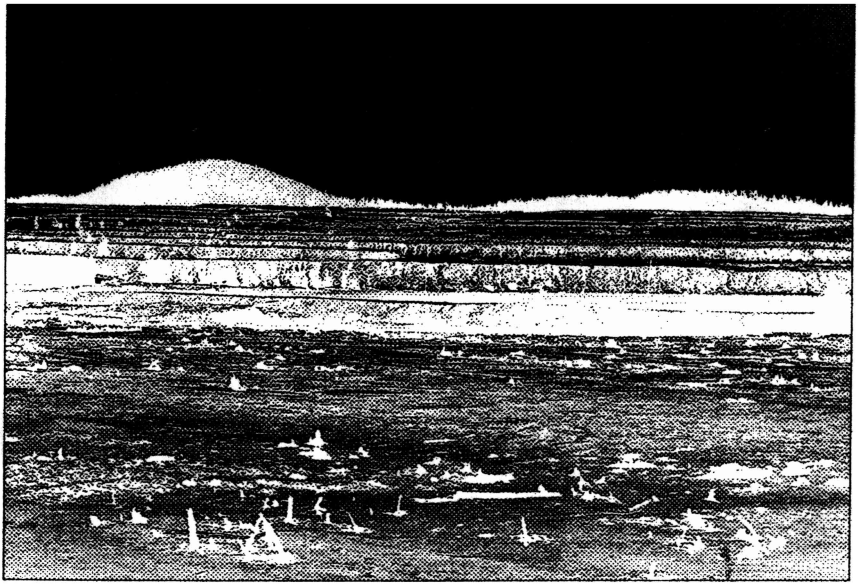
В.Л. Вершинин, С.Д. Середюк,
Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев, Е.А. Силс

ПУТИ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА НАЗЕМНОЙ ФАУНЫ К УСЛОВИЯМ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В.Л. Вершинин, С.Д. Середюк,
Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев, Е.А. Силс

ПУТИ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА НАЗЕМНОЙ ФАУНЫ К УСЛОВИЯМ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ

Екатеринбург
2006

УДК 591.52+504.74.05+574.24
ББК 28.68
В 37

Ответственный редактор д.б.н., профессор
Л.М. Сюзюмова
Рецензент д.б.н., профессор
Л.Н. Добринский

Вершинин В.Л., Середюк С.Д., Черноусова Н.Ф., Толкачев О.В., Силс Е.А.

В 37 Пути адаптациогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов. Екатеринбург: УрО РАН, Банк культурной информации, 2006.

ISBN 5-7691-1734-6
5-7851-0587-X

Представлена сводка оригинальных и литературных материалов по популяционной экологии животных антропогенных и относительно слабо модифицированных ландшафтов. Приведены сведения об основных закономерностях преобразования популяций и видовых комплексов широкораспространенных групп наземных животных (элатерид, амфибий, мелких млекопитающих) в условиях различных типов антропогенной трансформации ландшафтов Урала. Рассматриваются адаптивные реакции, возникающие на разных структурных уровнях организации биоты. Приведенная информация, помимо ее общебиологического значения, может быть использована в методологии и практике экологического мониторинга.

Книга предназначена для специалистов-биологов, студентов биологических специальностей, преподавателей биологических дисциплин, читателей, интересующихся современными проблемами, связанными с охраной и рациональным использованием природных ресурсов. Табл. 24. Илл. 36. Библ. 417.

УДК 591.52+504.74.05+574.24
ББК 28.68

ISBN 5-7691-1734-6,
5-7851-0587-X

В $\frac{\text{ПРП-2006-41(06)-219}}{\text{8П6(03)1998}}$ ПВ-2006

© Коллектив авторов, 2006.

ВВЕДЕНИЕ

Прогрессивное развитие человечества невозможно остановить или повернуть вспять, так же как необратимы эволюционные процессы. В определенном смысле антропогенные ландшафты представляют собой модельные территории, где специалистам-биологам предоставляется шанс попытаться решить ряд вопросов глобальной экологии, экологии человека и современных проблем эволюции. Следует заметить, что современные проблемы экологии не сводятся к сумме химических анализов образцов почвы, воды и воздуха, оценке биоаккумуляции и дозы-эффекта. Это лишь та часть информации, которая предшествует и сопутствует анализу собственно биологических явлений. Многообразие жизни и ее реакций – прекрасная иллюстрация к последнему утверждению.

В течение уже достаточно продолжительного времени хозяйственная деятельность человека носит глобальный характер, и ее результаты легко обнаруживаются во всех трех средах. По объемам она сопоставима с геологическими процессами, что не может не сказываться на состоянии биоты и путях ее эволюции. Человечество – уникальный интегрирующий естественный компонент экосистем, а его повсеместное присутствие сделало экосистемы Земли наиболее открытыми с точки зрения обмена веществом и энергией (Jacobs, 1975). Только сейчас, благодаря хозяйственно-производственной деятельности человека, в глобальный круговорот (по словам В.И. Вернадского) вовлекаются «...осколки былых биосфер» – запасы угля, нефти, газа и т. п.

Новые омоложенные биогеоценозы, не обладающие внутренней согласованностью, характерной для древних сообществ, отличаются меньшей степенью замкнутости; число доминирующих видов в таких биогеоценозах резко сокращается, стабильность сообщества поддерживается биологической пластичностью и популяционной внутривидовой разнородностью нескольких видов убиквистов (Шварц, 1976а). Ареной быстрых эволюционных изменений в первую очередь становятся популяции на

наиболее измененных и загрязненных человеком территориях (Захаров, Сергиевский, 1984; Bengtsson, Rundgren, 1988). Наблюдаемые нами трансформации биогеоценозов в изменяемой человеком среде и примеры быстрой эволюции (в частности, возникновение ядостойких популяций) показывают, что происходящие процессы представляют собой естественную реакцию сообществ на изменения среды (Шварц, 1976а).

Новые сообщества наиболее соответствуют созданной среде и являются естественным полигоном для изучения быстрой микроэволюции популяций, нормы реакции, диапазона изменчивости, толерантности и адаптивных возможностей. В условиях пространственной изоляции, низкой численности, измененной химии среды и других ее параметров многие закономерности популяционной динамики и микроэволюционных преобразований приобретают более выраженный, рельефный характер.

