

УДК 597.63

Ю. К. Галактионов, В. М. Ефимов, М. М. Пикулик, Л. В. Косова

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*ANURA, RANIDAE*) К ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ГРАДИЕНТАМ СРЕДЫ

Онтогенетичні механізми морфологічної адаптації гостромордої жаби (*Anura, Ranidae*) до фізико-географічних градієнтів середовища. Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Пікулик М. М., Косова Л. В.— Змістова інтерпретація головних компонент дозволила виявити морфологічні відмінності між популяціями гостромордих жаб Білорусії, зумовлені температурним градієнтом на її території та висотою над рівнем моря. Стверджується, що джерелами мінливості, які прислужилися основою формування кожної з головних компонент, є цілком визначені періоди онтогенезу. Показано, як метод головних компонент дозволяє реконструювати структури внутрішньовидових адаптаціоценозів.

Ключові слова: *Anura, Rana arvalis*, онтогенез, адаптація, мінливість, градієнти середовища, Білорусія.

Ontogenetic Mechanisms of the *Rana arvalis* (*Anura, Ranidae*) Morphological Adaptation to the Environment Physical-Geographic Gradients. Galaktionov Yu. K., Yefimov V. M., Pikulik M. M., Kosova L. V.— A principal component interpretation allowed establishing certain morphological differences between *Rana arvalis* populations in Byelorussia related to temperature gradient and altitude above sea level. The variation sources basic for every of principal component formation are certain ontogenetic periods. The principal component method is shown to be an aid of intraspecific adaptocenosés structure reconstruction.

Key words: *Anura, Rana arvalis*, ontogenesis, adaptation, variability, environment gradients, Byelorussia.

При рассмотрении морфологической адаптации водяных полевок к фазам динамики численности показано, что наборы признаков, дающих наиболее существенные вклады в первые главные компоненты, не случайны (Галактионов и др., 1985). В онтогенезе сроки развития соответствующих им органов и фрагментов тела в значительной степени перекрываются. Это дало возможность объяснить происхождение каждой из главных компонент изменчивостью, накопленной за онтогенетически определенный период их становления, а порядковые номера компонент связать с возможной преемственностью этих периодов. Установлено также, что похожий содержательный смысл имеют главные компоненты, раскрывающие морфологическую адаптацию клеща *Varroa jacobsoni* к сезонам и физико-географической среде (Ефимов и др., 1987; Акимов и др., 1989; Акимов и др., 1990). Не исключено, что такая особенность, заключенная в обработке главными компонентами, позволит восстанавливать структуры внутривидовых адаптаціоценозів, раскладывая их на отдельные, онтогенетически независимые и содержательно легче интерпретируемые этапы.

Подходящим объектом для проверки приемлемости найденного подхода к изучению адаптаціоценозів являются амфибии, так как этапы их развития четко обособлены, а, главное, из-за неоспоримости адаптации этих этапов в начале к жизни в воде и последующего метаморфоза — для обитания на суше. Выполнение поставленной задачи упрощается тем, что направление морфологической изменчивости, обнаруженное в одной из анализируемых главных компонент, оказалось связано с темпера-

