детерминированными характеристиками [12].

С.С. Шварц [18] отмечал, что в зависимости от условий среды, в том числе и таких, как видовой состав амфибий, населяющих водоем, формируются фенотипически различные сеголетки. При резких изменениях среды редкие генотипы могут получать преимущество. Анализ фенотипических особенностей и их распределения в популяции может служить одним из методов контроля изменения популяционной структуры амфибий [3] и динамике параметров среды обитания.

У ряда видов лягушек рода *Rana* L. встречается так называемая морфа *striata*, фенотипически отличающаяся наличием светлой дорсомедиальной полосы. Известно, что у многих видов амфибий в популяциях наиболее подверженных антропогенному воздействию возрастает доля морфы *striata* [3; 7; 22], но при этом не происходит инбридинговой депрессии. Это связано с тем, что генотипически близкие личинки ингибируют рост и развитие друг друга, чем и поддерживается генетическая разнородность в группе [15]. Данные адаптации осуществляются на уровне популяции. Такие популяции обладают высокой устойчивостью по отношению к антропогенным воздействиям и способны существовать в новых условиях в течение длительного времени, то есть выходят в новую адаптивную зону.

Название и детальное описание этой морфы приведено Е. Шрейбером [25]. Анализ генетической природы признака свидетельствует о том, что это моногенный мутант. Доминантный аллель диаллельного аутосомного гена *striata* определяет наличие полосы (доминирование полное). Такой вариант наследования установлен для *Rana arvalis* L. [21] и *R. ridibunda* Pall. Таким образом, *striata* является хорошим фенетическим маркером, с помощью которого можно изучать фенотипические проявления изменений генетической структуры популяции.

Критерием реагирования популяции на давление необычного фактора может быть увеличение частот редких фенотипов [14], поэтому анализ фенотипических особенностей представляет, на наш взгляд, один из методов контроля изменения популяционной структуры группировок амфибий, населяющих загрязненный водоток. Устойчиво сохраняющиеся в течение ряда лет изменения частоты той или иной морфы в условиях действия токсических веществ, свидетельствуют о возникновении в исследуемой популяции адаптивных черт [4].

Целью исследования явилась оценка возможности использования морфотипов озёрной лягушки (*Rana ridibunda*) для биоиндикации водотоков.

Материал и методы. Исследования проводились в Ульяновской обл. в 2005 – 2008 гг. Р. Свяга была выбрана как наиболее загрязненный водоток. Исследование содержания тяжелых металлов в воде проводилось в 5 точках,

вниз по течению р. Свяга: с. Спешневка, с. Стоговка, с. Луговое, г. Ульяновск, с. Лаишевка. В качестве фона был выбран экологически чистый водоток – р. Уса, пробы отбирались в 3 точках: с. Елшанка, с. Михайловка, с. Гавриловка. Степень загрязнения воды тяжелыми металлами определяли в отделе химико-аналитического контроля растениеводческой, пищевой продукции и кормов ФГУ «Станция агрохимической службы г. Ульяновска». Анализы проводились атомно-абсорбционным методом. В исследуемых образцах определяли общее содержание таких элементов, как медь, свинец, кадмий, цинк, хром, никель.

Полиморфизм полученных выборок *R. ridibunda* определяли по соотношению в популяциях генетически детерминированных морф *striata* – полосатая особь, со светлой дорсомедиальной полосой на спине и *maculata* – пятнистая особь [21]. Число животных каждого фенотипа подсчитывали отдельно для самцов и самок, но без учета возраста, так как ранее было установлено, что различий в соотношении этих фенотипов, сопряженных с возрастом, у озерной лягушки, как правило, нет [9].

Результаты и обсуждение. Химический анализ воды показал, что содержание тяжелых металлов в р. Уса было в пределах ПДК. В р. Свяга оно во всех районах исследования многократно превышало ПДК. В поверхностном слое воды р. Свяга наблюдалось превышение ПДК по свинцу: в районе с. Спешневка в 1,5 ПДК, на территории г. Ульяновска в 1,6 ПДК, с. Лаишевка в 1,7 ПДК. В срединном слое воды р. Свяга содержание свинца также было повышено: с. Спешневка (2,5 ПДК), с. Луговое (2,8 ПДК), г. Ульяновск (2,7 ПДК), с. Лаишевка (3,1 ПДК). В придонном слое воды р. Свяга наблюдалось еще более выраженное превышение ПДК по свинцу.