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н., с.н.с. А.Ю. Терешину за исследование нервно-мышечной проводимости и возбудимости, а также натриевой проницаемости кожи земноводных, д.б.н., проф. Ф.А. Бляхману и к.б.н, с.н.с. Т.Ф. Шкляр – за изучение контрактильных свойств миокарда амфибий, н.с., к.б.н. Э.З. Гатиятуллиной – за участие в исследовании диаметра яйца остромордой лягушки, к.б.н. А.В. Леденцову – за определение возраста амфибий, к.б.н. А.Р. Карагезяну – за активную помощь в сборе данных по почвенной мезофауне.

Глава 1

ЛАНДШАФТНАЯ ТИПИЗАЦИЯ ИЗУЧАЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В местах, вовлекаемых в сферу деятельности человека, складываются антропогенные ландшафтные системы со специфическими физико-географическими условиями. Такие системы занимают все большую долю в спектре ландшафтов планеты. Следует заметить, что человек далеко не единственный вид, преобразующий среду в результате своей жизнедеятельности. Вся биота, адаптируясь к условиям среды, преобразует и саму среду (Вернадский, 1978).

Таким образом, экосистемы антропогенных ландшафтов – один из самых интересных объектов, позволяющий за относительно небольшой период времени получить богатейший разносторонний материал, характеризующий пределы устойчивости, пути и варианты адаптивной стратегии популяций различных видов организмов.

Местообитания антропогенно преобразованных территорий различаются по возрасту, происхождению, степени антропогенного воздействия. К антропогенным ландшафтным системам относятся как заново созданные человеком ландшафты, так и те природные комплексы, в которых коренным изменениям под влиянием человека подвергся каждый из компонентов, в том числе растительность и животный мир (Мильков, 1978).

История развития промышленности на Урале насчитывает уже около 300 лет. Большинство крупных уральских городов создавались как заводы, поэтому проблема промышленного загрязнения здесь возникла одновременно с человеческими поселениями. В течение всего этого времени параллельно с модернизацией и укрупнением промышленных предприятий шел рост городов и их населения.

Вне зависимости от наличия промышленных объектов Уральский регион исходно отличается сложной геохимической картиной, свойственной многим горным территориям. Кроме

того, для промышленных районов Урала характерно значительное комплексное загрязнение окружающей среды (воды, почвы, атмосферы), существующее длительное время и на обширных территориях. В результате на Урале сложился уникальный комплекс городских агломераций с высокой концентрацией крупного промышленного производства, в течение длительного времени оказывающий значительное воздействие на окружающую среду, изменение которой в свою очередь не могло не привести к возникновению новых видовых сообществ и качественно специфических популяций животных.

Поскольку целью наших исследований было изучение разнообразия адаптивных реакций нативной биоты на антропогенные преобразования, в анализ были включены популяции и видовые сообщества несинантропных видов животных с природным типом питания. В связи с этим эколого-популяционные исследования выбранных групп животных выполнены на территориях с выраженным градиентом антропогенных преобразований естественных сообществ.

Несколько слов о причинах выбора для работы данных объектов исследований.

Жуки-щелкуны (сем. Elateridae) – одно из многочисленных семейств жесткокрылых, насчитывающее более 12 000 видов (Tarnawski, 2000). Их личинки в большом количестве заселяют различные типы почв, подстилку и гнилую древесину. Многие из них являются значимыми вредителями сельскохозяйственных культур. В то же время ряд видов по трофической специализации относится к хищникам. Уничтожая яйца, личинок и куколок вредных почвообитающих насекомых, они существенно влияют на численность беспозвоночных, населяющих эти субстраты. Как массовый компонент почвенной энтомофауны проволочники играют большую роль в почвообразовательных процессах (Гиляров, 1960; Долин, 1978; Гурьева, 1989). Кроме того, они служат хорошим объектом, характеризующим изменения окружающей среды в техногенных ландшафтах, так как имеют значительное видовое разнообразие, высокую численность, низкую миграционную активность, тесную связь с почвой, высокую чувствительность и достаточно быструю реакцию на изменение средовых параметров (Гиляров, 1976; Криволуцкий, 1978; Бессолицына, 1990; Комплексная экологическая..., 1992).

Уникальность земноводных состоит в том, что это первые наземные позвоночные, сохранившие зависимость от вод-

ной среды и несущие множество переходных черт. В связи с амфибиотическим образом жизни данная группа животных выступает связующим звеном между трофическими цепями пресноводных водоемов и экосистем суши, являясь в разные фазы жизненного цикла консументами I, II, а иногда и III порядков (Гаранин, 1977, 1981). Популяции земноводных – наиболее просто организованных наземных позвоночных – удачный модельный объект для выполнения различных исследований: их численность и биомасса в местах обитания достаточно велики, что облегчает сбор необходимого материала. В течение всей жизни амфибии привязаны к сравнительно небольшой по площади территории в отличие, например, от птиц. Относительно большая продолжительность жизни земноводных позволяет наблюдать результат длительного воздействия различных факторов на организм. Благодаря перечисленным биологическим особенностям, а также в силу своей биоценотической роли, они – один из наиболее удобных объектов среди наземных позвоночных для оценки антропогенных изменений среды. Высокая толерантность земноводных дает им возможность существовать там, где другие позвоночные отсутствуют. При этом среди позвоночных животных они, пожалуй, обладают наибольшей чувствительностью к загрязнениям, так как все этапы развития протекают во внешней среде нерестовых водоемов.

Мелкие млекопитающие, в частности мышевидные грызуны, и мелкие насекомоядные, являясь важным компонентом естественных экосистем и агроценозов, широко используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях: с одной стороны, они выполняют важную роль трансформации вещества и энергии в экосистемах (Hayward, Phillipson, 1979), оказывая незамедлительное влияние на вышестоящие звенья трофических цепей, с другой – эти группы обладают определенной толерантностью к антропогенным трансформациям среды, имеют сравнительно широкое географическое распространение, населяют широкий спектр биотопов, многочисленны и доступны для отлова, а также в силу быстрой смены поколений легко адаптируются к меняющимся условиям среды.