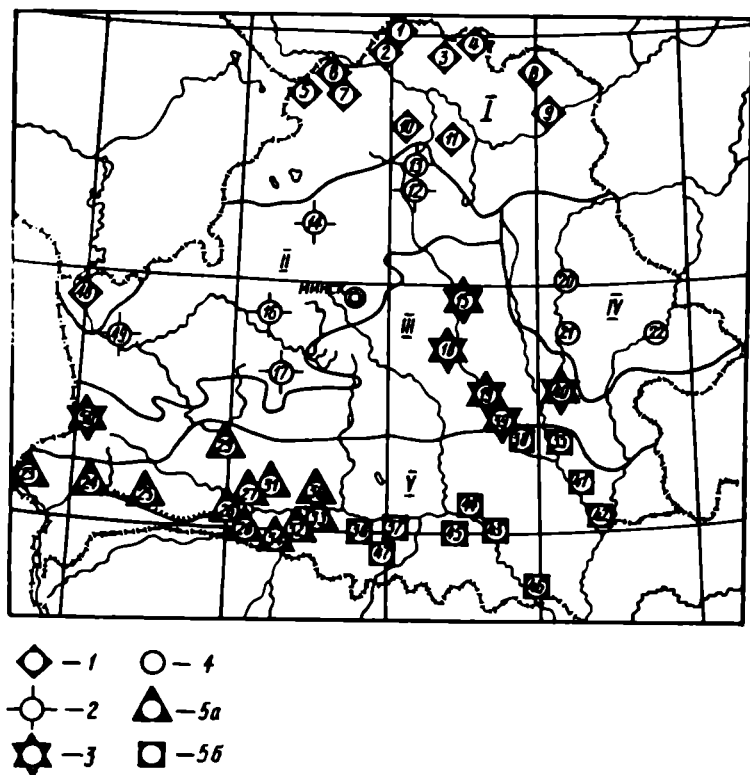


Рис. 1. Привязка популяционных выборок (1—50) *Rana arvalis* к ландшафтным провинциям Белоруссии: 1—Поозерская, 2—Белорусская Возвышенная, 3—Предполесская, 4—Восточно-Белорусская, 5—Полесская (а—Брестская обл., б—Гомельская обл.).

Fig. 1. *Rana arvalis* population samples (1—5) control tie to the landscape provinces of Byelorussia: 1—Poozerskaya, 2—Byelorussian Highland, 3—Predpolesskaya, 4—East Byelorussian, 5—Polesskaya (a—Brestskaya oblast', b—Gomelskaya oblast').

турным градиентом среды на территории Белоруссии, в другой — с высотой над уровнем моря (Косова и др., 1992). В этой работе даны также особенности взятия материала, его статистической обработки и интерпретации. Распределение выборок по разным ландшафтным провинциям Белоруссии показано на рис. 1, в пространстве главных компонент — на рис. 2.

Первая главная компонента не рассматривается, так как в ней отразились изменчивость общих размеров тела, вероятнее всего связанная с возрастной неоднородностью выборок (Косова и др., 1992). Неслучайное распределение выборок по осям двух следующих компонент свидетельствует о том, что эту изменчивость удалось отделить и локализовать в I главной компоненте. Из рисунка видно, что II главная компонента разобщила популяционные выборки лягушек юга и севера Белоруссии, а по оси III главной компоненты заметна тенденция к обособлению лягушек центральной части Белоруссии от всех остальных.

Для анализа процессов, лежащих в основе этих фактов, следует пояснить суть различий в значениях и знаках вкладов (таблица). Значение вклада — это мера, с которой признак, а, следовательно, стоящий за ним орган или фрагмент тела, изменяется относительно других по оси данной компоненты. Положительный знак означает, что он возрастает по направлению компоненты, отрицательный — уменьшается. Из вкладов неиндексированных признаков (№ 2—15) проистекает,

