

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 591:597.6

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОССИФИКАЦИИ КРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА СЕГОЛЕТКОВ *Lissotriton vulgaris* (L.) (Caudata) В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

© 2019 г. В. Л. Вершинин^{1,2,*}, А. Г. Трофимов^{1,2}, Е. В. Перехрест², Д. Л. Берзин¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202, корп. 3, Екатеринбург, 620144 Россия

²Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
ул. Мира, д. 19, Екатеринбург, 620002 Россия

*e-mail: vol_de_mar@list.ru

Поступила в редакцию 26.04.2017 г.

После доработки 24.07.2017 г.

Принята к публикации 20.10.2017 г.

Рассмотрено влияние экологических условий на специфику процесса оссификации черепа сеголетков обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) в зависимости от уровня урбанизации. Установлено, что степень смыкания срединного шва черепа сеголетков зависит от уровня минерализации поверхностных вод, в которых протекает развитие тритона. Аккумулирующий характер урбоценозов способствует интенсификации минерального обмена из-за обилия кальцефильных животных в местах обитания тритона и преобладания их в пищевом рационе сеголетков, он же служит сопутствующим фактором, ускоряющим формирование краниальных окостенений у животных в популяциях из селитебной части городской агломерации.

Ключевые слова: обыкновенный тритон, краниальный скелет, урбанизация, минерализация

DOI: 10.1134/S0320965219020153

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что у хвостатых амфибий появление и оссификация краниальных костей зависят от таксономических особенностей [19, 21, 28], межклеточных индукционных взаимодействий [5, 8] и механизма эндокринной регуляции [20, 24, 25]. При этом окостенение разных краниальных элементов в разной степени обусловлено не только уровнем тиреоидных гормонов [9, 26, 27], но и экологической спецификой местообитания, в среду которого интегрируется новая генерация в ходе онтогенеза [22].

Обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* (L., 1758) — широко распространенный в Евразии вид, населяющий как природные, так и антропогенно измененные ландшафты, и легко осваивающий водоемы на урбанизированных территориях [11, 13, 16, 17].

Наряду с чувствительностью *L. vulgaris* к загрязнению и геохимическим параметрам среды [10], данный вид обладает определенной устойчивостью к антропогенным трансформациям сообществ. Известно [4], что для обыкновенного тритона важен не столько состав растительных сообществ, сколько высота и плотность травостоя, обеспечивающие благоприятные микроклимати-

ческие условия. Для уральских городов, где урбанизация, как правило, сочетается со значительным индустриальным загрязнением [1], в популяциях обыкновенного тритона, претерпевших процесс синурбизации [14], возникает ряд особенностей как адаптивного, так и негативного характера, отражающих состояние среды местообитаний [3].

Цель работы — исследование особенностей формирования краниума сеголетков *L. vulgaris* в градиенте урбанизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в 2013–2014 гг. в местообитаниях обыкновенного тритона на территории городской агломерации г. Екатеринбурга. Животных отлавливали вручную вскоре после завершения метаморфоза и достижения 56-й стадии [6]. Общее число изученных животных — 72 экз. сеголетков *L. vulgaris*, представленных четырьмя независимыми репрезентативными и сопоставимыми по числу животных выборками (табл. 1). Для оценки степени урбанизации использована типизация городских ландшафтов [29, 30]. В основу типизации положена степень освоенности территории человеком (плотность и этажность жилой за-

Таблица 1. Доля сеголетков (% числа особей) с разным состоянием срединного шва черепа

Состояние шва	Зона II (<i>n</i> = 18)	Зона III (<i>n</i> = 15)	Зона IV (<i>n</i> = 17)	К (<i>n</i> = 22)
Полностью закрыт	61.11	80.0	41.18	45.45
Частично закрыт	33.33	20.0	35.29	45.45
Открыт	5.56	0	23.53	9.09
Длина тела, мм	$\frac{18.38 \pm 0.26}{15.4-19.7}$	$\frac{18.01 \pm 0.23}{16.3-19.4}$	$\frac{18.67 \pm 0.25}{17.0-20.7}$	$\frac{19.83 \pm 0.23}{18.2-22.0}$

Примечание. Зона II — многоэтажная застройка, зона III — малоэтажная застройка, зона IV — лесопарковая зона, К — контроль (загородная популяция), *n* — количество особей. Над чертой — среднее и его ошибка, под чертой — min—max.