Исследование фауны мелких млекопитающих в зеленых массивах города в сравнении с окружающей природной средой представляет интерес по нескольким причинам. Во-первых, важно знать основные закономерности последствий воздействия крупных городов на природные сообщества, способствующие уско-

рению эволюционных процессов в антропогенных экосистемах (Захаров, Сергиевский, 1984). Кроме того, изучение мелких млекопитающих в городской среде представляет и практический интерес: по результатам изменения видового и демографического состава сообществ мы можем судить о степени нарушенности среды. Популяции, обитающие в урбанизированных ландшафтах, в результате процесса «синурбизации» по многим параметрам отличаются от популяций, населяющих естественные экосистемы (Andrzejewski et al., 1978). Среди млекопитающих, вовлеченных в процесс синурбизации, особого внимания заслуживают несинантропные виды. Пока еще мало известно о процессах их адаптации к жизни в урбанизированных условиях, способности давать резкие вспышки численности в условиях города и этим способствовать росту эпидемиологической опасности.

Сообщества жуков-щелкунов исследовали в районах действия медеплавильных комбинатов, расположенных в разных эколого-географических подзонах таежной зоны: в подзоне средней тайги – Красноуральский медеплавильный комбинат и в подзоне южной тайги – Карабашский медеплавильный комбинат. Различия в обеспеченности исследуемых территорий теплом и влагой наряду с геоморфологическими особенностями определяют специфику климатических и эдафических характеристик этих двух таежных подзон (Фирсова, 1977). Среднетаежная подзона характеризуется большим количеством осадков, более высокими значениями гидротермического коэффициента и низкой суммарной температурой в сравнении с южно-таежной территорией.

В зависимости от уровня антропогенного воздействия в пределах исследуемых территорий выделили три зоны, к которым приурочены места обитания элатерид (рис. 1). В основе типизации лежит классическое деление трансформированных территорий на импактную, буферную и фоновую зоны (Макунина, 1978; Черненькова, 1986; Черненькова и др., 1989; Махнев и др., 1990; Комплексная экологическая..., 1992; Власенко и др., 1995). Во вторичных березняках упомянутых выше подзон были выбраны участки с учетом распределения поллютантов в зоне действия источников эмиссии и степени трансформации фитоценоза.

В подзоне средней тайги в импактной зоне (на расстоянии 2,5 км от источника эмиссии) материал собран на площадке $И_c$, которая представляет собой вторичный разреженный мертвопокровный березняк (20–30 лет) со следами эрозии, местами полным отсутствием гумусового горизонта. Фрагментарно развит

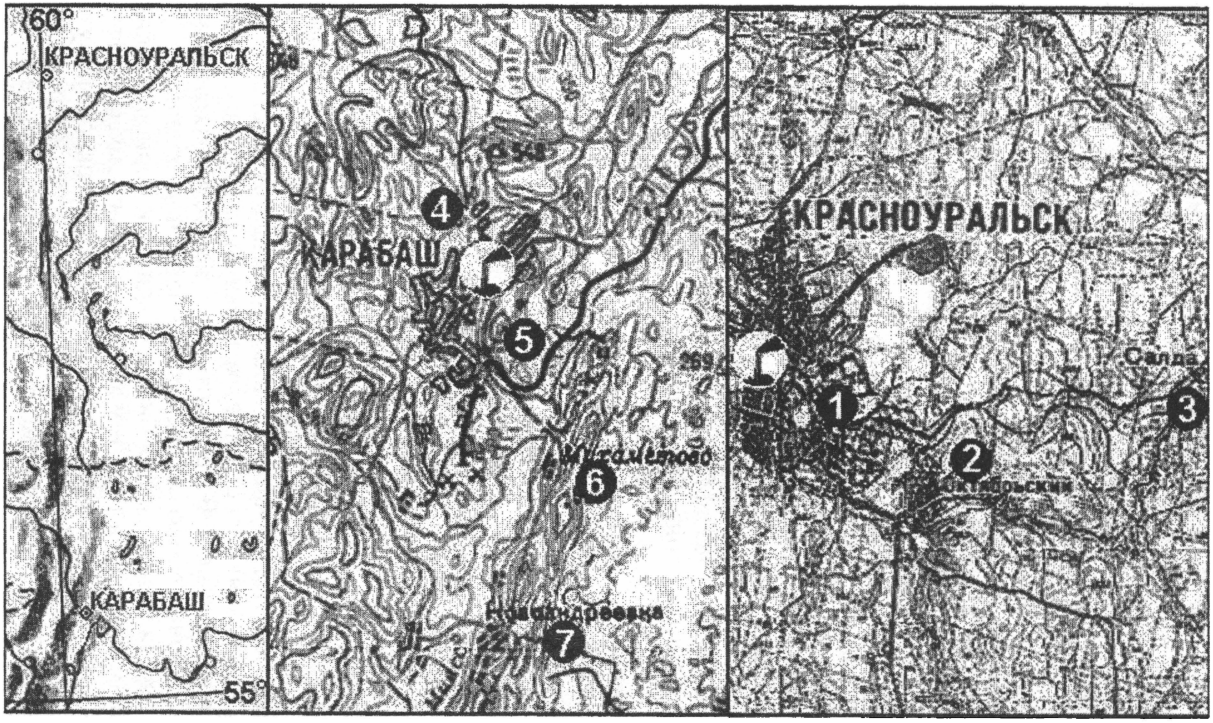


Рис. 1. Схема расположения исследуемых территорий.

1–3 – средняя тайга: 1 – импактная зона $И_{сз}$, 2 – буферная зона $Б_{сз}$, 3 – фоновая зона $Ф_{сз}$, 4 – 5 – южная тайга: 4 – импактная зона $И_{ю1}$ (на северо-запад), 5 – импактная зона $И_{ю2}$ (на юго-восток), 6 – буферная зона $Б_{ю}$, 7 – фоновая зона $Ф_{ю}$

моховой покров. Изредка встречаются вейник, кустарнички брусники. Площадка $Б_с$ (на расстоянии 7,5 км) заложена в буферной зоне. Это вторичный разнотравно-злаковый березняк с подростом осины и рябины. Травяной покров разрежен. Характерно отсутствие явно доминирующих видов, определяющих структуру сообщества. Встречаются хвойные породы, усложняется структура фитоценоза. Площадка $Ф_с$ (на расстоянии 14 км) – фоновая зона: разнотравно-злаковый березняк с полноценно развитой ярусной и парцеллярной структурой, в максимальной степени выражен видовой состав (Махнев и др., 1990).

