



УДК 591.2, 595.6, 597.94

## ОЦЕНКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ (НА ПРИМЕРЕ АМФИБИЙ)

Л.Я. Боркин<sup>1\*</sup>, О.С. Безман-Мосейко<sup>1</sup> и С.Н. Литвинчук<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;  
e-mail: lacerta@zin.ru; bezman-moseyko@mail.ru

<sup>2</sup>Институт цитологии Российской академии наук, Тихорецкий пр. 4, 194064 Санкт-Петербург, Россия;  
e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

### РЕЗЮМЕ

В статье представлен новый подход к оценке морфологических аномалий в природных популяциях амфибий. Для различения обычной (фоновой) и массовой встречаемости предлагается принять порог в 5% аномальных особей в выборке (рекомендуемый объем выборки не менее 100 особей). Разработана система количественной оценки, которая включает три группы статистических показателей, позволяющих описать встречаемость аномальных особей и аномалий, а также разнообразие аномалий в природных популяциях. Это – встречаемость аномальных особей ( $P_{as}$ ), встречаемость самих аномалий ( $A$ ), в том числе парциальная ( $A_p$ ) и относительная ( $A_r$ ), спектр аномалий ( $S_a$ ), в том числе индивидуальный ( $S_{ai}$ ) и общий ( $S_{ap}$ ), показатели  $\mu$  и  $h$  Л.В. Животовского (1980). Анализируются также подходы к измерению сочетанности разных аномалий и перекрытия по спектру аномалий (индексы Мориситы и Чекановского–Сёренсена). Обсуждаются некоторые методические проблемы, влияющие на оценку аномалий (объем выборки, возрастные группы, классификация аномалий и синдромное проявление аномалий).

**Ключевые слова:** амфибии, аномалии, встречаемость, количественные параметры, спектр

## EVALUATION OF ANIMAL DEFORMITY OCCURRENCE IN NATURAL POPULATIONS (AN EXAMPLE OF AMPHIBIANS)

L.J. Borkin<sup>1\*</sup>, O.S. Bezman-Moseyko<sup>1</sup> and S.N. Litvinchuk<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;  
e-mail: bezman-moseyko@mail.ru, lacerta@zin.ru

<sup>2</sup>Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, Tihoretsky Pr. 4, 194064 Saint Petersburg, Russia;  
e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

### ABSTRACT

A new approach is proposed to evaluate the occurrence of amphibian deformities in natural populations. The background and mass occurrence is suggested to separate by convenient level of 5 percent of malformed animals (sample size  $\geq 100$  specimens is recommended). The system containing three groups of quantitative parameters are considered: a) frequency of malformed animals,  $P_{as}$ ; b) frequency of abnormalities ( $A$ ), including partial ( $A_p$ ) and relative frequency ( $A_r$ ); and c) spectrum of abnormalities ( $S_a$ ), including individual ( $S_{ai}$ ) and population ( $S_{ap}$ ) deformity diversity in natural populations and some other parameters ( $\mu$  and  $h$  of Zhivotovsky 1980). Some measures of combined occurrence of abnormalities and abnormality overlap are also analysed (indices of Morisita, and of Czekanovsky–Sørensen). Some aspects of field work are discussed (sampling, age groups, abnormality classification as well as syndrome expression of malformations).

**Key words:** amphibians, deformities, frequency, quantitative parameters, spectrum

\* Автор-корреспондент / Corresponding author

## ВВЕДЕНИЕ

Находки аномальных амфибий в природе, которые обнаружены на всех континентах, где обитают земноводные, привлекали к себе внимание с давних времен. Во многих работах указываются различные дефекты в строении головы, осевого скелета, таза и конечностей, а также кожные аномалии и опухоли (например, Полежаев 1944; Войткевич 1965; Rostand 1971; Dubois 1979; Griffiths 1981; Басарукин и Боркин 1984: 47–50; Borkin and Pikulik 1986; Lada 1999; Puky and Fodor 2002; Piha et al. 2006; Lannoo 2008; Литвинчук и Боркин 2009; Неустроева и Вершинин 2011; Файзулин 2011; Peltzer et al. 2011; Микитинец 2012).

Помимо естественных причин, нарушения развития амфибий могут случаться под действием антропогенных факторов, таких как загрязнение водоемов отходами бытового, сельскохозяйственного или промышленного производства (Mizgireuv et al. 1984; Ouellet et al. 1997; Flax and Borkin 1997; Flyaks and Borkin 2004; Некрасова и др. 2007; Lannoo 2008). Поэтому нередко полагают, что встречаемость аномалий у амфибий отражает качество окружающей среды и может служить индикатором ее состояния (Басарукин 1985; Вершинин 1989, 2011; Пястолова и Вершинин 1989; Vershinin 1995; Tyler 1989; Ouellet et al. 1997; Замалетдинов 2003; Куртяк 2005; Закс 2008; Спирина 2009; Неустроева 2011). Однако это требует своего дополнительного изучения (Ouellet et al. 1997: 100; Burkhart et al. 2000: 87; Коваленко 2001: 125; Johnson et al. 2003: 1725; Flyaks and Borkin 2004: 258).

Заметный рост числа амфибий с аномалиями, который в Северной Америке наблюдается с начала 1960-х годов и особенно очевиден в последние два десятилетия, в увязке с глобальным падением численности земноводных вызывает особую озабоченность (Burkhart et al. 2000: 83; Blaustein and Johnston 2003: 87; Gardiner et al. 2003: 2263).

Понятно, что при такой важности изучения аномалий в природе возникает вопрос о количественной оценке их встречаемости в популяциях. Этот вопрос имеет два аспекта. Во-первых, какие аномалии считать массовыми, а во-вторых, как количественно оценивать их в природных популяциях. Анализ литературы показывает, что данный вопрос не разработан в достаточной мере, а применяемые параметры при описании природ-

ной встречаемости аномалий не унифицированы и нередко противоречивы. Цель данной работы – рассмотреть оба указанных аспекта.

## ЧТО СЧИТАТЬ МАССОВЫМИ АНОМАЛИЯМИ?

Анализ мировой литературы по природным аномалиям у амфибий показал, что все опубликованные случаи распадаются на две группы: с единичными или более чем с 10 аномальными особями. Если описания единичных особей с различного рода нарушениями чаще всего встречались в старой литературе, то публикации с большим числом аномальных особей (больше 10) из одного и того же местонахождения характерны для последних 50–60 лет (Lannoo 2008: 126).

Аномалии у единичных или немногих особей, скорее всего, можно отнести к их обычной или фоновой встречаемости в природе. Е.Е. Коваленко (2000а: 39) предложила называть *фоновыми* аномалии, проявляющиеся при нормальном развитии группы у небольшой ее части (аномалии на фоне нормы). Считается, что в норме в природных популяциях может присутствовать некоторое количество аномалий. Так, во Франции (Rostand 1951: 118) доля жаб *Bufo bufo* с аномалиями (полидактилия в виде удвоения внутреннего пальца на задних конечностях) составила в двух крупных выборках 0.1% (8 из 7400, провинция Юра) и 0.06% (26 из 44 000, Эльзас и Юра). Несмотря на кажущееся большим число аномальных особей во втором случае, их с учетом объема выборки все же следует отнести к фоновым. У зеленых лягушек («*Rana esculenta*») нарушения в строении (полидактилия) были найдены у одной из 190 особей, или 0.5% (в Champdieu, Луара) и у 4 из 3500, или 0.1% в районе Бордо, где ранее аномалий не находили (Rostand 1951: 131 и 132). Фоновую встречаемость аномальных лягушек в США и Канаде некоторые исследователи оценивали в 0.5% (Burkhart et al. 2000: 84). Однако в водоемах штата Миннесота у леопардовой лягушки (*Rana pipiens*) она выросла от 0.4% в 1958–1963 до 2.5% в 1996–1997 годах (Johnson et al. 2003: 1725).

Предполагается, что фоновая встречаемость аномалий характерна для популяций, не подвергающихся воздействию различного рода тератогенных факторов (загрязнения и т.д.). Действительно, в лесопарке Екатеринбург (зона

IV) у обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (= ранее *Triturus vulgaris*) аномальными оказались лишь 0.8% особей, у остромордой лягушки, *Rana arvalis* – 1.8% (Табл. 1). Однако у сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* доля аномальных особей составила там же 5.3%. Более того, если в контрольной зоне (К) аномалии были найдены только у 0.8% лягушек, то аномальных углозубов было 7.9%, если суммировать данные по взрослым и ювенильным особям (см. Vershinin 1995, table 12). В чем причина таких различий, не совсем ясно. В.Л. Вершинин (Vershinin 1995: 92) объяснил повышенную встречаемость аномалий конечностей у углозубов аномальной регенерацией, последовавшей после повреждения пальцев во время брачных стычек самцов (см. также Басарукин и Боркин 1984: 50). В 1997 г. аномальные лягушки были обнаружены в 33 из 55 заповедников, обследованных в штатах Миннесота и Вермонт, США. В 10 из них аномальные особи составили не более 1%, в 8 – от 1 до 2%, в 11 – от 2 до 5%, а в 4 – от 5.5 до 9.9% (см. Converse et al. 2000, tables 1 and 2).

Ранее мы на основании изучения в природе и в музейных коллекциях около 20 тысяч экземпляров бесхвостых амфибий с территории бывшего СССР (Borkin and Pikulik 1986: 206) предложили количественный критерий для различения «нормальной» (или фоновой) и массовой встречаемости аномалий. В первом случае количество аномальных особей в выборке из популяции не должно превышать 1%, а все что выше следует относить ко второй категории. Естественно, что этот условный показатель оправдан для крупных выборок (сотни и тысячи особей) и не применим для небольших сборов.