стройки, характер использования территории, уровень загрязнения).

В пределах городской агломерации выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания амфибий: зона I — центральная часть города (амфибии не обнаружены) с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы; зона II — районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязнения; зона III — районы малоэтажной застройки, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустырями, парками; зона IV — лесопарковая, местообитания этой территории, главным образом, подвержены действию рекреационной нагрузки. В качестве контроля (К) использовали выборку из загородной популяции в 50 км от г. Екатеринбург. Наличие градиента урбанизации, соответствующего настоящей типизации [30], ежегодно подтверждается гидрохимическими анализами, проводимыми в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета. Пробы воды отбирали в водоемах, где протекало развитие обыкновенного тритона в период размножения и в момент завершения метаморфоза. Температуру нерестовых водоемов измеряли ртутным термометром ТП–2 с ценой деления 0.5°C в первый месяц после откладки икры.

Животных отлавливали, вскрывали и фиксировали в 70%-ном спирте. Длину тела измеряли цифровым штангенциркулем Kraftool (Германия) с ценой деления 0.01 мм. В ходе камеральной обработки под бинокуляром МБС-10 исследовали содержимое желудочно-кишечного тракта сеголетков. Для изучения скелетных структур использовали стандартный протокол бинарного окрашивания хряща и кости ализариновым синим и ализариновым красным соответственно [31].

При обработке результатов использовали регрессионный и дисперсионный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования особенностей формирования краниума сеголетков установлено, что для данной фазы жизненного цикла обыкновенного тритона (56-я стадия по [6]) характерны три варианта зарастания срединного шва на границе лобных и теменных костей: шов полностью закрыт; шов частично закрыт, имеется небольшая щель между костями; шов открыт (рис. 1).

Наибольшая встречаемость варианта с полностью закрытым швом отмечена у животных из зон много- (зона II) и малоэтажной застройки (зона III) — 61.1 и 80% соответственно (табл. 1). Только в выборке из зоны III не отмечены особи с открытым швом, а наименьшая встречаемость животных с закрытым швом характерна для популяций из лесопарковой зоны и загородной популяции (41.2 и 45.5% соответственно).

Одной из особенностей пищевого рациона сеголетков в начальный период их наземной жизни на селитебной территории (зон много- и малоэтажной застройки) — преобладание в питании таких кальцефильных беспозвоночных, как моллюски, доля которых в спектре питания животных составляет 18.0 и 19.0%, против 12.5 и 2.0% в лесных и лесопарковых местообитаниях соответственно [2].

При анализе взаимосвязи минерального состава воды, особенностей содержимого желудочно-кишечного тракта сеголетков тритонов со степенью зарастания срединного шва черепа в градиенте урбанизации (табл. 2, рис. 2) выявлено наличие прямой положительной связи ($r = 0.985$, $p = 0.015$) между встречаемостью животных с полностью заросшим швом и минерализацией водной среды. На уровне тенденции отмечена положительная связь степени оксификации швов черепа со встречаемостью моллюсков в желудочно-кишечном тракте тритонов, а также с температурой и pH воды (табл. 2). Несмотря на значимые ($F(3, 68) = 11.046$, $p = 0.00001$) различия в длине тела сеголетков из разных зон (табл. 1), достоверной связи