В подзоне южной тайги материал собран в импактной зоне на площадках $И_{ю1}$ (2,5 км на северо-запад от источника эмиссии, надветренный участок) и $И_{ю2}$ (2,5 км на юго-восток, подветренный участок). Для них характерно развитие мертвопокровного вторичного березняка. Травянистый покров практически отсутствует. Единственный сохранившийся ярус – древесный – представлен *Betula pendula* и *B. pubescens* (Черненькова, 1986; Черненькова и др., 1989). Меньше полнота и сомкнутость древостоя, разреженные кроны берез находятся в 2–3 м от поверхности, кривоствольные, с большим количеством сухих листьев и сильным некрозом листвы. Подрост отсутствует, всюду видны следы плоскостной эрозии, на некоторых участках почти полностью отсутствуют подстилка и гумусовый горизонт, лишь изредка встречаются вейник и папоротник-орляк, поверхность склона покрыта лесным опадом. В этой зоне восстановлению выпавших элементов биоты препятствует в основном большая сухость местообитания (Макунина, 1978). Почва горно-лесная, темно-серая, тяжелосуглинистая. Поверхностные горизонты почвы сильно иссушены (Черненькова и др., 1989). Отличительная особенность площадки $И_{ю1}$ – супесчаная почва. Поверхность земли щебнистая, а местами и каменистая, моховой покров по сравнению с площадкой $И_{ю2}$ более развит.

Площадка $Б_ю$ – буферная зона, 7,5 км на юго-восток. Расположена в березняке со сплошным травяным покровом с подростом осины и рябины. Встречаются редкие кусты ракитника и шиповника. Почва темно-серая лесная, слабооподзоленная.

Техногенная интоксикация биоты сводится к периодическим воздействиям благодаря горному хребту, находящемуся восточнее комбината и являющемуся существенной преградой на пути техногенного потока (Макунина, 1978). Но даже такой прерывистый характер воздействия комбината на фитоценозы, не изме-

няя их вертикальной структуры, сказывается на угнетенном состоянии отдельных элементов биоты, вплоть до их выпадения (Макунина, 1978; Черненькова, 1986; Степанов, 1991). В подросте преобладает береза, сосна встречается редко. Наземный покров разрежен.

Площадка $Ф_ю$ – фоновая зона, 14,5 км на юго-восток. Представляет собой внешне неизмененный техногенезом березняк разнотравный. Для этого участка характерны максимальные значения измеряемых параметров (состав древесного яруса, диаметр и высота всех деревьев на площади, их возраст, запас древесины, масса листвы, проективное покрытие напочвенного покрова, высота его подъярусов, надземная фитомасса), высокое видовое разнообразие и полноценно развитая вертикальная (ярусная) и горизонтальная (парцеллярная) структуры, хотя все показатели понижены в сравнении с контрольными (Черненькова, 1986; Черненькова и др., 1989; Степанов, 1991).

По мере приближения к комбинатам значительно снижается видовое разнообразие фитоценозов, изменяется освещенность в результате изреживания крон и отпада в древесном ярусе, уменьшается влажность и нарушается режим минерального питания из-за смены механического состава, уплотнения почвы и ухудшения условий аэрации.

Для исследования популяций амфибий, населяющих урбанизированные территории, на основании литературных данных (Мильков, 1978; Гниненко, 1975) и оригинальных материалов была разработана соответствующая типизация городских ландшафтов (Вершинин, 1980а). В зависимости от уровня антропогенного воздействия в пределах крупного промышленного города были выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. В основу разделения на зоны положена степень интенсивности жилой застройки (этажность, плотность и другие особенности застройки, освоенность территории человеком, наличие бытового и промышленного загрязнения). Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется главным образом не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории.

I зона. Центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В данной зоне амфибии отсутствуют.

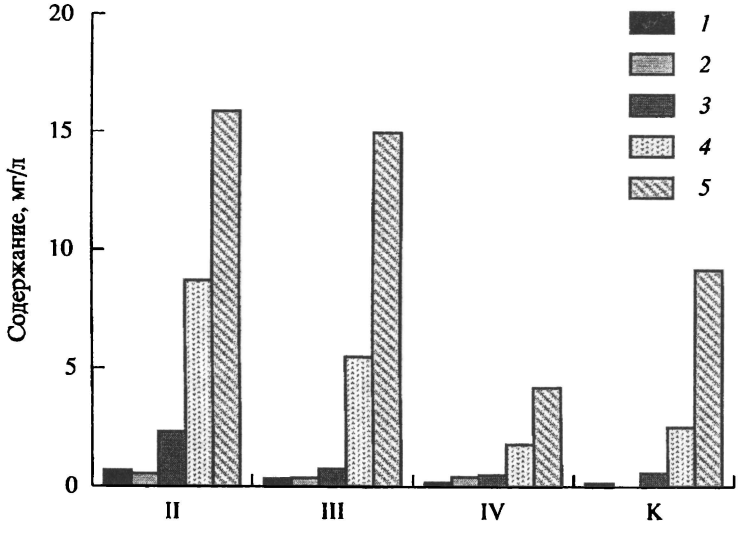


Рис. 2. Основные гидрохимические показатели водоемов.
1 – минерализация, г/л, 2 – детергенты, 3 – нефтепродукты, 4 – БПК-5, 5 – общая органика; II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарк, K – загородный участок

II зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности.

III зона. Малоэтажная застройка, главным образом районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам.

IV зона. Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контроля были выбраны относительно слабо преобразованные территории за пределами городской агломерации.

Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований в ходе работы была подтверждена детальными многолетними результатами гидрохимических анализов основных нерестовых водоемов (рис. 2).

Изучение влияния урбанизации на популяции мелких несинантропных млекопитающих выполнено на территории ряда лесопарков г. Екатеринбурга: ЦПКиО, Парк лесоводов России, Уктусский, Юго-Западный, Шувакишский и Калиновский, а так-

же на участке Ботанического сада УрО РАН (дендрарий) и в природной популяции, находящейся в 50 км от городской агломерации.