Такой порог (1%) для различения фоновых и массовых аномалий частично подтверждается данными по природным популяциям (Gardiner and Норре 1999: 207; Burkhart et al. 2000: 86). Однако многолетние опыты по выращиванию бесхвостых амфибий (*Rana temporaria*, *Bufo bufo*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*) в оптимальных условиях, в ходе которых были получены тысячи личинок и сеголеток, оказались более противоречивыми. Так, особи с аномалиями конечностей составляли не более 1.0–1.5% от числа полученных в одной серии, менее 1% в потомстве одной пары (в нескольких сериях) и не более 0.1–0.3% от общего числа сеголеток, полученных в одно время от 2–3 пар производителей (Коваленко и Кружкова 2000:

4). У сеголеток травяной лягушки в оптимальных лабораторных условиях обычным отклонением в строении осевого скелета является слияние VIII и IX туловищных позвонков (3.5%), более редким (1.5%) слияние I и II позвонков (Коваленко 2000а: 38). Более того, хотя в природе массовые аномалии у бесхвостых амфибий хорошо известны, в лабораторных условиях без специальных воздействий эффект множественных и разнообразных нарушений строения не наблюдался (Коваленко 2000а: 30). По-видимому, исключением являются лишь некоторые серии разведения *Xenopus laevis* со спонтанным массовым проявлением аномалий конечностей у головастиков (Коваленко 2000а: 31 и 96, 2000б: 413).

В ряде работ к фоновой (background) относят встречаемость аномальных особей менее 2% (Puku and Fodor 2002: 849; D’Amen et al. 2006: 59). Действительно, за этот предел в природных популяциях она выходит редко, составляя по музейным коллекциям в разных странах у 16 видов бесхвостых амфибий из нескольких семейств от 0 до 1.96%, а у 7 австралийских видов 0.19–0.99% (Tyler 1989: 184, tables 18–19). Доля аномальных особей у *Rana sylvatica* на пяти участках западной Канады с мало нарушенными природными условиями варьировала от 0.44 до 1.66% (Eaton et al. 2004: 285, table 1), т.е. была менее 2%. Однако среди 13 815 тритонов *Cynops pyrrhogaster*, обследованных в 1981–1985 гг. на севере острова Хонсю (Япония), 2.26% имели лишние пальцы или их нехватку, изредка попадались и другие аномалии (Meyer-Rochow and Asashima 1988: 71).

Таким образом, фоновая встречаемость аномальных особей в популяциях на относительно незагрязненных и охраняемых территориях (Tyler 1989: 184; Converse et al. 2000) нередко может превышать 1–2%. Поэтому мы предлагаем за порог принять долю аномальных особей в 5% (при условии минимальной выборки не менее 100 особей).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> У ряда хвостатых амфибий даже такая встречаемость, по-видимому, может считаться фоновой. Это объясняется повышенной повреждаемостью пальцев и иных частей конечностей из-за агрессивного поведения особей и регенерацией этих поврежденных участков. К таким видам относятся, например, сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) и крупные тритоны рода *Triturus*. Результаты повреждений не всегда можно отличить от врожденных аномалий, особенно в полевых условиях.

**Таблица 1.** Фоновая встречаемость особей с внешними аномалиями ( $P_a < 5\%$ ) у различных видов амфибий в природе (учтены выборки свыше 50 особей).**Table 1.** Background external deformities ( $P_a < 5\%$ ) in natural populations of some amphibians (samples with above 50 animals included).

Вид Species	Регион Region	Выборка (n) Sample (n)	Аномалии Deformities	Автор Reference
<i>Cynops pyrrhogaster</i>	Хонсю, Япония (Honshu, Japan)	13815	2.26%	Meyer-Rochow and Asashima 1988
<i>Lissotriton vulgaris</i> (= <i>Triturus vulgaris</i> )	Екатеринбург (Ekaterinburg)	121	0.8%	Vershinin 1995 <sup>1</sup>
	Италия, Рим (Italy, Rome)	96	1.04%	D'Amen et al. 2006
<i>Triturus carnifex</i>	Италия, Рим (Italy, Rome)	114	1.75%	D'Amen et al. 2006
<i>Bombina orientalis</i>	Северная Корея (North Korea)	50	1.96%	Tyler 1989
<i>Spea bombifrons</i> (= <i>Scaphiopus bombifrons</i> )	США (USA)	520	1.14%	Tyler 1989
<i>Bufo bufo</i>	Белоруссия (Byelorussia)	382	1.05%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>
<i>Bufo gargarizans</i>	О-в Сахалин (Sakhalin Island)	212	2.4%	Басарукин 1984
	Юг Сахалина (The southern part of Sakhalin Island)	4920	0.12%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>
<i>Eleutherodactylus rugulosus</i>	Коста-Рика (Costa Rica)	92	1.08%	Tyler 1989
<i>Hyla japonica</i>	Сахалин (Sakhalin Island)	91	1.2%	Басарукин 1984 <sup>2</sup>
<i>Hylarana grisea</i> (= <i>Rana grisea</i> )	Новая Гвинея (New Guinea)	59	1.67%	Tyler 1989
<i>Rana arvalis</i>	Казань (Kazan)	4000	0.025%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>
	Екатеринбург (Ekaterinburg)	5492 и 2996	1.8 и 0.8%	Vershinin 1995 <sup>3</sup>
<i>Rana pirica</i> (= <i>R. chensinensis</i> )	Юг Сахалина (The southern part of Sakhalin Island)	5360	0.34%	Borkin and Pikulik 1986
	Центр. Сахалин (The central part of Sakhalin Island)	493	4.9%	Басарукин 1985
	О-в Кунашир (Kunashir Island)	107	2.8%	Басарукин 1985
<i>Rana temporaria</i>	Латвия (Latvia)	5350	0.13%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>

Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continued

Вид Species	Регион Region	Выборка (n) Sample (n)	Аномалии Deformities	Автор Reference
	Латвия, Зебрене (Latvia, Zebrene)	80	1.25%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>
<i>Pelophylax lessonae</i> (= <i>Rana lessonae</i> )	Латвия, Калнаи (Latvia, Kalnai)	220	0.45%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>
	Окский заповедник (Oka Natural Reserve)	10000	0.02%	Borkin and Pikulik 1986 <sup>2</sup>

Примечания: <sup>1</sup> Объединённые данные по взрослым и ювенильным особям (Vershinin 1995, table 12, «*Triturus vulgaris*», лесопарк IV) пересчитаны нами. <sup>2</sup> Подсчитано нами. <sup>3</sup> Объединённые данные по взрослым и ювенильным особям (Vershinin 1995, table 12, лесопарк IV и контроль К соответственно) пересчитаны нами.

Notes: <sup>1</sup> Combined data on adults and juveniles (Vershinin 1995, table 12, «*Triturus vulgaris*», forested park IV) are calculated by us. <sup>2</sup> Our calculations. <sup>3</sup> Combined data on adults and juveniles (Vershinin 1995, table 12, forested park IV, and control sites K) are calculated by us.

Такую же цифру можно найти и в других работах (Blaustein and Johnson 2003: 87; Piha et al. 2006: 811; Некрасова и др. 2007: 93; Garcia-Muñoz et al. 2010: 267; Machado et al. 2010: 239). Несмотря на известную условность такого критерия (как и других), он достаточно реалистичен в случае больших выборок. Агентство по контролю за загрязнением штата Миннесота, США (The Minnesota Pollution Control Agency) определило в качестве «горячих точек» (hotspots), требующих особого внимания, водоемы, в которых аномальные особи составляют 5 и более процентов в выборке (Lappoo 2008: 85).

Согласно Е.Е. Коваленко (2000б: 424), если фоновые аномалии конечностей у *Ampura* в целом имеют частоту около 1%, то массовые аномалии при разведении в лаборатории возникают сразу примерно у половины потомков как минимум в виде «полиморфных» нарушений. Эффект массовых аномалий при выращивании личинок проявляется по пороговому типу, составляя в лабораторных сериях шпорцевой лягушки более 50%, а часто 70–100% (Коваленко 2000а: 42). Однако в представленных данных (Коваленко 2000а: 80) имеется серия № 17 лишь с 8% аномальных особей, пораженных синдромом НПК (неподвижные передние конечности).

Массовые аномалии ранее отмечались у различных видов амфибий Палеарктики, как хвостатых, так и бесхвостых (Табл. 2). Например, во Франции так называемая аномалия Р может достигать в популяции зеленых лягушек 77% (Rostand 1959: 7). Эта аномалия в слабой форме

выражена в увеличении числа пальцев (полидактилия), но в сильной форме может затрагивать и другие участки конечностей.

## КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ АНОМАЛИЙ

В литературе можно встретить довольно разные методы, с помощью которых оценивают встречаемость аномалий, хотя сами авторы это не всегда указывают. Весьма часто под «аномалиями» на самом деле имеют в виду количество аномальных особей, не уточняя, как эта доля вычислялась. Исходя из приводимых в статьях цифр, можно понять, что чаще всего («по умолчанию») это – процент от всей изученной выборки, включая как нормальных, так и аномальных особей (например, Griffiths 1981: 180; Vershinin 1995, table 12, Total percentage). В некоторых работах, наряду с этим показателем, также вычисляли долю той или иной «аномалии» от общего числа только аномальных особей (например, Куртяк 2005: 88, 2010: 132–133). Встречаемость конкретных аномалий указывают и в абсолютных значениях в виде количества особей (Vershinin 1995, table 12). В статье А.И. Файзулина и И.В. Чихляева (2006: 180) приведены количество и процент встречаемости различных аномалий у четырех видов бесхвостых амфибий, но при этом не указано, от какой выборки эта доля вычислена; сообщено лишь общее число обследованных особей всех изученных видов (712). В другой статье (Файзулин

**Таблица 2.** Массовая встречаемость аномальных особей ( $P_a > 5\%$ ) у различных видов амфибий Палеарктики (учтены выборки от 40 особей и выше).

**Table 2.** Mass occurrence of malformed animals ( $P_a > 5\%$ ) in natural populations of Palearctic amphibians (samples with 40 and more animals included).