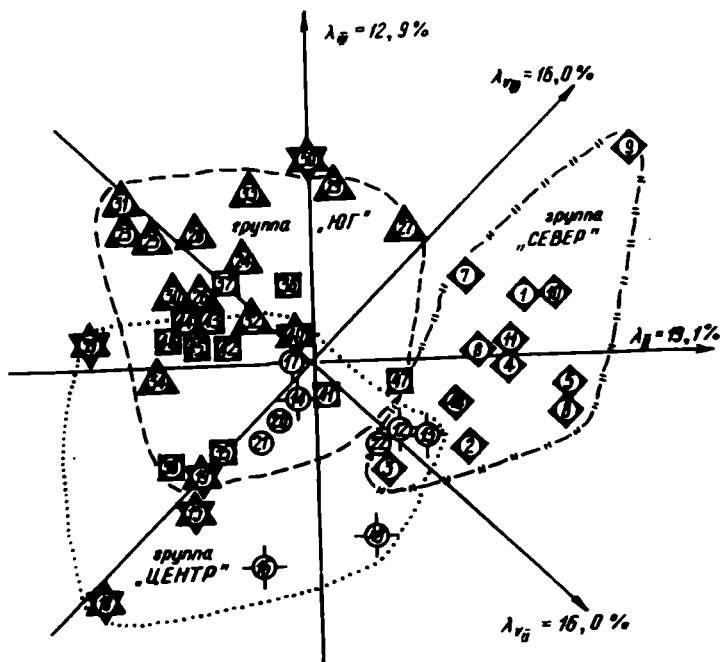


Рис. 2. Распределение выборок остромордой лягушки в пространстве II и III главных и VII и VIII адаптационных компонент, образованных морфологическими признаками. 1—50 — номера выборок; группы очерчены по крайним выборкам для выделенных территорий.

Fig. 2. *Rana arvalis* sample distribution in II and III principal and VII and VIII adaptation components space formed by morphological characters. 1—50 — sample nos.; groups are outlined with marginal samples for territories designated.

что выделенность групп, хотя и в разной степени основана на сопряженной изменчивости этих признаков в направлении данной компоненты. Благодаря тому, что с помощью I главной компоненты удалось освободиться от возрастной изменчивости, в этой взаимосвязанности отсутствуют коррелятивные отношения, возникшие как функция от общих размеров животных, их календарного возраста и возраста их органов и тканей. Теперь с большим основанием можно считать, что за вкладом признаков скрываются различия в скорости роста соответствующих им структур на этапах их совместного развития. Исходя из этого, совместный этап развития, поставивший в фенофонд вида изменчивость, выявленную II главной компонентой, занимает интервал онтогенеза, когда высока скорость формирования глаз, несколько меньше — уха, еще меньше — конечностей.

Изменчивость, зафиксированная III главной компонентой, накопилась на этапе, когда формирование глаз заканчивалось, продолжалось интенсивное становление ушей и конечностей и резко возросла скорость роста внутреннего пяточного бугра.

Этого статистического результата и его содержательной расшифровки достаточно для того, чтобы определить, что изменчивость признаков во II главной компоненте онтогенетически более раннего происхождения, чем в III главной компоненте. Действительно, вначале закладываются глазные пузыри, потом — слуховые, а конечности все еще представлены мезодермальным полем, когда у зародыша уже обнаруживаются некоторые признаки дифференцировки глаз. Дело не столько в том, что зачатки глаз имеют более раннее происхождение и, соответственно, глаза раньше заканчивают развитие, но и в том, что

Вклады морфологических признаков ($\times 1000$) выборок остромордой лягушки (*Rana arvalis*), собранных на территории Белоруссии во II и III главные и V_{II} , V_{III} адаптационные компоненты.

A contribution of morphological characters ($\times 1000$) in *Rana arvalis* samples from Byelorussia into II and III main and V_{II} and V_{III} adaptive components

Признаки	Компоненты			
	II	III	III	III
2. Длина тела	13	-69	58	-40
3. Длина головы	-64	21	-60	-30
4. Ширина головы	-61	128	-134	47
5. Длина морды	-194	33	-161	-114
6. Длина глаза	307	-127	307	127
7. Длина барабанной перепонки	256	-244	354	7
8. Ширина морды (расстояние между передними краями глаз)	-215	243	-324	20
9. Длина плеча	-90	57	-104	-23
10. Длина бедра	-103	-102	-1	-145
11. Длина голени	-197	-211	10	-289
12. Длина «дополнительной голени»	-148	-93	-39	-170
13. Длина лапки (стопы и пальцев)	-78	-59	-13	-97
13. Длина переднего (внутреннего) пальца задней конечности	14	-6	14	6
15. Длина внутреннего пяточного бугра	78	226	-105	215
16. 2/3	155	-191	245	-26
17. 3/4	28	-243	192	-152
18. 3/6	-369	166	-378	-144
19. 6/7	-37	285	-228	175
20. 3/5	258	-23	199	166
21. 5/6	-382	154	-379	-161
22. 8/5	-382	154	-379	-161
23. 14/15	-37	-232	138	-190
24. 2/11	315	259	40	406
25. 10/11	231	203	20	307
26. 2/10+11	276	224	37	354
27. 11/15	-211	-414	144	-442
σ	4,98	3,37		
λ , %	19,1	12,9	16,0	16,0