Геоботаническое обследование показало, что состояние напочвенного покрова лесопарков г. Екатеринбурга во многом определяется степенью рекреационной нагрузки. Тропиночная сеть на разных участках занимает от 5 до 25 % площади. Отмечаются разрушение подстилки и уплотнение почвы. В лесопарках под пологом леса идет задернение почвы, составляющее местами 30–70 % от площади. Все это значительно ухудшает лесовозобновительные процессы в лесопарках, где сосновый подрост, как правило, нежизнеспособен, отсутствует или замещается березовым. В окраинных лесопарках города подлесок в сравнении с лесными территориями разнообразнее по видовому составу благодаря интродукции ряда видов кустарников, но более изрежен. Травяно-кустарничковый ярус, напротив, оказался беден в лесопарках – 22–30 видов. В дендрарии – защищенном от рекреации и охраняемом участке леса – подрост сосново-еловый, редкий, но жизнеспособный, травяно-кустарничковый ярус представлен 37 видами, проективное покрытие около 50 %, подстилка не нарушена. По состоянию подлеска и травянистого яруса дендрарий занимает промежуточное положение между лесопарковыми и лесными территориями. В лесу сосновый подрост густой или средней густоты, жизнеспособный, с небольшой примесью березы. Травяно-кустарничковый ярус отличается наибольшей видовой насыщенностью (42 вида) при проективном покрытии 48–80 %; проективное покрытие мохового покрова составляет 15–20 %. Подстилка не нарушена. Рекреационная нагрузка незначительная. Для мелких млекопитающих, населяющих лесопарковую зону и другие урбанизированные территории, значимым оказывается состояние нижних ярусов растительных сообществ.

Топографически единую группу представляют Парк лесоводов России и ЦПКиО, расположенные на юго-восток от городской агломерации. Исторически возникнув из одного лесного массива, они были разделены сначала железной дорогой, а затем скоростной автострадой с интенсивным движением. Для ЦПКиО характерно наибольшее рекреационное воздействие. Уктусский лесопарк (Южный) примыкает к городскому массиву с южной стороны и представляет собой трансформированный рекреационной нагрузкой сосняк, расположенный на небольшом горном хребте, сложенном дунитами.

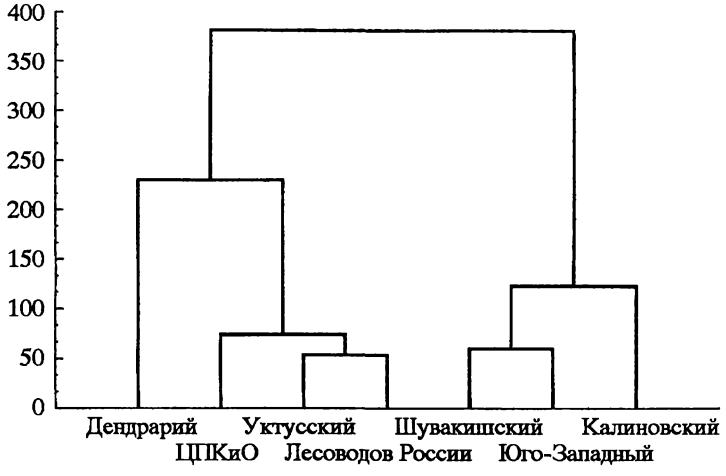


Рис. 3. Дендрограмма сходства состояния лесопарков города по уровню антропогенной модификации

Юго-Западный лесопарк и дендрарий топографически близки, но первый – это оборудованный прогулочными дорожками участок лесопарка, в то время как дендрарий представляет собой деградированный, в прошлом весьма ограниченный по площади фрагмент сосняка со вторично возобновленным (после ограничения доступа) подростом.

Калиновский (Северо-Восточный) и Шувакишский (Северный) лесопарки, прилегающие к городу с северо-востока и северо-запада, сформированы одинаковым типом леса, хотя и различаются между собой рельефом и биотопически. Для них характерен сходный уровень рекреационной нагрузки.

Кластерный анализ комплекса показателей, включающих высоту травостоя, концентрации минеральных и органических веществ, позволил прийти к заключению, что обследованные лесопарки распадаются на два основных кластера – сильно- и слаботрансформированные территории (рис. 3). К более трансформированным относятся ЦПКиО, Парк лесоводов России, Уктусский и Дендрарий, тогда как Юго-Западный, Шувакишский и Калиновский лесопарки по комплесу упомянутых выше признаков можно отнести к слаботрансформированным (рабочие территории приведены в соответствии с убыванием степени антропогенной модификации).

Глава 2

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СПЕЦИФИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ НА АНТРОПОГЕННО ПРЕОБРАЗОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Уровень развития производства и человеческой деятельности достиг глобальных масштабов. Еще В.И. Вернадский (1977) писал, что «...впервые в истории человечества мы находимся в условиях единого исторического процесса, охватившего всю биосферу планеты». Биосфера стала глобальным переносчиком последствий этого процесса. Самые удаленные биоценозы испытывают воздействие антропогенного пресса из-за фонового загрязнения, выпадения химически активных дождей, колебаний климата и т. д.

Как уже отмечалось ранее (Большаков и др., 2001; Vershinin, 2002), концентрация населения в городах, а также значительный рост масштабов промышленного производства привели к возникновению особых условий, в которых формируются популяции и видовые сообщества, заметно отличающиеся от природных. На территориях антропогенных ландшафтов биота подвергается глубокой трансформации.

С появлением антропогенных ландшафтов связаны возникновение, генезис и микроэволюция специфических экосистем, которые включают в себя различные систематические группы организмов, занимающие определенные стации на таких территориях, причем их число достаточно велико. Видовой состав, структура популяций и сообществ, как правило, неслучайны, а отражают объективные процессы, протекающие в условиях антропогенно преобразованных территорий.

Для промышленных районов Урала характерно комплексное загрязнение окружающей среды (воды, почвы, атмосферы), существующее длительное время и на обширных территориях (Мелешина, 1975; Меньшиков, 1975; Шаманаев, Браяловский, 1975).