В поверхностном слое воды р. Свяга содержание кадмия составило: с. Спешневка – 6 ПДК, с. Стоговка – 3 ПДК, с. Луговое – 7 ПДК, г. Ульяновск – 6 ПДК, с. Лаишевка – 4 ПДК. Содержание кадмия в срединном слое воды р. Свяга значительно превышало ПДК: около с. Спешневка – в 22 раза (22 ПДК), около с. Стоговка – в 3 раза (3 ПДК), с. Луговое – в 25 раз (25 ПДК), в зоне г. Ульяновска и около с. Лаишевка – в 25 – 27 раз (25 – 27 ПДК). Содержание кадмия в придонном слое воды р. Свяга значительно превышало ПДК: около с. Спешневка – 59 ПДК, около с. Стоговка – 36 ПДК, около с. Луговое – 56 ПДК, в зоне г. Ульяновска – 73 ПДК и около с. Лаишевка – 100 ПДК.

Содержание никеля в поверхностном и срединном слоях р. Свяга и во всех слоях р. Уса не превышало предельно допустимой концентрации, в придонном слое р. Свяги около с. Спешневка и с. Луговое содержание никеля составило 2 ПДК, а около с. Лаишевка и на территории г. Ульяновска – 3 ПДК.

Содержание хрома в срединном слое воды р. Свяга около с. Спешневка, с. Луговое, с. Лаишевка и в г. Ульяновске составило 3 ПДК. Содержание хрома в придонном слое воды р. Свяга около с. Стоговка составило 3,5 ПДК, около с. Спешневка – 4,7 ПДК, около с. Луговое – 5,5 ПДК, в зоне г. Ульяновска составило 7,4 ПДК, около с. Лаишевка 9,3 ПДК.

Таким образом, во всех пунктах на р. Свяга уровни содержания тяжелых металлов во много раз превышали ПДК. Согласно полученным

данным основные загрязнители аккумулируются в придонном слое. Характер распределения морф позволяет оценить степень экологической пластичности популяции и вида в целом. Нами изучен внутривидовой полиморфизм *R. ridibunda* по частоте встречаемости морф *striata* и *maculata*. В загрязненном водотоке (р. Свияга) Ульяновской обл. встречаемость морфы *striata* была выше, чем в экологически чистом водотоке (табл. 1).

Таблица 1
Частота встречаемости морфы *striata* в популяциях *Rana ridibunda*

Район исследований	n	Доля морфы <i>striata</i> , %	Половое соотношение внутри морфы <i>striata</i> , %	
			♀	♂
р. Уса, с. Елшанка	68	33,8±0,15	47,8	52,2
р. Уса, с. Михайловка	60	38,3±0,10	52,2	47,8
р. Уса, с. Гавриловка	72	38,9±0,29	53,6	46,4
р. Свияга, с. Спешневка	88	52,3±0,14	82,6	17,4
р. Свияга, с. Стоговка	58	77,6±0,13	62,2	37,8
р. Свияга, с. Луговое	71	80,3±0,09	84,2	15,8
р. Свияга, г. Ульяновск	59	64,4±0,22	68,4	31,6
р. Свияга, с. Лаишевка	64	56,3±0,16	52,8	47,2

Встречаемость морфы *striata* наиболее высока среди *R. ridibunda* на р. Свияга около с. Луговое – 80,3 %, с. Стоговка – 77,6%, г. Ульяновка – 64,4% (табл. 1) что согласуется с данными по загрязненности этих районов исследования. Увеличение доли морфы *striata* (71,4–100%) также наблюдается в загрязненном р-не Казахстана [1]. В Екатеринбурге высока встречаемость морфы *striata* в популяциях, как остромордой лягушки, так и озерной лягушки [2; 4]. В Нижнем Поволжье и на Дону возрастает процент морфы *striata* у озерной лягушки при увеличении загрязненности водотоков [10; 15].

Таблица 2
Половое соотношение в популяциях *Rana ridibunda* на реках Уса и Свияга

Пункт	Соотношение ♂:♀
р. Уса, с. Елшанка	1:1,1
р. Уса, с. Михайловка	1:1
р. Уса, с. Гавриловка	1:1,1
р. Свияга, с. Спешневка	1:2,0
р. Свияга, с. Стоговка	1:2,0
р. Свияга, с. Луговое	1:4,4
р. Свияга, г. Ульяновск	1:2,3
р. Свияга, с. Лаишевка	1:1,5

Кроме того, наблюдалось увеличение доли *striata* среди самок *R. ridibunda*, обитающих в загрязненном водотоке (р. Свияга) (табл. 1, 2), что может свидетельствовать о тенденции в изменении половой структуры. В экологически чистом водотоке среди половозрелых животных соотношение

полов 1:1, а в загрязненном водотоке это соотношение сдвигалось в сторону самок (1:1,5 – 4,4) (табл. 2). Это свидетельствует о явном дефиците самцов в популяциях, обитающих в загрязненных водотоках.