Примечание: $V_{II} = (II - III) / \sqrt{2}$; $V_{III} = (II + III) / \sqrt{2}$

у бесхвостых амфибий формирование среднего уха настолько затянато, что к моменту окончания метаморфоза оно все еще продолжает развитие (Объекты биологии развития, 1975; Карлсон, 1983). И совсем надежно разделяются эти два этапа онтогенеза преимущественным вкладом внутреннего пяточного бугра в III главную компоненту. По причине своего топографического положения и в силу того, что рост дистальных элементов отстает от проксимальных (Шмальгаузен, 1942), высокий темп его развития должен наблюдаться на более поздних стадиях формирования задних конечностей и по времени совпадать скорее с развитием органов слуха, чем зрения.

Поддерживает предложенную интерпретацию главных компонент известное со времен Бэра положение биологии развития, по которому индивидуальная изменчивость особенно велика на ранних стадиях онтогенеза (Карлсон, 1983; Шмальгаузен, 1942; Уоддингтон, 1964; Светлов, 1978; Рэфф, Кофмен, 1986). Ему соответствует статистический факт — большая дисперсия, приходящаяся на II главную компоненту. Изменчивость, генерируемая на более поздней стадии развития, меньше и обнаруживается в главной компоненте с большим порядковым номером. Точно такой же результат получен ранее на полевке и клеще (Галактионов и др., 1985; Ефимов и др., 1987; Акимов и др., 1989; Акимов и др., 1990).

Механика развития предоставляет достаточно оснований для непротиворечивого объяснения коррелятивных отношений рассмотренных признаков с остальными. Отрицательная коррелятивная связь в обеих главных компонентах ширины морды с размерами глаз — результат тесного контакта лицевых структур и глазных бокалов. Известно, что «По мере роста лицевых структур глаза перемещаются на переднюю поверхность головы, вследствие чего начинается сближение их оптических осей» (Карлсон, 1983; с. 93). Отсюда, чем сильнее глаза перемещаются, тем большее расстояние между ними, а также и ширина морды. Если судить по вкладам признаков в главные компоненты, то глаза по сравнению с лицевыми структурами раньше заканчивают рост. Полученный статистический результат согласуется с непосредственными наблюдениями за индивидуальным развитием лягушек. Кроме того, как следует из знаков вкладов, чем выше скорость перемещения глаз, тем меньше становятся их относительные размеры.

У северных лягушек по сравнению с южными глаза сближены больше. Следовательно, у южных это перемещение происходит сильнее, а сближенные глаза северных — результат недоразвития. Видимо, полученный нами факт относится к тем же, по которым, например, хвостатые амфибии, прodelывающие метаморфоз в теплых водоемах, становятся неотеническими в холодных (Рэфф, Кофман, 1986). Возможный адаптивный смысл фетализации заключается в том, что сокращается время, необходимое на завершение полного цикла развития. Это может давать преимущество в северных районах, где размножение чаще всего начинается на 15—20 дней позже, чем на юге (Пикулик, 1985).

У животных группы «Центр» высок темп развития конечностей. Его результатом становится их длинноноготь относительно длины тела. Это следует из большего вклада признаков № 24 и 25 в III главную компоненту, в которую длина голени и бедра входит в качестве знаменателя. Так как вклад в данную главную компоненту признака № 2, входящего в числитель признака № 24, мал, то это означает, что его варьирование по оси беспорядочно, ненаправлено. Направление признака № 24 задается увеличением признака № 11, что и вызывает возрастание отношения или вклада. Из отношения длины бедра и голени (признак № 25) вытекает, что длинноноготь, в основном, возникает за счет голени, а не бедра.