Вид (Species)	Регион (Region)	Выборка, $n$ (Sample, $n$ )	Аномалии (Deformities)	Источник (Reference)
<i>Salamandrella keyserlingii</i>	Екатеринбург (Ekaterinburg)	682 и 63	5.3 и 7.9%	Vershinin 1995 <sup>1</sup>
	Лондон (London)	268	7.8%	Griffiths 1981 <sup>2</sup>
<i>Lissotriton vulgaris</i> (= <i>Triturus vulgaris</i> )	Екатеринбург (Ekaterinburg)	223 и 87	6.7 и 4.6%	Vershinin 1995 <sup>3</sup>
	Ленинградская обл. (Leningrad Prov.)	111	9.0%	Литвинчук и Боркин 2009
	Молдавия (Moldova)	58	5.1%	Литвинчук и Боркин 2009
	Закарпатская обл. (Zakarpatskaya Prov.)	236	5.1%	Литвинчук и Боркин 2009
	Италия, Латина (Italy, Latina)	267	5.62%	D'Amen et al. 2006
<i>Triturus carnifex</i>	Италия, Монтерано (Italy, Monterano)	1267	5.13%	D'Amen et al. 2006
	Италия, Латина (Italy, Latina)	340	8.48%	D'Amen et al. 2006
<i>Triturus cristatus</i>	Ленинградская обл. (Leningrad Prov.)	40	7.5%	Литвинчук и Боркин 2009
	Закарпатская обл. (Zakarpatskaya Prov.)	59 и 65	5.1 и 7.7%	Литвинчук и Боркин 2009
<i>Triturus dobrogicus</i>	Закарпатская обл. (Zakarpatskaya Prov.)	53	9.4%	Литвинчук и Боркин 2009
<i>Bombina bombina</i>	Венгрия, р. Дунай (Hungary, Danube valley)	нет данных	71%	Puky and Fodor 2002
	Украина, Никополь (Ukraine, Nikopol)	216	47.7%	Flyaks and Borkin 2004
	Украина, Новомосковск (Ukraine, Novomoskovsk)	291	33.0%	Flyaks and Borkin 2004

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continued

Вид (Species)	Регион (Region)	Выборка, <i>n</i> (Sample, <i>n</i> )	Аномалии (Deformities)	Источник (Reference)
<i>Bufo bufo</i>	Окский заповедник (Oka Nature Reserve)	317	5%	Borkin and Pikulik 1986
	Тамбовская обл. (Tambov Prov.)	117	41%	Lada 1999
<i>Bufo viridis</i>	Германия (Germany)	>1000	35–55%	Henle 1981
	Украина, Никополь (Ukraine, Nikopol)	79	6.3%	Flyaks and Borkin 2004
<i>Rana amurensis</i>	О-в Сахалин (Sakhalin Island)	285	7.4%	Басарукин 1984
<i>Rana arvalis</i>	Екатеринбург (Ekaterinburg)	454	46.8%	Неустроева и Вершинин 2011
<i>Rana graeca</i>	Черногория (Montenegro)	543	9.9%	Dubois 1974
<i>Rana pirica</i> (= <i>R. chensinensis</i> )	Юг Сахалина (The southern part of Sakhalin Island)	1095	42%	Mizgireuv et al. 1984
	Юг Сахалина (The southern part of Sakhalin Island)	3651	39%	Mizgireuv et al. 1984
	Юг Сахалина (The southern part of Sakhalin Island)	1614	31%	Mizgireuv et al. 1984
<i>Rana temporaria</i>	Екатеринбург (Ekaterinburg)	223	17.0%	Неустроева и Вершинин 2011
<i>Pelophylax esculentus</i> (= <i>Rana esculenta</i> )	Франция, Конкарно (France, Concarneau)	?	15%	Rostand 1950
	Франция, Бретань (France, Bretagne)	49	18.4%	Rostand 1951
	Франция, Бретань (France, Bretagne)	433	13.9%	Rostand 1951
	Ю. Германия (South Germany)	192	6.8%	Machado et al. 2010
	Закарпатская обл. (Zakarpatskaya Prov.)	89	66.3%	Куртяк 2005

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continued

Вид (Species)	Регион (Region)	Выборка, <i>n</i> (Sample, <i>n</i> )	Аномалии (Deformities)	Источник (Reference)
<i>Pelophylax ridibundus</i> (= <i>Rana ridibunda</i> )	Казахстан, Алма-Ата (Kazakhstan, Almaty), 1958–1962	не указано	до 30%	Войткевич 1955
	Казахстан, Алма-Ата (Kazakhstan, Almaty), 1958–1962	не указано	в среднем 12%	Войткевич 1965
	Самарская обл. (Samara Prov.)	не указано	5.9%	Файзулин 2011
	Екатеринбург (Ekaterinburg)	104	31.7	Неустроева и Вершинин 2011
	Украина, Никополь (Ukraine, Nikopol)	395	63.0%	Flyaks and Borkin 2004
	Украина, Киев (Ukraine, Kiev)	65	42%	Некрасова и др. 2007
	Средняя Волга, р. Чамбул (Middle Volga River, Chambul River)	66	12.1%	Спирина 2006, 2009
	Средняя Волга, р. Уса (Middle Volga River, Usa River)	63	30.2%	Спирина 2006, 2009
Средняя Волга, р. Свияга (Middle Volga River, Sviyaga River)	343	61.5%	Спирина 2006, 2009	

*Примечания:* <sup>1</sup> Объединённые данные по взрослым и ювенильным особям (Vershinin 1995, table 12, лесной парк IV и контроль К) пересчитаны нами. <sup>2</sup> 4.1% полидактилии (дополнительные или раздвоенные пальцы) + 3.7% эктродактилии (атрофия или потеря пальцев). <sup>3</sup> Объединённые данные по взрослым и ювенильным особям (Vershinin 1995, table 12, городские зоны II и III) пересчитаны нами.

*Notes:* <sup>1</sup> Combined data on adults and juveniles (Vershinin 1995, table 12, forested park IV, and control site K) are calculated by us. <sup>2</sup> 4.1% polydactyly (additional or bifurcated digits) + 3.7% ectrodactyly (atrophy or digit loss). <sup>3</sup> Combined data on adults and juveniles (Vershinin 1995, table 12, urbanized zones II and III) are calculated by us.

2011: 204), помимо общего числа обследованных экземпляров (2616), для каждого из девяти видов приведены «количество станций» (общее и с аномалиями), а также «количество особей в общей выборке» вида и количество особей с аномалиями у данного вида. К сожалению, такие важные данные, как общее число обследованных особей в конкретных выборках и число аномальных особей среди них, не указаны.

Более того, наши и многочисленные литературные данные показывают, что у одной и той же

особи могут быть выражены не одна, а несколько разных аномалий. В этом контексте количественные сведения, приводимые разными авторами, подчас становятся трудно интерпретируемыми без дополнительной объясняющей информации о методе подсчета, которая, как правило, отсутствует.

Некоторые авторы (Коваленко 2000б: 423, 2001: 126; Коваленко и Кружкова 2000: 18), с одной стороны, полагают, что объективно оценить в природе долю аномальных особей «трудно или даже невозможно», поскольку метод сбора

и способ представления данных могут вносить существенные погрешности в результаты анализа. С другой стороны, они считают высокую долю аномальных особей, полученных в лаборатории, надежным критерием для констатации феномена массовых аномалий. Это, однако, не мешает им одновременно утверждать, что само понятие «массовая аномалия» не определено (Коваленко 2001: 126). Имеются также качественные показатели, которые следует считать, по мнению указанных авторов, более надежным критерием при определении характера проявления аномалий. Так, массовые аномалии всегда выражены не одним, а множеством вариантов («полиморфизм»), они образуют ряды абerratивной изменчивости; возможно, массовые аномалии должны быть представлены синдромами.

Следует заметить, что интересы морфологов и полевых зоологов в области изучения аномалий не всегда совпадают, поскольку они могут обращать свое внимание на разные аспекты. Тем не менее их сотрудничество весьма важно для лучшего понимания этой актуальной проблемы.

На наш взгляд, встречаемость аномалий в природных популяциях нельзя объективно оценить с помощью только одного показателя, как это обычно предлагается, особенно если учесть, что подчас ее подсчитывают фактически разными способами. В последние годы были предложены новые подходы к количественной оценке природных аномалий у амфибий, которые позволяют понять не только встречаемость аномалий, но и их разнообразие в популяции, а также открывают возможность сравнительного анализа данных на надежной основе (Спирина 2009; Неустроева и Вершинин 2011; Неустроева 2012).

При оценке встречаемости аномалий у амфибий в природе, на наш взгляд, необходимо различать три категории показателей.

### **I. Встречаемость особей с аномалиями ( $P_{as}$ ).**

Ее следует оценивать как долю аномальных особей ( $N_{as}$ ) от всех особей в выборке ( $N$ ), т.е.  $P_{as} = N_{as}/N$ . Этот параметр, выраженный в процентах, может быть интересен полевым зоологам для характеристики изучаемых популяций. Например, в 2007 г. при обследовании водоема в долине р. Бугорня (Каменский район, Приднестровье) нами было отловлено 447 зеленых лягушек, видовая принадлежность которых была выборочно подтверждена методом проточной ДНК-цитометрии.

Выяснилось, что 176 из 235 озерных лягушек (*Pelophylax ridibundus*) и 132 из 212 гибридных съедобных лягушек (*Pelophylax esculentus*) имели аномалии (преимущественно сеголетки и неполовозрелые особи). Показатель  $P_{as}$  составил у этих видов 75% и 62% соответственно.

Данный показатель часто используется в полевых исследованиях, в том числе в сравнительных целях, например, для сопоставления разных видов, популяций или возрастных групп в пределах одного вида. Так, Н.С. Неустроева и В.Л. Вершинин (2011: 86) сообщили, что встречаемость аномальных сеголеток в городской агломерации Екатеринбург у двух местных бурых лягушек *Rana arvalis* (29.9%) и *Rana temporaria* (13.5%) достоверно различна по критерию  $\chi^2$ . Среди 14 видов австралийских бесхвостых амфибий доля аномальных особей варьировала от 3.8% у *Litoria rothii* до 16.1% у *Litoria caerulea*, а у еще 10 видов аномалии не были выявлены (Tyler 1989: 186, table 21). С учетом возможной видоспецифичности проявления аномалий (вопрос, требующий своего специального изучения) представление данных в виде суммы аномальных особей всех видов, обитающих в данном водоеме (месте), как это делается в некоторых работах (например, Converse et al. 2000, table 1), некорректно. Суммарные данные по аномалиям у нескольких видов сразу приводят и аргентинские авторы (Peltzer et al. 2011: 435).