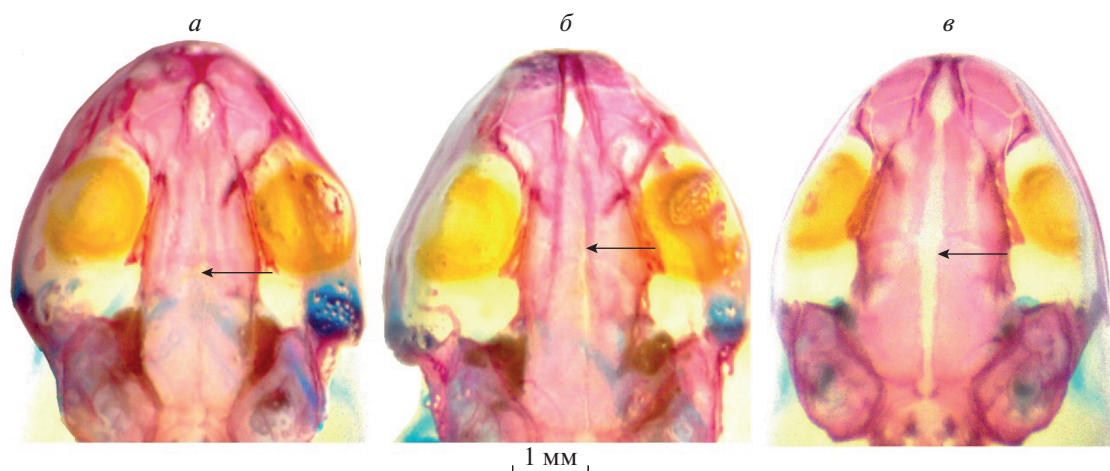


Рис. 1. Варианты зарастания срединного шва у сеголетков *L. vulgaris*: *а* — шов полностью закрыт, *б* — шов частично закрыт, *в* — шов открыт. Стрелками указан срединный шов (фото А.Г. Трофимова).

абсолютной длины тела сеголетков с оксификацией не выявлено.

Известно, что важнейший фактор, влияющий на оксификацию скелета рыб и личинок амфибий, — уровень содержания минеральных веществ в воде. На мальках рыб установлено, что накопление кальция происходит интенсивнее в воде с высокой его концентрацией [12], в то время как ацидификация воды приводит к морфофункциональным адаптивным перестройкам проницаемости жаберного эпителия и снижению ионного транспорта [7]. Причем, прямое поглощение кальция (через жабры и кожу) превышает его потребление с пищей и у рыб [18], и у амфибий [15]. Так, у личинок лягушки-быка *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) с пищей поступает только 5% кальция, а вся остальная его часть — через жабры (70%) и кожу (25%). У метаморфизировавших амфибий кальций поступает только через кожу и желудочно-кишечный тракт [32]. Относительно высокие температуры также способствуют повы-

шению степени оксификации скелета у сеголетков амфибий [23]. На основании вышеизложенного, можно предположить, что существует синергическое взаимодействие вышеупомянутых экологических факторов, которое в значительной степени определяет поступление кальция в организм и скорость зарастания срединного шва у животных в природных популяциях *Lissotriton vulgaris*.

Выводы. Установлено, что к моменту завершения метаморфоза состояние срединного шва крыши черепа сеголетков *L. vulgaris* может быть представлено тремя хорошо различимыми вариантами. В условиях селитебной части города (зон много- и малоэтажной застройки) наблюдается акселерация сеголетков *L. vulgaris*, выражающаяся в раннем зарастании срединного шва. Среди возможных причин наблюдаемых отличий основное значение имеет прямое влияние повышенной минерализации поверхностных вод, и в меньшей мере — такие сопутствующие факторы, как увеличение доли кальцефильных организмов (рако-

Таблица 2. Коэффициент корреляции (*R*) ряда показателей с долей особей с полностью закрытым срединным швом

Показатель	Зона II	Зона III	Зона IV	К	<i>R</i>
Минерализация, мг/л	562.3 ± 31.6 (<i>n</i> = 8)	793.5 ± 44.7 (<i>n</i> = 4)	81.9 ± 44.7 (<i>n</i> = 4)	149.3 ± 63.2 (<i>n</i> = 2)	0.985 (<i>p</i> = 0.015)
pH	8.19 ± 0.16 (<i>n</i> = 8)	7.95 ± 0.22 (<i>n</i> = 4)	6.75 ± 0.22 (<i>n</i> = 4)	7.16 ± 0.3 (<i>n</i> = 2)	0.82 (<i>p</i> = 0.2)
Среднемесячная температура мая, °C	18.9 ± 1.0 (<i>n</i> = 8)	21 ± 1.5 (<i>n</i> = 4)	13.8 ± 1.5 (<i>n</i> = 4)	12 ± 2 (<i>n</i> = 2)	0.93 (<i>p</i> = 0.07)
Встречаемость моллюсков в ЖКТ, % числа желудков	33.8	31.2	3.2	3.8	0.87 (<i>p</i> = 0.06)

Примечание. Обозначение типов городских ландшафтов см. табл. 1. ЖКТ — желудочно-кишечный тракт, *n* — число измерений.