Направленность отбора на такую конституцию с возрастанием на территории доли суши кажется понятной — возникает необходимость в более совершенном, «сухопутном» способе передвижения. Именно с развитием прыгания у амфибий связывают обычно удлинение конечностей и укорочение туловища (Суханов, 1968).

Еще надежней раскрывает онтогенетические источники адаптиогенеза поворот осей на 45°. Он приводит к тому, что по оси V_{III} достигается более заметное разделение лягушек из заболоченных провинций — групп Юг и Север — от лягушек возвышенной части Белоруссии — группы Центр; по оси V_{II} надежно обособляются все северные выборки от южных. Поэтому эти компоненты названы адаптационными в отличие от исходных, которые в большей мере отражают онтогенетическую структуру внутривидовой изменчивости. Вклады признаков, пересчитанные на адаптационные компоненты, еще более убедительно свидетельствуют о двух вариантах морфологического адаптиогенеза, связанного с варьированием конечностей и фетализации.

В компоненте V_{III}, отвечающей уже в «чистом виде» за адаптацию к высоте, заметно повышаются вклады признаков, характеризующих все отделы конечностей. При этом оказывается, что наиболее длинноногие особи (выборки № 18, 15) обитают ближе, чем остальные, к самой высокой точке Белоруссии (345 м н. у. м.). Становится также более очевидным, что изменчивость остальных признаков с целью адаптации, может быть за исключением признака № 6, не имеет значения, так

как их вклады в нее, и особенно признаков № 7 и 8, резко уменьшились. Численность остромордой лягушки в центральной части Белоруссии уступает ее численности на низменных территориях (Пикулик, 1985). Возможная причина этого заключена в том, что удлинение конечностей как адаптационный ресурс не настолько эффективно, чтобы компенсировать недостаточную обводненность территории.

В компоненте V_{II} , отвечающей за адаптацию к температуре, как и следовало ожидать, возросли вклады признаков № 6 и 8, варьирование которых объясняется степенью фетализации. В отличие от предыдущего этот адаптационный ресурс оказался более эффективным, если судить по тому, что особенного снижения численности вида в северных районах относительно южных не отмечено.

Если вспомнить, что предкам амфибий, появившимся в воде, вначале пришлось столкнуться с колебаниями температуры этой среды и эволюционно много позже приобретает морфофизиологические особенности, связанные с различными условиями обитания на суше, то этот адаптационный ресурс следует признать филогенетически более древним, чем рассмотренный ранее. Это хорошо согласуется с тем, что изменчивость образующих компоненту V_{II} признаков начинает генерироваться с более ранней стадии онтогенеза, чем организующих компоненту V_{III} .

Несмотря на то, что не всегда известны и понятны механизмы ассоциирования признаков в кластеры (например, признаков № 6 с № 7 и № 10—12 с № 15 в компонентах V_{II} и V_{III} соответственно), в порядке чередования выборок на осях заключены неслучайные, направленные замены одних конституционно адаптивных типов другими, откуда следует, что скорее всего они или сами непосредственно задействованы в адаптационных процессах, или вовлекаются в них в результате морфогенетических зависимостей (Шмальгаузен, 1942; Светлов, 1978) и служат как бы их маркерами.

Полученные результаты, если они обусловлены действием отбора, ставят под сомнение надежность утверждения о селективной нейтральности того или иного признака. Оно основывается на исследовании изменчивости отдельно взятого признака или аллеля (Кимура, 1985), которые вне соответствующих им морфофизиологических или «генетических конституций» могут не иметь адаптивного смысла. Как следует из вкладов признаков, по сути являющихся оценками их изменчивости в данных компонентах, они, будучи селективно нейтральными на одном из этапов онтогенеза, могут становиться значимыми на следующем. Более того, как было показано ранее, одни и те же признаки могут входить в разные адаптивные системы, раскрываемые методами многомерного статистического анализа. Например, в системы, повышающие приспособленность к сезону и способствующие территориальной экспансии (Акимов и др., 1990), в системы «абсолютной» устойчивости и предрасположенности к заражению гельминтами (Галактионов и др., 1991). В последнем случае обе «генетические конституции» встречены у хозяев одной популяции, различающихся совокупностью неметрических признаков, отдельные из которых были общими для обеих конституций.