В настоящее время на обширных территориях антропогенных ландшафтов большинства природных зон сложились типичные блоки синантропной флоры и фауны. На видовых комплексах земноводных и почвенных беспозвоночных установлено (Большаков и др., 2001), что в большинстве изучаемых видовых сообществ с ростом загрязнения и антропогенных воздействий отмечается общее снижение численности животных, меняется соотношение видов и трофических групп, сокращается видовое разнообразие, появляются не характерные для естественных экосистем данной географической зоны виды, наблюдается дробление сплошных ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнородности. Наряду с этим существуют определенные систематические группы и виды, численность и биологическое разнообразие которых не только не снижаются, но, напротив, увеличиваются с усилением антропогенных преобразований среды.

2.1. ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (СЕМ. ELATERIDAE)

Нами был проведен анализ видового богатства и видового разнообразия комплексов элатерид в сравниваемых таежных подзонах и в градиенте загрязнения.

В исследуемых районах фаунистический состав элатерид, личинки которых развиваются в почве, представлен 17 видами. В каждой подзоне определено по 12 видов щелкунов. Общими для средней и южной тайги были 7 видов: *Selatosomus aeneus* L., *Mosotalesus impressus* F., *Dalopius marginatus* L., *Athous subfuscus* Mull., *Agriotes obscurus* L., *Sericus brunneus* L., *Melanotus erythropus G*. Только в подзоне средней тайги отмечены виды *Actenicerus sjaelandicus* Mull., *Aplotarsus tibialis* Shc., *Ctenicera cuprea* F., *Oedostethus quadripustulatus* F., *Ampedus nigrinus*, а в подзоне южной тайги – *Selatosomus nigricornis* Panz., *Anostirus castaneus* L., *Prosternon tessellatum* L., *Agrypnus murinus* L., *Elater sp*.

Виды *S. aeneus*, *D. marginatus* найдены во всех местообитаниях. В импактной зоне южно-таежной подзоны не отмечены *At. subfuscus*, *Ag. obscurus* (в подветренном местообитании) и *M. impressus* (в надветренном местообитании). Наиболее богаты видами в средней тайге территории импактной и буферной зон (до 9) и в южной – буферной (10 видов). Минимальное количество (5) видов собрано в подзоне южной тайги на расстоянии 2,5 км от источника по градиенту.

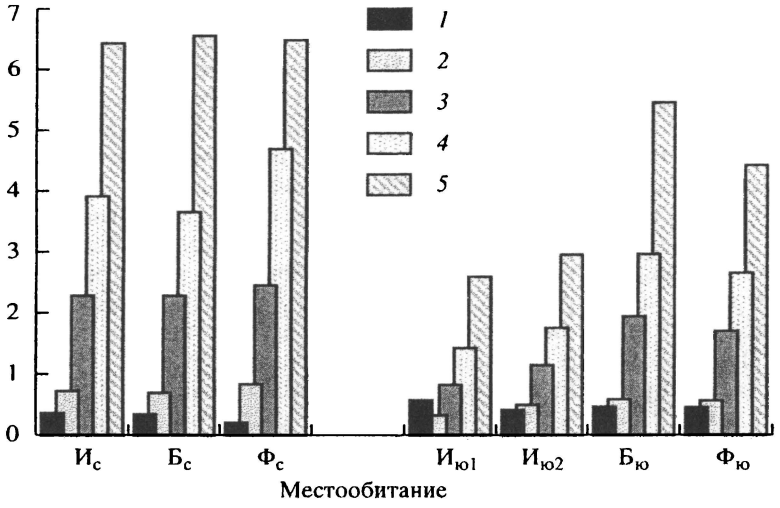


Рис. 4. Показатели видового разнообразия.
1 – доля редких видов (по Животовскому), 2 – выровненность по Пиелоу, 3 – индекс Шеннона, 4 – индекс Симпсона, 5 – коэффициент Животовского

Анализ видового разнообразия (см. рис. 4) выявил достоверные различия (t изменяется от 5,88 до 12,51; $p << 0{,}001$) его параметров между местообитаниями средне- и южно-таежной подзон. Несмотря на равное количество видов, определенных для каждой подзоны, характеристики видового разнообразия, учитывающие распределение видов щелкунов по обилию, в южной тайге ниже, чем в средней: индекс Шеннона H' для средней тайги составляет 2,28–2,45, для южной – 0,82–1,94 (t = 3,21–13,33, $p << 0{,}001$; μ от 6,41±0,3 до 6,55±0,23 в средней тайге и от 2,59±0,20 до 5,45±0,26 – в южной. Кроме того, местообитания средней тайги, трансформированные в разной степени, не различаются по значениям индекса Шеннона, а в южной тайге территории, расположенные на разном удалении от комбината, достоверно различаются по этим параметрам ($p << 0{,}001$). Максимальное видовое разнообразие в южной тайге отмечено для сообщества элатерид на буферной территории. Два местообитания импактной зоны, расположенные в противоположных направлениях от Карабашского комбината, не отличаются между собой и имеют здесь самые низкие значения индексов Шеннона и Животовского (см. рис. 4).

Для исследованных территорий средней тайги характерны и более высокие показатели выровненности *E* (0,69–0,83 – для среднетаежной подзоны и 0,32–0,58 – для южной). Соответственно доля редких видов по Животовскому ниже в средней тайге (0,2–0,36) и выше – в южно-таежной подзоне (0,41–0,57). Причем в обоих трансформированных местообитаниях зоны действия Красноуральского комбината (буферная и импактная территории) эта доля одинакова, а самое низкое ее значение определено для участка фоновой зоны (0,2). В зоне действия Карабашского медеплавильного комбината она практически одинакова на всех трех площадках, расположенных по градиенту в направлении господствующего ветра (0,41–0,46), а самое высокое значение (0,57) отмечено для площадки $И_{ю1}$.

Характеристики видового разнообразия свидетельствуют о том, что изученные территории делятся на две группы в первую очередь по зональному признаку, но в средней тайге сходны элатеридокомплексы загрязненных территорий (импактная и буферная зоны), а в южной – комплексы буферной зоны и фоновой территории. Наиболее специфичны (дистанцированы от остальных) сходные между собой видовые комплексы трансформированных местообитаний южной тайги. Большая близость видовых комплексов буферного и фонового участков в южной тайге (так же как и в средней – большая специфичность сообщества фоновой территории по отношению к загрязненным) определяется, по нашему мнению, особенностями рельефа каждой таежной подзоны (наличие горного хребта восточнее комбината в южной тайге и сглаженный ландшафт – в средней).