По данным литературных источников [15; 20], уменьшение числа самок приносит популяции только вред, так как ведет за собой снижение ее репродуктивного потенциала и обеднение ее генетической структуры. По поводу дефицита самцов в литературе существует интересная точка зрения, согласно которой потеря самцов под влиянием неблагоприятных факторов в определенной степени полезна, так как при этом репродуктивные возможности популяции не страдают или страдают в гораздо меньшей мере, чем при потере самок. В то же время происходит отбор генотипов, стойких к неблагоприятным факторам. Таким образом, обеспечивается микроэволюционный процесс [15].

Учитывая влияние неизбежной элиминации на генетическую структуру популяции [18], а также ряд особенностей морфы *striata*, можно сделать вывод о том, что высокая встречаемость данного фенотипа в загрязненном водотоке Ульяновской обл. обусловлена рядом преимуществ, которые он получает в этих условиях. Так как было показано, что особи, для которых характерна морфа *striata* у *R. arvalis* обладают большей массой тела (по сравнению с бесполосыми) и печени, что свидетельствует о повышенной способности к накоплению резервов [9; 19].

С.С. Шварц и В.Г. Ищенко [19] отмечали чувствительность особей морфы *striata* у *R. arvalis* к «заморным» явлениям, а также их относительно высокую энергоёмкость. На сеголетках *R. arvalis* обнаружено [8], что выделение CO₂ в единицу времени на 1 г. массы у *striata* по сравнению с особями морфы *maculata* выше в 1,5 – 2 раза, что, по мнению автором, свидетельствует о высоком уровне обменных процессов. Г.Г. Рунковой [16] показано, что сеголетки морфы *striata* у остромордой лягушки обладают низкой чувствительностью к тироксину, связанной с исходно высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов, что обуславливает [10] у них высокую миграционную способность и засухоустойчивость. Для особей *striata* *R. macrocnemis* Boulenger было установлено высокое среднее содержание гемоглобина в крови [10]. С.А. Шарыгин [17], изучавший *R. arvalis*, обнаружил, что содержание ряда металлов в организме *striata* значительно меньше, чем у других особей (только железа вдвое больше); на этом основании он сделал предположение о связи встречаемости этой морфы на Урале с геохимией среды. В.Л. Вершинин [2] отмечал рост доли морфы *striata* в популяциях на антропогенно-измененных территориях. Известно, что в условиях значительного загрязнения, у амфибий морфы *striata* наблюдается изменение белкового и липидного обмена, увеличение массы мембран клеток, что, по-видимому, может снижать их проницаемость для поллютантов [13].

Изучение натриевой проницаемости кожи *R. arvalis* показало значительное ее снижение (более чем в 3 раза) у полосатых особей по сравнению с другими. Механизм снижения проницаемости пока не изучен, но исследование биоаккумуляции у остромордых лягушек выявило, что животные морфы *striata* накапливают в 5 раз меньше стронция-90, чем

бесполодые, марганца в 3,5 раза, хрома в 5 раз, никеля в 4 раза, олова в 6 раз, цинка в 2,5 раза меньше [17].

Обнаруженная особенность кожи особей *striata* позволила совершенно по-новому взглянуть на специфику её физиологии. Снижение кожной проницаемости для целого ряда веществ (в том числе для кислорода) способствует усилению роли легочного дыхания, что приводит к увеличению кислородной емкости крови за счет увеличения содержания гемоглобина. Высокий уровень гемоглобина и обусловил высокие концентрации железа в организме *striata*. Исследования В.Л. Вершинина [4] установили, что для данной морфы у сеголеток остромордой лягушки характерен высокий исходный уровень предшественников эритроцитов в крови – 63,7 против 52,7%. Это в сочетании с высокой реагентностью морфы *striata* создает ей гарантию от гемопоэтической депрессии при залповых выбросах предшественников эритроцитов в ответ на резкие изменения среды.

Данные [4], о доле нейтрофилов у сеголеток морфы *striata* *R. arvalis* и *R. rudibunda*, свидетельствуют о высоких фагоцитарных возможностях гемопоэтической системы особей *striata* у обоих видов. Интенсификация функции легких ведет к повышению уровня метаболических процессов и, как следствие, к сокращению общей продолжительности жизни: у *striata* $2,8 \pm 0,16$ против $3,3 \pm 0,19$ лет у бесполовых особей. Укорочение длительности жизненного цикла животных полосатой морфы способствует увеличению скорости эволюционных преобразований.