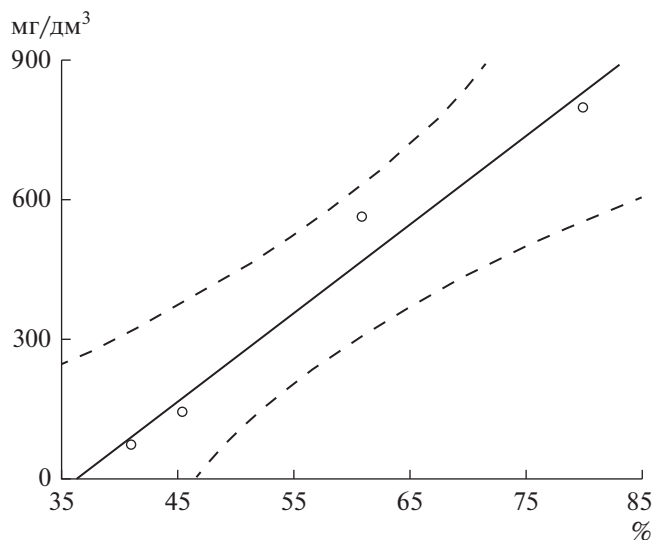


Рис. 2. Связь доли особей с закрытым швом, % (ось абсцисс) с минерализацией нерестовых водоемов.

винных гастропод) в питании сеголетков *L. vulgaris*, повышение температуры и рост рН водоемов селитебной части города.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-28) и программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.А03.21.0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Безуглая Э.Ю., Расторгуева Г.П., Смирнова И.В. Чем дышит промышленный город? Л.: Гидрометеиздат, 1991. 255 с.
2. Берзин Д.Л., Вершинин В.Л. Особенности трофологии сеголеток обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* L.) на урбанизированных территориях // Вестн. Удмуртск. гос. ун-та. Сер. биол. Науки о Земле. 2016. Т. 26. Вып. 2. С. 114–120.
3. Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 261 с.
4. Гаранин В.И., Попов А.Ю. Материалы по экологии тритонов Раифского леса (Татарская АССР) // Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. 1958. № 6. С. 89–94.
5. Лебедкина Н.С. Развитие коррелятивных систем в филогенезе и онтогенезе // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 95–101.
6. Лиознер Л.Д. Тритоны *Triturus vulgaris*, *Triturus cristatus* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 324–341.

7. Матей В.Е. Жабры пресноводных костистых рыб: морфофункциональная организация, адаптация, эволюция. М.: Наука, 1996. С. 1–286.
8. Медведева И.М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука, 1975. 260 с.
9. Меркулова К.М. Роль тиреоидных гормонов в регуляции онтогенеза черепа испанского тритона (*Pleurodeles waltii*, Salamandridae, Urodela) // Вопросы герпетологии: Матер. IV съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского. СПб.: Русская коллекция, 2011. С. 172–177.
10. Плисс Г.Б., Худoley В.В. Онкогенез и канцерогенные факторы у низших позвоночных и беспозвоночных животных // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 167–185.
11. Русский М. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губернии и местностях с нею смежных // (Предварительный отчет Казанского общества естествознания). Приложения к протоколам заседаний общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете. 1894. № 139. С. 1–8.
12. Русанов В.В. Влияние ультрафиолетовых лучей на рост и обмен кальция у мальков карпа // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1974. Т. 92. С. 141–144.
13. Шарлемань Э.В. Заметки о фауне пресмыкающихся и земноводных окрестностей Киева // Материалы къ познанию фауны юго-зап. Россіи. Киев, 1917. Т. 2. С. 1–17.
14. Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Gosczyński J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriol. 1978. V. 23. P. 341–358.
15. Baldwin G.F., Bentley P.J. Calcium Metabolism in Bullfrog Tadpoles (*Rana catesbeiana*) // J. Exper. Biol. 1980. V. 88. P. 357–366.
16. Banks B., Laverick G. Garden ponds as amphibian breeding sites in a conurbation in the north east of England (Sunderland Tyne and Weare) // Herpetol. J. 1986. V. 1. № 2. P. 44–50.
17. Beebe T.J.C. Observation concerning the decline of the British amphibia // Biol. Conserv. 1973. V. 5. № 1. P. 20–24.
18. Berg A. Studies on the metabolism of calcium and strontium in fresh-water fish. II. Relative contribution of direct and intestinal absorption in growth conditions // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1970. V. 26. P. 241–255.
19. Hanken J., Hall B.K. Variation and timing of the cranial ossification sequence of the Oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* (Amphibia, Discoglossidae) // J. Morphol. 1984. V. 182. P. 245–255.
20. Hanken J., Hall B.K. Skull development during anuran metamorphosis. II. Role of thyroid hormone in osteogenesis // Anat. Embryol. 1988. V. 178. P. 219–227.
21. Gaudin A.J. The sequence of cranial ossification in the California toad, *Bufo boreas* (Amphibia, Anura, Bufonidae) // J. Herpetol. 1978. V. 12. P. 309–318.
22. Gilbert S.F. Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World // Develop. Biol. 2001. V. 233. P. 1–12.