Вероятно, Е.В. Спирина (2009: 230, рис. 1) также имела в виду  $P_{as}$ , сопоставляя на гистограмме «общую частоту морфологических аномалий» у озерной лягушки в местах с разной выраженностью антропогенной нагрузки, включая загрязнение тяжелыми металлами.

### **II. Встречаемость конкретных аномалий (А).**

Нередко в популяции обнаруживается не одна, а несколько разных категорий аномалий. В таких случаях может быть интересно оценить встречаемость каждой из них отдельно. Такие данные можно найти в статьях различных авторов (например, Tyler 1989: 186; Verшинin 1995; Flax and Borkin 1997; Flyaks and Borkin 2004; Куртяк 2005; Файзулин и Чихляев 2006; Неустроева 2011; Файзулин 2011), которые, не оговаривая, применяют разные подходы. В этом отношении привлекает метод уральских герпетологов (Неустроева и Вершинин 2011: 87, табл. 4; Неустроева 2012: 12, 15 и 16, табл. 1–3), которые различают встречаемость (частоту, %) аномальных особей и

самих аномалий. Во многих работах разные авторы под словами «встречаемость аномалий» явно имеют в виду встречаемость аномальных особей, т.е. показатель  $P_{as}$ , а не аномалий как таковых, т.е. показатель  $A$ . К сожалению, в некоторых случаях приходится лишь догадываться, что хотел сказать тот или иной автор, особенно если сведения о размере выборки не приводятся.

Для оценки встречаемости отдельных аномалий мы предлагаем использовать два показателя.

1. *Парциальная встречаемость аномалии* ( $A_p$ , %). Этот показатель указывает на долю особей в выборке, имеющих данную аномалию. Ее следует вычислять как количество особей с данной аномалией в процентах от *всех особей* в выборке,  $N$  (т.е. нормальных и аномальных). Например, в уже упоминаемом приднестровском водоеме № 1 эктродактилия (нехватка пальцев) была выявлена у 154 из 235 озерных лягушек, а также у 86 из 212 съедобных лягушек. Показатель  $A_p$  будет равен 66 и 41% соответственно.

2. *Относительная встречаемость аномалии* ( $A_r$ , %). Иногда интересно знать встречаемость данной аномалии по отношению к другим аномалиям. Здесь возможны два варианта подсчета. Во-первых, можно подсчитывать долю (%) особей с данной аномалией от *всех аномальных особей* в выборке ( $N_a$ ). Обозначим данный показатель как  $A_s$ . Например, в статьях Ф.Ф. Куртяка (2005, 2010) при анализе нескольких разных аномалий у съедобной лягушки, судя по приведенным цифрам, указана именно относительная, а не парциальная встречаемость этих аномалий. По его данным, наиболее часто среди 59 аномальных лягушек попадались особи с фокомелией ( $n = 31$ , 52.54%), затем с полидактилией ( $n = 23$ , 38.98%), далее с олигодактилией ( $n = 19$ , 32.20%) и наиболее редко с эктромелией ( $n = 11$ , 18.64%). Если сложить все эти цифры, то получится суммарное число аномальных особей, превышающее указанное ( $n = 84$  вместо 59), и соответственно 129.48%. Такое несовпадение можно объяснить лишь тем, что разные аномалии подчас проявлялись одновременно у одних и тех же особей. Действительно, сам Ф.Ф. Куртяк (2005: 88) отметил, что фокомелия встречалась вместе с олигодактилией (у 16 особей) и полидактилией (у 4 особей). У 9 австралийских видов бесхвостых амфибий количество аномалий также превышало количество аномальных особей (Tyler 1989: 186), что говорит

о совместном проявлении некоторых аномалий у ряда особей. Параметр  $A_{rs}$  был использован также при анализе встречаемости аномалий у амфибий Аргентины (Peltzer et al. 2011: 434).

Для того чтобы сумма относительной встречаемости разных аномалий не превышала 100%, этот показатель следует модифицировать и подсчитывать не от числа аномальных особей ( $N_a$ ), а от *суммы всех зарегистрированных случаев аномалий* в выборке ( $N_a$ ). Данный показатель мы обозначаем как  $A_{na}$ . Иначе говоря, если у одной особи будет выявлено 3 разных аномалии (например, фокомелия, олиго- и полидактилия), а у другой 5, то в сумме эти два экземпляра ( $N_{as}$ ) дадут 8 случаев аномалий ( $N_a$ ). Соответственно, протокол записей должен включать регистрацию аномалий по каждой особи с последующим их суммированием.

В тех случаях, когда нет комбинированных аномалий, т.е. каждая особь имеет только одну какую-либо аномалию, оба предлагаемых показателя будут равны, т.е.  $A_r = A_p$ .

**III. Спектр (разнообразие) аномалий ( $S_a$ ).** Разнообразие аномалий само по себе уже представляет определенный интерес, особенно в сравнительном аспекте (сравнение разных популяций одного и того же вида, сравнение разных видов, сопоставление возрастных и половых группировок). Более того, полагают (Спирина 2009: 229), что разнообразие аномалий – более объективный показатель, чем встречаемость.

Самый простой способ – это подсчет числа разных вариантов аномалий. Например, В.Л. Вершинин (Vershinin 1995, table 12) выделил в городских популяциях двух видов хвостатых и трех видов бесхвостых амфибий Екатеринбургa 19 вариантов аномалий, включая конечности (10), осевой скелет (1), челюсти (1), глаза, кожу, опухоли и дефекты внутренних органов. Другое обследование позволило у тех же трех видов лягушек Екатеринбургa только скелетных аномалий установить 17 (Неустроева 2011: 192) и 23 варианта (Неустроева и Вершинин 2011: 86, табл. 3; Неустроева 2012: 11).

Недавно были предложены три подхода к оценке разнообразия аномалий (Коваленко 1996а, 1996б; Спирина 2009; Неустроева 2012). На наш взгляд, необходимо различать это разнообразие на индивидуальном и популяционном уровнях.

1. *Индивидуальный спектр аномалий ( $S_{ai}$ ).* Этот показатель учитывает число разных вариантов

аномалий, проявляемых у *одной особи*. Так, в Приднестровье у озерных лягушек, помимо особей с единичными нарушениями в строении задних конечностей, мы обнаружили экземпляры, у которых одновременно встречалось до 7 различных вариантов аномалий, тогда как у гибридной *Pelophylax esculentus* особи с единичными аномалиями найдены не были, и каждая из них имела от 2 до 4 отклонений.

Помимо указания *пределов* (минимальное и максимальное число аномалий у одной особи), можно также подсчитывать *среднее* число аномалий на особь (среднее  $S_{ai}$ ). Приведем сугубо условный пример. Пусть в выборке будет пять аномальных особей ( $N_{as}$ : № 1–5), а общее число найденных у них вариантов аномалий 7. Пусть эти особи имели следующее число вариантов: № 1 с 2 аномалиями, № 2 с 3, № 3 с 1, № 4 с 3 и № 5 с 7 аномалиями. Соответственно, min – max: 1–7, а среднее  $S_{ai} = 3.2$  (16 аномалий на 5 особей). Иначе говоря, среднее  $S_{ai} = N_a / N_{as}$ . Статистическая ошибка вычисляется как для обычной средней арифметической.

В автореферате диссертации Н.С. Неустроева (2012: 12, 15 и 16, табл. 1–3) также привела «среднее число аномалий на особь». Однако, как сообщил ее руководитель В.Л. Вершинин (in litt.), этот параметр рассчитывался иначе: количество вариантов аномалий в выборке делилось на общее количество особей, включая нормальных и аномальных. Так, по ее данным, в четырех зонах градиента урбанизации «среднее число аномалий на особь» варьировало у *Rana arvalis* от 0.25 в контрольной зоне (К) до 0.51 в лесопарковом поясе (IV) Екатеринбурга, у *Rana temporaria* от 0.1 в К до 0.34 в зоне многоэтажной застройки (II), а у интродуцированной *Pelophylax ridibundus* от 0.18 в IV до 0.6 в К. Любопытно, что в отличие от травяной лягушки у двух других видов наибольшие значения этого показателя наблюдались в зонах с наименьшей степенью урбанизации. На наш взгляд, «среднее число аномалий на особь» в данной работе, на самом деле, представляет собой совсем другой показатель, чем наш  $S_{ai}$ .

2. *Общий спектр аномалий* ( $S_{ap}$ ). Этот показатель оценивает разнообразие аномалий в популяции, точнее общий набор разных вариантов аномалий, обнаруживаемых у *всех особей в выборке*. Например, в Приднестровье мы обнаружили у озерной лягушки 9 вариантов аномалий задних

конечностей в популяции № 1 (Бугорня) и 8 в популяции № 2 (Плоть), тогда как у гибридной съедобной лягушки 8 и 7 соответственно. В Закарпатье (Минай) у последнего вида было обнаружено только 4 варианта аномалий конечностей (Куртяк 2005, 2010). У сеголеток озерной лягушки в Екатеринбурге отмечено 5 вариантов аномалий, затрагивающих скелет, тогда как у *Rana arvalis* их было уже 15, а у *Rana temporaria* 14, включая мандибулярную гипоплазию у обоих видов бурых лягушек (Неустроева 2011: 193). Е.В. Спирина (2009: 229) насчитала 12 «типов морфологических отклонений» у взрослых особей озерной лягушки на реках Уса и Свияга в бассейне Средней Волги. Среди 9 видов бесхвостых амфибий Среднего Поволжья только у 4 были обнаружены различные морфологические аномалии, которых классифицировали на 14 «типов». Они распределились по видам следующим образом: озерная лягушка – 13, серая жаба – 5, остромордая лягушка и краснобрюхая жерлянка – по 2 (Файзулин и Чихляев 2006: 181).