Анализ структуры доминирования показал, что исследуемые комплексы элатерид отличаются по составу доминантных видов и их соотношению (рис. 5). На площадках средней тайги пять доминантных видов, занимающих более 10 % от общей численности щелкунов, причем *D. marginatus* доминирует во всех местообитаниях. В подзоне южной тайги – четыре доминанта, и во всех местообитаниях доминирует *S. aeneus*. Доля видов изменяется как между таежными подзонами, так и по градиенту загрязнения. Степень доминирования *D. marginatus* в средней тайге растет с усилением степени трансформации (29,82 % – 38,19 % – 41,15 %). По мере приближения к Красноуральскому медеплавильному комбинату изменяется и доля *S. aeneus*, который, присутствуя на всех исследуемых территориях, является субдоми-

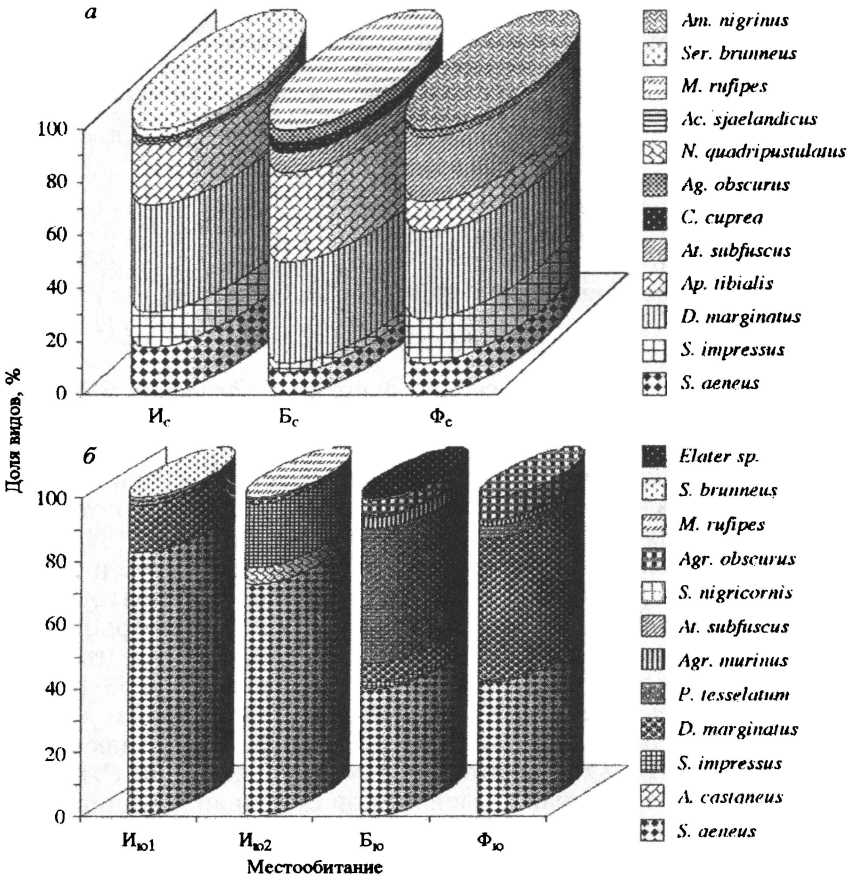


Рис. 5. Соотношение видов в средней (*а*) и южной (*б*) тайге

нантом на расстоянии 14,5 км и 7,5 км (7,89 % и 6,25 %), а в максимально трансформированном местообитании становится одним из доминирующих видов (13,08 %). Еще один вид доминирует на всех изученных территориях средней тайги – *Ap. tibialis*. Доминирующий в фоновом местообитании средней тайги *At. subfuscus* (25,44 %) становится субдоминантом в буферной зоне и переходит в категорию редких видов (0,77 %) на территории импактной зоны. В буферной зоне только два доминанта, но рез-

Таблица 1

Показатели структуры доминирования видовых комплексов

Показатель	Средняя тайга			Южная тайга			
	$И_с$	$Б_с$	$Ф_с$	$И_{ю1}$	$И_{ю2}$	$Б_ю$	$Ф_ю$
Количество доминантов (> 10 %)	4	2	4	2	2	2	2
Количество субдоминантов (3–10 %)	1	5	1	0	1	3	2
Количество рецедентов (1–3 %)	0	0	1	0	1	1	1
Количество редких видов (< 1%)	4	2	1	4	1	4	3
Коэффициент доминантности (%)	89,5	72,0	84,7	97,4	93,0	82,1	86,4
Индекс Бергера-Паркера	0,41	0,38	0,3	0,83	0,73	0,42	0,45

ко возрастает количество субдоминантов: *S. aeneus* – 6,25 %, *M. impressus* – 3,47 %, *At. subfuscus* – 7,17 %, *Ag. obscurus* – 4,4 %, *C. cuprea* – 3,94 %.

Супердоминантом на трансформированных территориях южной тайги является *S. aeneus*, степень доминирования которого резко изменяется по мере удаления от комбината (82,76 и 72,99 % – в импактных местообитаниях в юго-восточном и северо-западном направлениях, 39,84 % – на буферной территории и 41,65 % – на расстоянии 14,5 км). По сравнению с буферной зоной значительно возрастает доля *An. castaneus* на территории импактной зоны в юго-восточном направлении (от 0,53 % до 5,21 %), а *M. impressus* (19,9 %) становится здесь вторым доминантом. В этой подзоне на всех рассматриваемых площадках по два доминанта. Только в местообитании буферной зоны *P. tesselatum* становится доминантом с высокой степенью доминирования (42,25 %), субдоминантом – для фоновой зоны (3,63 %), практически отсутствует в сборах с участка импактной зоны юго-восточного направления и редок (0,43 %) на трансформированной территории в противоположном направлении. В этом же местообитании, кроме *S. aeneus*, доминирует *D. marginatus* (14,66 %). В буферной зоне (как и в средней тайге) количество субдоминантов выше, чем на других территориях: *D. marginatus* – 6,16 %, *Ag. obscurus* – 4,55 %, *Agr. murinus* – 3,74 %.