Возможно, высокая скорость обменных процессов и привела к снижению порога нервной возбудимости у особей *striata*. Сравнительный анализ возбудимости нервной ткани *R. arvalis* показал, что у *striata* порог возбуждения ниже ($0,390 \pm 0,040$), чем у бесполовых ($0,529 \pm 0,035$).

Относительно слабая способность к биоаккумуляции обусловила увеличение частоты встречаемости *striata* на территории антропогенно-трансформированного водотока. Наличие определенной доли бесполовых животных в популяциях озерной лягушки загрязненного водотока, несмотря на преимущества морфы *striata*, мы связываем с высокой жизнеспособностью гетерозигот, фенотипически проявляющиеся как *striata*.

Заключение. Высокая встречаемость морфы *striata* у *R. ridibunda* на р. Свяга, свидетельствует о направленных изменениях в генетической структуре исследуемых популяций в сторону преобладания особей с высоким уровнем обменных процессов, что позволяет им нейтрализовать вредное воздействие тяжёлых металлов. Изменение фенетической структуры популяций амфибий в антропогенно-трансформированного водотока связано с разной адаптивной ценностью фенотипов, что проявляется в их избирательной смертности. Соотношение фенотипов *striata* и *maculata* в популяциях озерной лягушки может служить удобным признаком для биоиндикации загрязнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атаханова К.Я., Айтбаева Б.Т., Байназарова З.А. Биомониторинг реки Нура (Центральный Казахстан) // Вестн. Днепрпетров. ун-та. Биология и экология. 1993. Вып. 1. С. 111 – 112.

2. Вершинин В.Л. *R. ridibunda* в черте города Свердловска // Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 32 – 33.
3. Вершинин В.Л. Некоторые особенности фенетической структуры группировок остромордой лягушки в условиях промышленного города // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 74 – 79.
4. Вершинин В.Л. Морфа *striata* и её роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Докл. Акад. наук. 2004. Т. 336, №2. С. 280 – 282.
5. Гершензон М.С. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // Журн. общ. экологии. 1941. Т. 2, №1. С. 85 – 107.
6. Гершензон М.С. Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа. 1985. №4. С. 80 – 89.
7. Гоголева Н.П. Полиморфизм в популяциях бесхвостых амфибий // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 63 – 64.
8. Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология. 1974. №1. С. 73 – 78.
9. Жукова Т.И., Кубанцев Б.С. О межпопуляционных различиях в окраске озерной лягушки // Герпетология. Краснодар, 1976. С. 20 – 26.
10. Иценко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., 1978.
11. Иценко В.Г. Экологические механизмы обеспечения стабильности популяций амфибий // Экология. 1989. №2. С. 12 – 19.
12. Лихацкий Ю.П. Использование фенетического подхода при выяснении популяционной структуры некоторых видов воробьиных птиц Воронежского биосферного заповедника // Популяционные исследования животных в заповедниках. М., 1988. С. 201 – 211.
13. Мисюра А.Н. Некоторые вопросы экотоксикологии бесхвостых амфибий и рептилий в техногенных регионах // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 166 – 167.
14. Павлов Б.К. Генетико-популяционные аспекты оценки реагирования популяций на антропогенные факторы // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. С. 122.
15. Пескова Т.Ю. Структура популяций земноводных как биоиндикатор антропогенного загрязнения среды. М., 2002.
16. Рункова Г.Г. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биохимических исследованиях // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск, 1975. С. 18 – 104.
17. Шарыгин С.А. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980.
18. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
19. Шварц С.С., Иценко В.Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 3.

С. 127 – 134.

20. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избранные труды. М., 1983.

21. Щупак Е.Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск, 1977.

22. Щупак Е.Л., Ищенко В.Г. К генетике полиморфизма окраски у остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.) // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., 1981. С. 128 – 132.

23. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М., 1985.

24. Ford E. Polymorphism and taxonomy // The new systematics. Oxford, 1940. P. 493 – 513.

25. Schreiber E. Herpetologia Europaea: Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind. Jena, 1912. 2 Aufl. S. 1 – 10.

USE MORPHA STRIATA OF *RANA RIDIBUNDA* AS BIOINDICATOR PARAMETER

E.V. Spirina

Ulyanovsk State Agricultural Academy

The status of Rana ridibunda in populations subjected to anthropogenic influence of various intensity has been evaluated. A condition of individuals in populations estimated on frequency morpha striata. The parity phenotypes striata and maculata in populations of a R. ridibunda. can be a convenient attribute for bioindication of pollution

Key words: phenotype, phene, morph striata, morph maculata, anthrophological load, bioindication, Rana ridibunda.