Е.В. Спирина (2009: 229) предложила оценивать разнообразие аномалий в популяциях с помощью *показателя внутривидового разнообразия* ( $\mu \pm s_\mu$ ) и *доли редких фенотипов* ( $h \pm s_h$ ), разработанных известным отечественным специалистом в области математической генетики популяций Л.В. Животовским. По ее мнению (с. 230), «<...> данные показатели оценивают одновременно частоту встречаемости и разнообразие аномалий в выборке».

Согласно Л.В. Животовскому (1980: 829), показатель, который он сам назвал «*средним числом морф* в популяции», имеет следующее выражение:  $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_n})^2$ , где  $p_1, p_2, \dots$  и  $p_n$  – частота морфы 1, 2 и ...  $n$  в выборке (в сумме они дают 1), а  $n$  – число обнаруженных морф (в нашем случае вариантов аномалий). Если распределение частот морф в выборке равномерное, то  $\mu = n$ . Чтобы не путать данный показатель со средним числом аномалий на особь (см. выше), его лучше называть *индексом Животовского*.

*Доля редких морф* ( $h$ ) вычисляется как  $h = 1 - \mu/n$ .

Если  $\mu$  оценивает степень разнообразия, то  $h$  характеризует его структуру. Статистические ошибки для индекса Животовского и доли редких морф вычисляются по формулам, приведенным в статье (Животовский 1980: 830). В ней также дан критерий ( $u$ ) оценки значимости различий между

популяциями по этим показателям и пример их подсчета. Важно заметить, что в применении к спектру аномалий выборкой следует считать *общее число всех аномалий*, т.е.  $N_a$  (см. выше), а не особей ( $N$ ).

3. *Сочетанность аномалий*. Помимо простого «числа вариантов», Н.С. Неустроева (2012) привела в табл. 1–3 автореферата своей диссертации «долю сочетанных аномалий (%)», к сожалению, не определив этот термин и не указав, как эта доля была подсчитана. В.Л. Вершинин (in litt.) любезно сообщил нам, что это – процент сочетанных аномалий от общего числа аномалий в выборке. У остромордой лягушки эта доля в градиенте урбанизации варьировала от 29.5 (зона IV) до 38.3% (зона II), у травяной – от 0 (IV) до 30.4% (II), а у озерной – от 13.7 (II) до 40.4% (III). Любопытно, что, судя по цифрам, этот параметр не обнаруживает явной корреляции со средним числом аномалий на особь (см. выше).

Поскольку в популяциях могут встречаться особи с более чем одной аномалией и сочетания аномалий у них могут различаться, то возникает вопрос, существует ли какая-либо *сочетанность* этих аномалий или их комбинирование происходит случайным образом? Статистически это можно оценивать с помощью так называемых мер сопряженности. Следует иметь в виду, что статистический анализ совместной встречаемости аномалий и их комбинирования не должен заменять понимание биологической сущности явления.

В этом отношении весьма полезен «метод спектров», развиваемый Е.Е. Коваленко (1996а, 1996б, 2000а: 51), который в табличной форме сопоставляет теоретически максимально возможный, или *потенциальный* спектр и *реальный* спектр, выявляемый в природной или лабораторной выборке путем заполнения ячеек в таблице. Рисунок возникающего спектра позволяет понять характер связи между признаками. Например, мозаичное распределение заполненных ячеек будет указывать на случайное (независимое) комбинирование аномалий. Данные такой таблицы можно анализировать и методами статистики.

4. *Сопоставление спектров разнообразия аномалий* можно производить, исходя из используемых показателей. Уральские герпетологи (Неустроева и Вершинин 2011: 85; Неустроева 2011: 192, 2012: 7) степень перекрытия спектров скелетных аномалий у сеголеток трех видов

лягушек Екатеринбург оценивали с помощью *индекса Мориситы* с последующим выстраиванием дендрограммы дистанционности спектров. По-видимому, они имели в виду *индекс сходства*,  $C_\lambda$  (Morisita 1959b: 75), предложенный для оценки сходства между сообществами, хотя ошибочно дали ссылку на другую статью (Morisita 1959a), где Масааки Морисита предложил *индекс дисперсии* ( $I_\delta$ ), служащий для оценки пространственного распределения особей в популяции. Индекс общности Мориситы ( $C_\lambda$ ) является производным от индекса Симпсона и, в свою очередь, был модифицирован Генри Хорном (Horn 1966: 420). Показано, что индекс Мориситы, включая его модификации, как и некоторые другие индексы, занижает оценки при малых выборках и менее чувствителен при больших перекрытиях (Ricklefs and Lau 1980: 1020; Linton et al. 1981: 289; см. также Garratt and Steinhorst 1976).

Следует заметить, что, помимо указанных, существует большое число других индексов общности (или сходства), которые используются в геоботанике, экологии животных и биогеографии. Так, например, Л.-Э.С. Хэйек (2003, табл. 20) в главе по биоразнообразию амфибий анализирует 46 «самых распространенных индексов» – мер общности (кстати, индекса Мориситы там нет). Полезные сведения об индексах общности, или ассоциации можно найти в книге Ю.А. Песенко (1982, глава IX, табл. 9). Поскольку многие из этих индексов логически и функционально связаны друг с другом, то разумно употреблять наиболее простой из них. Наиболее часто, в том числе и в герпетологии, применяется индекс Чекановского–Сёренсена (Czekanowski–Sørensen), который известен также как индекс Дайса (Dice), индекс Уиттекера (Whittaker), индекс совпадений (Хэйек 2003: 224), а также под другими названиями:  $I_{CS} = 2a / (n_1 + n_2)$ , где  $a$  – число вариантов, общих для обоих сравниваемых списков,  $n_1$  – число вариантов в 1-м списке и  $n_2$  – число вариантов во 2-м списке (при сравнении двух списков).<sup>2</sup> Кстати, он, как и некоторые другие, был известен и М. Мо-

<sup>2</sup> Эту формулу представляют также в более развернутом виде:  $I_{CS} = 2a / (2a + b + c)$ , где  $a$  – число вариантов, *общих* для обоих сравниваемых списков,  $b$  – число вариантов, имеющих *только* в 1-м списке, и  $c$  – число вариантов, имеющих *только* во 2-м списке (при сравнении двух списков).

рисите (Morisita, 1959b: 76), который сопоставлял их со своим индексом на условном примере.

Индекс Чекановского–Сёренсена линейно зависит от различий сравниваемых фаунистических списков (или спектров в нашем случае) по числу видов (вариантов аномалий), а также от относительного числа общих видов (вариантов) в сравниваемых списках; он линейно связан с мерой абсолютного сходства (Песенко 1982: 141). Поэтому этот индекс оценивается как наиболее адекватный при измерении сходства между списками по качественным данным (там же: 142). Следует отметить, что, как и ряд других, индекс Чекановского–Сёренсена имеет диапазон от 0 до 1 и может быть выражен в процентах. Он также зависит от размера выборок (Песенко 1982: 179). При определенных обстоятельствах индекс Чекановского–Сёренсена, модифицированный для количественных данных, соответствует индексу Мориситы, а для качественных данных они идентичны (там же: 183).

Преимущество индекса Чекановского–Сёренсена состоит еще в простоте его подсчета, в отличие от индекса Мориситы, требующего значительно более трудоемких вычислений (Грейг-Смит 1967: 213).

## НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ

При изучении аномалий в природных популяциях амфибий имеется ряд обстоятельств, которые не всегда обсуждаются или учитываются. Однако они могут заметно влиять на интерпретацию получаемых данных. Кратко рассмотрим их.

**1. Объем выборки.** Применение статистики для оценки встречаемости аномальных особей и самих аномалий имеет смысл только для хороших выборок. В противном случае можно сделать сомнительные выводы. Так, в горах близ города Марракеш в Марокко у жабы Буланже (*Bufo boulengeri*) из группы зеленых жаб недавно впервые для вида обнаружили аномалии (сразу 4 варианта). У одной постметаморфной особи была дополнительная правая задняя конечность, а у другой деформация рта с сохранением личиночного типа, эктродактилия (нет пальца на левой задней ноге) и неполная редукция хвоста. Авторы (García-Muñoz et al. 2010: 269) оценили встречаемость аномальных особей (malformation rate) как «необычно высокую (16.6%)» и «указывающую

на нарушения окружающей среды». Однако они нашли всего 2 аномальных особи в выборке из 12 сеголеток! Ясно, что данный вывод является преждевременным. Добавим, что у другого вида жаб в этом же месте (мавританская жаба, *Amietophrynus mauritanicus*, известная ранее как *Bufo mauritanicus*,  $n=18$ ) аномалии обнаружены не были.

Неравный объем выборок может, по-видимому, также влиять на представляемые результаты. Так, у наиболее многочисленной в городе Екатеринбург остромордой лягушки (*Rana arvalis*) во всех выделенных зонах урбанизации частота аномалий («anomalies») среди «juv.» меньше, чем у «ad.»: в контрольной зоне 0.78 против 1.8%, в лесопарке 1.7 против 4.4%, в зоне малоэтажной застройки 2.7 против 9.4% и, наконец, в зоне многоэтажек 4.2 против 14.1% (Vershinin 1995: 95). Количество обследованных «juv.» в этих зонах варьировало от 1004 до 5309 особей, а «ad.» лишь от 57 до 183 особей. Иначе говоря, выборки молодых превышали соответствующие выборки взрослых лягушек в 19–51 раз! По-видимому, именно эти очень значительные различия в количестве изученных особей и обусловили необычное соотношение между встречаемостью аномалий в разных возрастных группах (см. ниже).