23. Gomez-Mestre I., Saccoccio V.L., Iijima T. et al. The shape of things to come: linking developmental plasticity to post-metamorphic morphology in anurans // J. Evol. Biol. 2010. V. 23. P. 1364–1373.
24. Rose C.S. An endocrine-based model for developmental and morphogenetic diversification in metamorphic and paedomorphic urodeles // J. Zool. 1996. V. 239. P. 253–284.
25. Rose C.S. The developmental morphology of salamander skulls // Amphibian Biology. V. 5: Osteology, Surrey Beatty and Sons, Australia: Heatwole, H. & Davies, 2003. P. 1684–1781.
26. Smirnov S.V., Vassilieva A.B. Bony Skull of the Smooth Newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela: Salamandridae) and the Role of Thyroid Hormones in Its Ossification // Dokl. Biol. Sci. 2003. V. 388. P. 73–75.
27. Smirnov S.V., Vassilieva A.B. Skeletal and dental ontogeny in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela: Salamandridae): role of thyroid hormone in its regulation // Rus. J. Herpetol. 2003. V. 10. № 2. P. 93–110.
28. Trueb L., Hanken J. Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae) // J. Morphol. 1992. V. 214. P. 1–41.
29. Vershinin V.L. Features of amphibian populations of an industrial city // Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Warszawa: Wydawnictwo Polskiej Akademii nauk, 1990. P. 112–121.
30. Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L. et al. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // Scientific Data. 2015. P. 1–13. doi 10.1038/sdata.2015.18
31. Wassersug R.J. A Procedure for Differential Staining of Cartilage and Bone in Whole Formalin–Fixed Vertebrates // Stain Technol. 1976. V. 51. № 2. P. 131–134.
32. Wright K. Important clinical aspects of amphibian physiology // Proceedings of the North American veterinary conference, January 7–11, 2006, Orlando, Florida. V. 20. Small Animal Edition, 2006. P. 1686–1688.

Ossification Variability in the Cranial Skeleton of *Lissotriton vulgaris* (L.) (Caudata) from the Urbanization Areas

V. L. Vershinin^{a, b, *}, A. G. Trofimov^{a, b}, E. V. Perekhrest^b, and D. L. Berzin^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences,
8 Marta street, 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

^b*Eltsyn Ural Federal University, Mira street, 19, Yekaterinburg, 620002 Russia*

*e-mail: vol_de_mar@list.ru

The influence of environmental conditions on the specifics of the process of ossification of the skull of the fingerlings of the common newt depending on the degree of urbanization is discussed. It was found that degree of sagittal suture closure in the cranial skeleton of *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) post-metamorphic individuals is directly dependent on the mineralization of the surface waters in which the common newt developed. The accumulating character of urban ecosystems promotes strengthening of mineral metabolism of juveniles due to the calciphilous animals, which are abundantly present in their diet. This attendant factor accelerates the formation of cranial ossifications in animals from populations of the urban agglomeration residential part.

Keywords: common newt, cranial skeleton, urbanization, mineralization