Таким образом, отбор скорее всего контролирует не отдельные признаки, а конституции, и не вполне корректно вне их судить о нейтральности признаков.

Адаптивность конституции может быть более или менее очевидной, например, как «длинноноготь», а может быть и «скрытой», как например минимизация времени, необходимого на завершение полного цикла развития.

Причины сопряженного варьирования признаков по каждой из главных компонент, по-видимому, могут быть установлены, если значения и знаки вкладов этих признаков в них рассматривать через призму индивидуального развития животных, через возможное взаимодействие

признаков между собой на отдельных этапах онтогенеза.

Следует отметить, что выявленные соответствия вариантов онтогенеза остромордой лягушки природным условиям территории сами по себе не дают никаких оснований утверждать что-либо о степени их закрепленности, то есть являются ли они «истинно онтогенетическими» и осуществляются каждый раз непосредственно под влиянием природных условий данного места и данного года или уже закреплены отбором на популяционно-генетическом уровне, и для их сдвига при изменении условий потребуются несколько десятков или сотен поколений, или даже на эволюционном уровне — за соответствующее эволюционное время. Более того, нельзя исключить, что все эти уровни реализованы в той или иной степени и проявляются совместно, отвечая каждый за свою долю совокупной изменчивости.

Анализируя параллельно распределение выборок в пространстве главных компонент и компонент дополнительных, построенных с учетом известных физико-географических градиентов среды, возможно проведение реконструкции механизмов адаптациогенезов.

- Акимов И. А., Залозная Л. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Сезонный полиморфизм у клеща *Varroa jacobsoni* Oudem. (Parasitiformes, Varroidae) // Журн. общ. биол.—1989.—50, № 6.— С. 819—823.
- Акимов И. А., Залозная Л. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Сезонная и географическая изменчивость морфологических признаков клеща *Varroa jacobsoni* Oudem. (Parasitiformes, Varroidae) // Зоол. журн.—1990.—69, вып. 9.— С. 27—38.
- Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Буераков Н. М. Изменчивость морфофизиологических индикаторов и показателей билатеральной асимметрии в связи с фазой динамики численности водяной полевки // Интегрированная защита растений от болезней и вредителей.—Новосибирск, 1985.— С. 94—107.
- Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. и др. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур.—Новосибирск, 1991.— С. 64—85.
- Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., Акимов И. А., Залозная Л. М. Флуктуирующая асимметрия и ее изменчивость (онтогенетический аспект) // Докл. АН УССР. Сер. Б.—1987.—8.— С. 65—68.
- Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену.— М.: Мир, 1983.— Т. 2.— 390 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности.— М.: Мир, 1985.— 398 с.
- Косова Л. В., Пикулик М. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси // Зоол. журн.—1992.—69, вып. 4.— С. 34—44.
- Объекты биологии развития.— М.: Наука, 1975.— 579 с.
- Пикулик М. М. Земноводные Белоруссии.— Минск: Наука и техника, 1985.— 191 с.
- Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Внутренние и внешние факторы развития.— Л.: Наука, 1978.— Т. 2.— 262 с.
- Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особности передвижения низших тетрапод.— Л.: Наука, 1968.— 228 с.
- Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция.— М.: Мир, 1986.— 402 с.
- Уоддингтон К. Морфогенез и генетика.— М.: Мир, 1964.— 259 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942.— 211 с.

Сибирский НИИ земледелия и химизации
Российской академии сельскохозяйственных наук
(633128 Новосибирск)
Биологический институт СО РАН
(633000 Новосибирск)
Институт зоологии АН Белоруссии
(220672 Минск)

Получено 30.11.93