Пример возможности различного толкования дает и недавняя статья М.М. Закса (2008). Среди 72 изученных зеленых лягушек города Пенза аномальные особи составили 6.9%, что формально можно считать массовым явлением. Однако эта общая выборка включала 17 особей *Pelophylax lessonae* без аномалий и 55 особей *Pelophylax ridibundus*. Последний вид был отловлен в 4 пунктах, но 5 аномальных лягушек были найдены лишь в трех из них (1 из 15; по 2 из 12 и 16 особей). Таким образом, на уровне конкретных выборок речь идет о единичных случаях. Также не очень понятны данные по встречаемости аномалий (таумелия, эктродактилия, дефекты пигментации) у *Rana arvalis* в городе Сургут (Ибрагимова и Стариков 2011: 102), доля которых в трех пунктах варьировала от 13.5 до 41.7% (колонка «Всего») при объеме выборок от 12 до 37 особей.

Как это ни удивительно, но нередко объем изученного материала для каждой выборки (вида и т.д.) вообще не указывается (например, Tyler 1989: 186, table 21; Камкина 2001: 116) или сообщается лишь суммарное количество обследованных особей всех изученных видов (Файзулин и Чихляев

2006: 179; Неустроева и Вершинин 2011, табл. 3), но при этом не приводятся сведения по конкретным видам или же по отдельным выборкам в пределах вида (Неустроева и Вершинин 2011, табл. 4 и 7, зоны).

На наш взгляд, для репрезентативного анализа желательно иметь как минимум одноразовую выборку из данной популяции (водоема) в объеме *не менее* сотни особей. Если учесть, что большая часть работ связана с обследованием головастика или сеголеток, то для обычного вида изучить такую выборку не должно представлять особой проблемы.

**2. Возрастные группы.** К настоящему времени уже хорошо известно, что имеются возрастные различия по встречаемости аномалий, которые связаны с отрицательным влиянием аномалий на выживаемость. Иначе говоря, доля аномальных особей на личиночной стадии или на стадии сеголеток у бесхвостых амфибий, как правило, заметно больше, чем у взрослых особей (Bishop 1947: 291; Rostand 1959: 8–9; Dubois 1974: 507, 1979: 67; Borkin and Pikulik 1986: 213, tables 2–3; Tyler 1989: 185; Vershinin 1995, table 12; Ouellet et al. 1997: 100; Некрасова и др. 2007: 94), хотя бывают и исключения (Mizgireuev et al. 1984: 176, table 1; Flyaks and Borkin 2004: 238). Более того, многие аномалии не регистрируются у взрослых особей, поскольку их носители не могут пройти метаморфоз. В связи с этим очень важно четко указывать, к какой возрастной группе привязаны те или иные морфологические отклонения, так как было бы некорректно сравнивать встречаемость аномалий в разных популяциях, если в одной из них были взрослые особи, а в другой головастики или сеголетки. Для удобства работы в полевых условиях полезно различать четыре главных стадии (см. также Dubois 1974: 507): головастики с двумя задними конечностями, головастики с четырьмя конечностями (метаморфоз), сеголетки и более старшие особи (после первой зимовки и старше, subad. и ad.).

**3. Классификация аномалий.** Для сравнения данных, полученных разными исследователями, необходимо иметь четкую унифицированную классификацию аномалий, а также по возможности давать в работах их изображения и/или понятное определение. К сожалению, даже для конечностей амфибий, наиболее хорошо изученных, иногда возникает проблема надежной

идентификации аномалий из-за отсутствия их ясных описаний. В герпетологической литературе можно встретить разные обозначения для, по-видимому, одних и тех же нарушений в строении. Например, термины «эктродактилия» (у большинства авторов, например, Meteyer 2000: 3; Eaton et al. 2004: 285) и реже «олигодактилия» (Meyer-Rochow and Asashima 1988: 72) применяются для обозначения нехватки пальцев и поэтому считаются синонимами (Tyler 1989: 166). Однако иногда этим терминам дают довольно разное толкование: «олигодактилия» понимается как нехватка пальцев (Vershinin 2002: 13; Куртяк 2005: 88, 2010: 132; Микитинец и Сурыдна 2008: 172; Некрасова 2008: 56; Неустроева и Вершинин 2011: 86), а «эктродактилия» как «укороченные или неполные (с выпадением части фаланг) пальцы» (Vershinin 2002: 13; В.Л. Вершинин, in litt.) или как «клешня» (Куртяк 2005: 88, 2010: 132; Некрасова 2008: 56).

«Эктромелию» (ectromelia) нередко определяют как отсутствие части конечности или всей конечности или только последнее, хотя для полного отсутствия конечностей имеется термин «амелия», и, на наш взгляд, лучше оба эти термина различать, как это делают другие авторы (Meteyer 2000: 3; Eaton et al. 2004: 285; Некрасова 2008: 56). Австралийский герпетолог Майкл Тайлер (Tyler 1989: 167) «эктромелией» (ectromely) обозначил полное отсутствие конечности (= амелия), а «хемимелией» (hemimely) потерю ее части (ниже бедра). М.М. Закс (2008: 64) под эктромелией имел в виду почему-то уменьшение числа фаланг пальцев, т.е. брахидактилию. О.Д. Некрасова (2008: 56) различает эктромелию и «фокомелию», а также хемимелию и микромелию, относя первые две категории к группе частичной редукции конечности, а две последние – к деформированной конечности с полным составом сегментов. Недавно предложено (Rothschild et al. 2012, Glossary: 3) эктромелию считать синонимом фокомелии, а отсутствие всей конечности (или обеих) или ее нижней части называть «эктомелией» (ectomely), которая включает амелию (amely), хемимелию и меромелию (meromely). Одновременно эти же авторы термином «брахимелия» (brachymely) обозначают укороченную конечность, считая синонимами «микромелию» (micromelia), «акромелию» (acromelia) и «наномелию» (nanomely). Е.В. Спирина (2006: 216, 2009: 229) у озерной

лягушки в Ульяновской области отметила аномалию «очень длинный палец», не дав ее описания. Может быть, это была гиперфалангия?

Примеры несогласованности можно было бы увеличить. В общем совершенно ясно, что необходима унификация терминов. К сожалению, официальные методические рекомендации по мониторингу врожденных пороков развития у человека (Бочков и др. 1996), утвержденные и введенные в действие Государственным комитетом санитарно-эпидемиологического надзора Российской Федерации 1 июня 1996 г., не дают развернутой классификации аномалий, пригодной для амфибий, а некоторые приведенные в них термины не соответствуют принятым среди зоологов. Например, все многообразие аномалий конечностей в этом документе (с. 14) описывается лишь двумя пунктами: редукционные пороки конечностей (№ 12, полное или частичное отсутствие конечностей) и полидактилия (№ 13, увеличение числа пальцев на кисти и/или стопах). Среди редукционных пороков предложено различать «следующие типы»: олигодактилия (отсутствие одного или нескольких пальцев), «эктрадактилия» (порок в виде клешни), фокомелия (отсутствие проксимальных частей конечностей), амелия (полное отсутствие конечностей) «и др.». Именно этим документом пользовался Ф.Ф. Куртаж (2005: 88, 2010: 132).

Имеются различные системы терминов по аномалиям у амфибий (Tyler 1989: 165–168; Meteyer 2000; Некрасова 2008; Rothschild et al. 2012), однако они не во всем согласуются. Для унификации списка аномалий и их правильного истолкования необходима совместная работа полевых зоологов и морфологов.

Еще одна проблема возникает при идентификации аномалий в поле, где особи могут быть подвергнуты лишь беглому наружному обследованию. Это не позволяет отметить внешне не видимые аномалии, которые выявляются в лабораторных условиях путем вскрытия, изготовления скелетов (Коваленко 2000а: 18), с помощью рентгенографии (Dubois 1974, pl. I; Mizgirev et al. 1984: 176; Borokin and Pikulik 1986: 205; Meyer-Rochow and Asashima 1988: 71; Meteyer 2000; Lannoo 2008) или просветления мягких тканей (Gardiner and Hoppe 1999: 208; Коваленко 2000а: 18; Неустроева и Вершинин 2011: 85; Неустроева 2012: 6). Такова, например, аномалия зеркального

смещения внутренних органов (так называемый *situs inversus*), встречающаяся у человеческих близнецов. Она была обнаружена среди европейских тритонов, ранее относимых к роду *Triton* (Mangold 1921: 506), с частотой «4 : 228» (1.8%) у обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* и «13 : 610» (2.1%) у альпийского тритона, *Ichthyosaura alpestris*. С помощью рентгеновского анализа можно различать *бифуркацию* (неполное расщепление) или *дупликацию* (полное удвоение) кости, например, фаланги, что полезно знать в случае полидактилии (Borokin and Pikulik 1986: 211).

Конечности, внешне кажущиеся отсутствующими (амелия), могут быть тесно сложены и скрыты под кожей. При наружном осмотре нельзя также четко распознать такую частую аномалию как «костный треугольник» («*bony triangle*»), когда длинная кость изогнута сама к себе и ее концы сближены, что по форме напоминает треугольник. В одном водоеме в штате Миннесота (США) у почти 80% обследованных сеголеток норковой лягушки (*Rana septentrionalis*) хотя бы одна конечность имела подобную аномалию (Gardiner and Hoppe 1999: 211). Однако при беглом внешнем осмотре она может быть ошибочно принята за «фокомелию» или за «разрастание кости» («*bony excrescens*»). Таким образом, при использовании разных методов на одном и том же материале можно не только получить различающиеся наборы аномалий, но и неправильно их идентифицировать.

Ситуация осложняется еще и тем, что аномалии, которые внешне кажутся одинаковыми, на самом деле таковыми могут не быть, так как их сходство может достигаться разными преобразованиями скелетных элементов. Например, негнувшиеся задние конечности могут быть обусловлены отсутствием таза или его недоразвитием в случае так называемого синдрома АТЗК (см. ниже), а также анкилозом коленного сустава (Коваленко 2000б: 420–421).

Е.Е. Коваленко (2000а: 14) предложила при классификации аномалий выделять их классы и типы. В классы следует объединять аномалии, имеющие общие морфогенетические причины. Например, все аномалии позвоночника бесхвостых амфибий она отнесла к трем классам (с. 91–94): 1) аномалии на основе нарушения сегментации, 2) аномалии на основе нарушения временных или размерных соотношений в развитии частей

зародыша или личинки и 3) отклонения на основе изменения общих темпов развития. *Типы* аномалий объединяют аномалии, сходные по строению, имеющие общий морфотип. Однако, несмотря на морфологическое сходство, они могут вызываться разными морфогенетическими причинами и принадлежать к разным классам, например тип «слияние позвонков». Несмотря на теоретический интерес такой классификации, вряд ли она практична для полевых исследований.

По мнению Е.Е. Коваленко (2000а: 14), также важно находить ряды аберративной изменчивости, т.е. наборы вариантов строения данной структуры, образующие более или менее детальные ряды переходов по отдельно взятым признакам от близких к норме до существенно от нее отличающихся.

**4. Синдромы.** Член Французской академии Жан Ростан (Rostand 1971: 37–38), много сделавший для изучения аномалий у европейских амфибий, обратил внимание на то, что аномалии конечностей могут иметь очень разную степень выраженности. Так, в случае слабой полидактилии на задних конечностях имеется один лишний палец, но в более тяжелой форме их число может достигать до 20, при этом могут быть также затронуты передние конечности, деформированы длинные кости и даже появляться дополнительные конечности. Этот весьма полиморфный синдром Жан Ростан назвал «аномалия P» (*anomalie P*).

Любопытный случай сообщил Ален Дюбуа (Dubois 1974), обнаруживший в 1969 г. у головастика и сеголеток греческой лягушки (*Rana graeca*) на реке Тара в Черногории массовую полидактилию на задних конечностях (см. Табл. 2). При содержании шестипалых сеголеток в Париже у них через несколько месяцев проявилась другая аномалия: клинодактилия 2-го пальца, обусловленная наличием небольшого скелетного элемента между двумя фалангами, что было выявлено с помощью рентгеновских лучей. Поэтому аномалия была также причислена и к гиперфалангии. Приведенный пример поучителен тем, что сначала в поле при внешнем осмотре удалось обнаружить только один вариант аномалий (слабую полидактилию) и лишь затем при более тщательном анализе в лаборатории другую (клинодактилию через гиперфалангию), причем обе аномалии появились у особей не одновременно. Формально в протоколе можно было бы записать две или даже три аномалии, однако сам автор (Dubois

1974: 517) пришел к выводу, что в данном случае полидактилия и клинодактилия представляют собой два аспекта одного и того же синдрома. Такая же сочетанность клинодактилии и слабой полидактилии существует и у серой жабы в долине Уазы во Франции (Dubois 1974: 509). У человека гиперфалангия всегда связана с полидактилией и, очень вероятно, что они – проявления одного и того же тератологического процесса (р. 517).

Интересные случаи синдромов у шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) в условиях лабораторного выращивания изучила Е.Е. Коваленко (2000а: 15). Например, синдром *НПК* (неподвижные передние конечности) объединяет характерные нарушения в строении передних конечностей и/или их пояса. Внешне в минимальном проявлении он выражен в ограниченной подвижности или полной неподвижности передних конечностей, а максимально – в недоразвитии или полном отсутствии конечности и элементов пояса. Другой синдром *АТЗК* охватывает аномалии таза и задних конечностей. Внешне в своем минимальном проявлении этот синдром заметен в ненормальном положении задних конечностей и ограничении их подвижности, а максимально проявляется в сокращении числа рычагов конечности и числа элементов каждого рычага. Любопытно, что аномалии синдрома *АТЗК* встречаются только на фоне аномалий синдрома *НПК*. Таким образом, многие аномалии конечностей и их поясов у шпорцевой лягушки не только относятся к двум синдромам, но и, возможно, представляют разную степень проявления одного синдрома. Синдромные аномалии конечностей в разных сериях выращивания *Xenopus laevis* имели частоту от 8–25% (минимум) до 50% и выше в подавляющем большинстве случаев (Коваленко 2000а: 80–81).

Феномен синдромов ставит перед полевыми зоологами очень серьезную проблему идентификации того, с чем они работают. Зоологи находят аномалии, например, конечностей, тщательно их классифицируют, на основании этого оценивают их встречаемость и разнообразие, делают те или иные выводы. Однако если обнаруженные аномалии – всего лишь разные проявления одного и того же синдрома, то не будут ли эти выводы о разнообразии аномалий ошибочными?! Совершенно ясно, что для решения этой проблемы необходима кропотливая совместная работа морфологов и полевых зоологов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны В.Л. Вершинину (Екатеринбург) за консультации, а Г.А. Ладе (Тамбов) и А.Б. Ручину (Саранск) за замечания по тексту статьи. Японские коллеги Масато Хасуми (Dr. Masato Hasumi, Niigata University) и Тамоцу Кусано (Dr. Tamotsu Kusano, Tokyo Metropolitan University) любезно прислали нам копии двух статей проф. Масааки Мориситы. Работа проводилась при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, а также гранта НШ-6560.2012.4.

## ЛИТЕРАТУРА

- Басарукин А.М. 1984.** О некоторых морфологических аномалиях у амфибий Сахалина и Курильских островов. Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Тезисы докладов II научно-практической конференции. Ноябрь 1984 г. Сахалинский отдел, Географическое общество СССР, Южно-Сахалинск: 62–64.
- Басарукин А.М. 1985.** Дополнение к морфологическим аномалиям дальневосточной лягушки на Сахалине. XIV конференция молодых ученых и специалистов, посвященная 40-летию Победы советского народа в Великой Отечественной войне (тезисы докладов). Институт морской геологии и геофизики ДВНЦ АН СССР, Южно-Сахалинск: 43.
- Басарукин А.М. и Боркин Л.Я. 1984.** Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове Сахалин. В кн.: Н.Б. Ананьева и Л.Я. Боркин (Ред.). Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Ленинград: 12–54 (*Труды Зоологического института АН СССР*, 124).
- Бочков Н.П., Подунова Л.Г., Жученко Н.А., Пономарева О.В., Кириллова Е.А., Катосоп Л.Д. и Некрасова Г.И. 1996.** Методические рекомендации. Мониторинг врожденных пороков развития. Государственный комитет санитарно-эпидемиологического надзора Российской Федерации, [Москва], 22 с.
- Вершинин В.Л. 1989.** Морфологические аномалии амфибий городской черты. *Экология*, 3: 58–66.
- Вершинин В.Л. 2011.** Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий. Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 12–17 октября 2009 г. Казань. Санкт-Петербург: 56–65.
- Войткевич А.А. 1955.** Закономерности в развитии дополнительных конечностей у озерной лягушки в естественных условиях. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 32(2): 41–50.
- Войткевич А.А. 1965.** Массовое образование дополнительных задних конечностей у озерной лягушки. *Журнал общей биологии*, 26(1): 56–62.
- Грейг-Смит П. 1967.** Количественная экология растений. Мир, Москва, 359 с.
- Животовский Л.А. 1980.** Показатель внутривидового разнообразия. *Журнал общей биологии*, 41(6): 828–837.
- Закс М.М. 2008.** О морфологических аномалиях зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *R. lessonae*) г. Пензы. *Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского, естественные науки*, № 10 (14): 63–65.
- Замалетдинов Р.И. 2003.** Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г. Казани). *Современная герпетология*, Саратов, 2: 148–153.
- Ибрагимова Д.В. и Стариков В.П. 2011.** Морфологические особенности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) города Сургут. Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 12–17 октября 2009 г. Казань. Санкт-Петербург: 101–104.
- Камкина И.Н. 2001.** Популяции земноводных в городе Нижний Тагил. Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского 4–7 декабря 2000 г. Пущино-на-Оке. Пущино-Москва: 115–117.
- Коваленко Е.Е. 1996а.** Анализ изменчивости крестца Апуга. Сообщение 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий. *Зоологический журнал*, 75(1): 52–66.
- Коваленко Е.Е. 1996б.** Анализ изменчивости крестца Апуга. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana*. *Зоологический журнал*, 75(2): 222–236.
- Коваленко Е.Е. 2000а.** Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura). Диссертация доктора биологических наук в виде научного доклада. Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 117 с.
- Коваленко Е.Е. 2000б.** Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий. *Журнал общей биологии*, 61(4): 412–427.
- Коваленко Е.Е. 2001.** Методологические проблемы биоиндикации. Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского 4–7 декабря 2000 г. Пущино-на-Оке. Пущино-Москва: 124–126.
- Коваленко Е.Е. и Кружкова Ю. И. 2000.** Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). 1. Феномен массовых аномалий. *Вестник Санкт-Петербургского университета, серия 3, биология*, вып. 1 (№ 3): 3–21.

- Куртяк Ф.Ф. 2005.** Аномалії розвитку кінцівок у одностатевих гібридних популяціях *Rana kl. esculenta* Linne, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) на теренах рівнинного Закарпаття. Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (10–12 жовтня 2005 р., Київ). Зоомузей ННПМ НАН України, Київ: 87–90.
- Куртяк Ф.Ф. 2010.** Аномалії розвитку *Pelophylax klepton esculenta* Linnaeus, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) з теренів Закарпаття. *Науковий вісник Ужгородського університету*, серія біологія, вип. 28: 132–134.
- Литвинчук С.Н. и Боркин Л.Я. 2009.** Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. Европейский Дом, Санкт-Петербург, 590 с., 24 с. цветной вклейки.
- Микитинец Г.И. 2012.** Морфологические вномалии у бесхвостых амфибий степной зоны Украины. Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. 25–28 сентября 2012 г. Минск, Беларусь. Право и экономика, Минск: 197–202.
- Микитинець Г.І. и Сурядна Н.М. 2008.** Аномалії та морфологічна специфіка озерних жаб (*Pelophylax ridibundus*) у межах Запорізької області. *Вісник Запорізького національного університету*, біологічні науки, № 1: 170–174.
- Некрасова О.Д. 2008.** Классификация аномалий бесхвостых амфибий. *Праці Українського герпетологічного товариства*, Київ, 1: 55–58.
- Некрасова О.Д., Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. и Сытник Ю.М. 2007.** Случай массовой полимелии у озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall., 1771) Киева. *Науковий вісник Ужгородського університету*, серія біологія, вип. 21: 92–95.
- Неустроева Н.С. 2011.** Особенности морфогенеза скелета бесхвостых амфибий в градиенте урбанизированной среды. Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского, 12–17 октября 2009 г. Казань. Санкт-Петербург: 191–196.
- Неустроева Н.С. 2012.** Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Казань, 22 с.
- Неустроева Н.С. и Вершинин В.Л. 2011.** Скелетные отклонения бесхвостых амфибий в условиях урбанизации. *Вестник Оренбургского государственного университета*, № 4 (123): 85–90.
- Песенко Ю.А. 1982.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Наука, Москва, 287 с.
- Полежаев Л.В. 1944.** Явление природной безногости у бесхвостых амфибий и его значение для механики развития. *Доклады Академии наук СССР*, новая серия, 42(9): 418–422.
- Пястолова О.А. и Вершинин В.Л. 1989.** Практика экологического мониторинга на основе индикационных показателей амфибий. Вопросы герпетологии. Седьмая Всесоюзная герпетологическая конференция Авторефераты докладов. Киев, 26–29 сентября 1989 г. Наукова думка, Киев : 205–206.
- Спирина Е.В. 2006.** Морфологические аномалии у бесхвостых амфибий. Тезисы докладов XIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006» 12–15 апреля 2006 г. Секция биология. МАКС-Пресс, Москва: 215–216.
- Спирина Е.В. 2009.** Морфологические аномалии *Rana ridibunda* Pall. как индикаторы качества окружающей среды. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*, № 1(21): 228–230.
- Файзулин А.И. 2011.** О морфологических аномалиях бесхвостых земноводных (Ануга, Amphibia) Волжского бассейна. *Праці Українського герпетологічного товариства*, Київ, 3: 201–207.
- Файзулин А.И. и Чихляев И.В. 2006.** Морфологические аномалии бесхвостых амфибий (Ануга, Amphibia) Среднего Поволжья. *Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии*, Тольятти, 9: 178–182.
- Хэйек Л.-Э.С. 2003.** Анализ данных по биоразнообразию земноводных. В кн.: В.Р. Хейер, М.А. Доннелли, Р.В. МакДайермид, Л.-Э.С. Хэйек и М.С. Фостер (Ред.). Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. КМК, Москва: 221–283.
- Bishop D.W. 1947.** Polydactyly in the tiger salamander. *The Journal of Heredity*, 38(10): 290–293.
- Blaustein A.R. and Johnson P.T.J. 2003.** The complexity of deformed amphibians. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(2): 87–94.
- Borkin L.J. and Pikulik M.M. 1986.** The occurrence of polymely and polydactyly in natural populations of anurans of the USSR. *Amphibia-Reptilia*, 7(3): 205–216.
- Burkhart J.G., Ankley G., Bell H., Carpenter H., Fort D., Gardiner D., Gardner H., Hale R., Helgen G.C., Jepson P., Johnson D., Lannoo M., Lee D., Lary J., Levey R., Magner J., Meteyer C., Shelby M.D. and Lucier G. 2000.** Strategies for assessing the implications of malformed frogs for environmental health. *Environmental Health Perspectives*, 108(1): 83–90.
- Converse K.A., Mattsson J. and Eaton-Poole L. 2000.** Field surveys of Mid-western and Northeastern Fish and Wildlife Service lands for the presence of abnormal frogs and toads. *Journal of the Iowa Academy of Science*, 107(3): 160–167.
- D'Amen M., Salvi D., Vignoli L., Bombi P. and Bologna M.A. 2006a.** Malformation occurrence in two *Triturus* species (*T. carnifex* and *T. vulgaris*) from three

- localities in Central Italy: description and possible causes. Riassunti del 6° Congresso Nazionale della Società Herpetologica Italica (Roma, 27 settembre – 1 ottobre 2006). Stilgrafica, Roma: 58–59.
- Dubois A. 1974.** Polydactylie massive, associée à la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo*. (Amphibiens, Anoures). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **99**(3): 505–521.
- Dubois A. 1979.** Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana esculenta* complex (Amphibia, Anura). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, **55**(1): 59 – 87.
- Eaton B.R., Eaves S., Stevens C., Puchniak A. and Paszkowski A.C. 2004.** Deformity levels in wild populations of the Wood Frog *Rana sylvatica* in three ecoregions of western Canada. *Journal of Herpetology*, **38**(2): 283–287.
- Flax N.L. and Borkin L.J. 1997.** High incidence of abnormalities in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine). In: W. Böhme, W. Bischoff and T. Ziegler (Eds.). *Herpetologia Bonnensis*. Bonn: 119–123.
- Flyaks N.L. and Borkin L.J. 2004.** Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine. *Applied Herpetology*, **1**: 229–264.
- Garcia-Muñoz E., Jorge F., Rato C. & Carretero M.A. 2010.** Four types of malformations in a population of *Bufo boulengeri* (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Jbilet Mountains (Marrakech, Morocco). *Herpetological Notes*, **3**: 267–270.
- Gardiner D.M. and Hoppe D.M. 1999.** Environmentally induced limb malformations in mink frogs (*Rana septentrionalis*). *Journal of Experimental Zoology*, **284**: 207–216.
- Gardiner D.M., Ndayibagira A., Grün F. & Blumberg B. 2003.** Deformed frogs and environmental retinoids. *Pure and Applied Chemistry*, **75**(11–12): 2263–2273.
- Garratt M.W. and Steinhorst R.K. 1976.** Testing for significance of Morisita's, Horn's and related measures of overlap. *American Midland Naturalist*, **96**(1): 245–251.
- Griffiths R.A. 1981.** Physical abnormalities and accessory limb growth in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *British Journal of Herpetology*, **6**(5): 180–182.
- Horn H.S. 1966.** Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, **100**(914): 419–424.
- Johnson P.T.J., Lunde K.B., Zelter D.A., and Werner J.K. 2003.** Limb deformities as an emerging parasitic disease in amphibians: evidence from museum specimens and resurvey data. *Conservation Biology*, **17**(6): 1724–1737.
- Lada G.A. 1999.** Polydactyly in anurans in the Tambov Region (Russia). *Russian Journal of Herpetology*, **6**(2): 104–106.
- Lannoo M. 2008.** Malformed Frogs. The Collapse of Aquatic Ecosystems. University of California Press, Berkeley – Los Angeles – London, 270 p.
- Linton L.R., Davies R.W. and Wrona F.J. 1981.** Resource utilization indices: an assessment. *Journal of Animal Ecology*, **50**(1): 283–292.
- Machado C., Kwet A. and Schlüter A. 2010.** Polydactyly and polymely in two populations of *Rana temporaria* and *Pelophylax esculentus* (Anura, Ranidae) in southern Germany. *Salamandra*, **46**(4): 239–242.
- Mangold O. 1921.** Situs inversus bei *Triton*. *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, **48**(4): 505–516.
- Meteyer C.U. 2000.** Field guide to malformations of frogs and toads with radiographic interpretations. *Biological Science Report USGS/BRD/BSR–2000–2005*: [1–2]+1–16+1–2 (U.S. Geological Survey).
- Meyer-Rochow V.B. and Asashima M. 1988.** Naturally occurring morphological abnormalities in wild populations of the Japanese newt *Cynops pyrrhogaster* (Salamandridae; Urodela; Amphibia). *Zoologischer Anzeiger*, **221**(1/2): 70–80.
- Mizgireuv I.V., Flax N.L., Borkin L.J. and Khudoley V.V. 1984.** Dysplastic lesions and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions. *Neoplasma*, **31**(2): 175–181.
- Morisita M. 1959a.** Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University*, Fukuoka, series E (biology), **2**(4): 215–235.
- Morisita M. 1959b.** Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University*, Fukuoka, series E (biology), **3**(1): 65–80.
- Ouellet M., Bonin J., Rodrigue J., DesGranges J.-L. and Lair S. 1997.** Hindlimb deformities (ectromelia, ectrodactyly) in free-living anurans from agricultural habitats. *Journal of Wildlife Diseases*, **33**: 94–105.
- Peltzer P.M., Lajmanovich R.C., Sanchez L.C., Attademo A.M., Junges C.M., Bionda C.L., Martino A.L. and Bassó A. 2011.** Morphological abnormalities in amphibian populations from the mid-eastern region of Argentina. *Herpetological Conservation and Biology*, **6**(3): 432–442.
- Piha H., Pekkonen M. and Merilä J. 2006.** Morphological abnormalities in amphibians in agricultural habitats: a case study of the Common frog *Rana temporaria*. *Copeia*, **4**: 810–817.
- Puky M. and Fodor A. 2002.** Occurrence of amphibian deformities along the Hungarian section of the River Danube, Tisza and Ipoly. *International Association for Danube Research*, Tulcea, **34**: 845–852.
- Ricklefs R.E. and Lau M. 1980.** Bias and dispersion of overlap indices: results of some Monte Carlo simulations. *Ecology*, **61**(5): 1019–1024.

- Rostand J. 1951.** Sur la polydactylie des Batraciens anoures. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, **85**(2): 113–136.
- Rostand J. 1959.** L'anomalie P chez la grenouille verte (*Rana esculenta* L.). *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, **93**(1): 7–15.
- Rostand J. 1971.** Les étangs à Monstres. Histoire d'une recherche (1947–1970). Éditions Stock, Paris, 89 p.
- Rothschild B.M., Schultze H.-P. and Pellegrini R. 2012.** Herpetological Osteopathology. Annotated Bibliography of Amphibians and Reptiles. Springer, New York–Dordrecht–Heidelberg–London, XII+450 p.
- Tyler M.J. 1989.** Australian frogs. Viking O'Neil, Victoria, 220 p.
- Vershinin V.L. 1995.** Types of morphological anomalies of amphibians in urban regions. In: S.L. Kuzmin, C.K. Dodd and M.M. Pikulik (Eds.). Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines. Pensoft, Moscow: 91–98.
- Vershinin V.L. 2002.** Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*, Sofia–Moscow, **7**: 1–161.

Представлена 6 сентября 2012; принята 19 ноября 2012.