Такие характеристики, как индекс доминирования Бергера–Паркера (Berger, Parker, 1970), коэффициент доминантности (Чернов, 1971), наиболее высоки в южно-таежных местообитаниях импактной зоны (см. табл.1) и свидетельствуют об очень высокой степени их трансформации, чего нельзя сказать о сред-

Таблица 2

Значения индекса Мориситы

Площадка	Средняя тайга			Южная тайга			
	$И_с$	$Б_с$	$Ф_с$	$И_{ю1}$	$И_{ю2}$	$Б_ю$	$Ф_ю$
$И_с$							
$Б_с$	0,94						
$Ф_с$	0,79	0,7					
$И_{ю1}$	0,3	0,24	0,21				
$И_{ю2}$	0,46	0,33	0,37	0,95			
$Б_ю$	0,22	0,28	0,42	0,65	0,64		
$Ф_ю$	0,58	0,59	0,35	0,76	0,65	0,66	

нетаежных местообитаниях. Кроме того, в средней тайге эти показатели более сходны для территорий импактной и буферной зон, а в южно-таежной подзоне – буферной и фоновой. В средней тайге не наблюдается таких резких изменений структуры доминирования, как в южной: *Ap. tibialis,* доминируя в относительно чистом местообитании, только наращивает степень доминирования в преобразованных; *D. marginatus*, биотопический преферендум которого соответствует фоновой зоне южной тайги, на преобразованных территориях средней тайги получает преимущество перед другими видами элатеридокомплекса.

На структуру доминирования влияют как зональные особенности, так и изменение биотопических характеристик, обусловленных действием комбинатов, преломляющихся через особенности ландшафта. Учитывая то, что при сравнении видовых комплексов, где сходство по одному-двум массовым видам, которыми часто являются убиквисты, может нивелировать степень сходства по остальным (Чернов, 1971), мы использовали индекс перекрывания спектров Мориситы (табл. 2), который выявил высокую общность видовых группировок всех исследуемых местообитаний средней тайги. Наибольшее сходство характерно для территорий импактной и буферной зон (94 %). Видовые группировки фоновых местообитаний обеих подзон перекрываются на 35 %. Общность элатеридокомплексов разных местообитаний южно-таежной подзоны между собой также достаточно велика. При сравнении видовых комплексов местообитаний разной степени трансформации и из разных подзон выявлена низкая степень сходства. Степень перекрывания

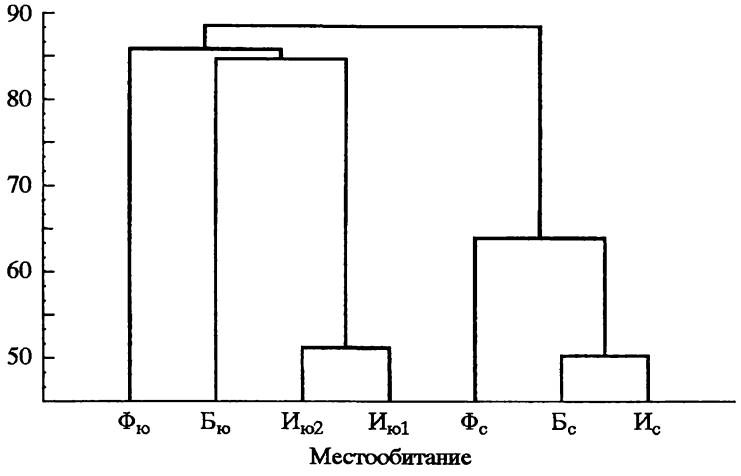


Рис. 6. Дендрограмма сходства видовых комплексов элатерид

комплекса видов щелкунов для фоновой территории средней тайги и трансформированных южной не превышает 42 %, в то время как сходство элатеридокомплексов трансформированных территорий средней тайги и южно-таежного фонового местообитания составляет 59 % для буферной и 58 % – для импактной территорий.

На наш взгляд, это может быть связано с изменением зональной биотопической дифференцировки вследствие антропогенной трансформации (изменение механической структуры и гидротермического режима почвы). Время трансформации местообитаний южной тайги достаточно велико и значительно больше, чем время действия медеплавильного комбината в средней тайге, что способствовало глубоким перестройкам местообитаний импактной зоны, которые близки между собой и дистанцированы от всех остальных. Трансформированные территории средней тайги оказываются ближе к фоновой зоне южной тайги из-за преобразования упомянутых выше биотопических характеристик, в результате которого исторически сложившиеся региональные черты зональной специфики, оставаясь ведущими, трансформируются в характеристики, свойственные биотопам (в данном случае более южной подзоны), что и приводит к структурным перестройкам видовых сообществ щелкунов.

Таким образом, анализ структуры изучаемых сообществ эла-

терид позволяет заключить, что специфика сравниваемых сообществ определяется в первую очередь широтной зональностью (рис. 6). Зональные различия сложились исторически в ходе филогеографических преобразований биоты, и изначально (как самые древние) именно они определяют специфику рассматриваемых видовых комплексов. Длительное и интенсивное антропогенное воздействие – сравнительно молодой, но достаточно значимый фактор, действующий в современной биосфере, который через изменение биотопических характеристик и изменение среды обитания животных способен значительно перестраивать структуру сообществ.

2.2. ДИНАМИЧЕСКАЯ ПЛОТНОСТЬ ЛИЧИНОК ЩЕЛКУНОВ

Сравнение таежных подзон (рис. 7) показывает, что популяции фоновых местообитаний средней и южной тайги достоверно отличаются между собой по плотности личинок щелкунов (F = 7,86, p = 0,001). Это хорошо согласуется с положением о возрастании роли насекомых в биоценозах с севера к югу (Чернов, Пенев, 1993; Бессолицына, 2001). Несмотря на равное количество видов и более низкие показатели видового разнообразия, обилие щелкунов на фоновой территории южной тайги в 1,4 раза выше, чем в средней. Для импактных территорий не выявлено межзональных значимых различий по плотности элатеридных комплексов, а также по плотности между местообитаниями буферных зон.

В зоне средней тайги самая высокая плотность проволочников, значительно (в 1,8 раза) и достоверно (F = 13,34, p = 0,0003) превышающая плотность их на фоновом участке, отмечена для буферной территории. Это обусловлено повышением здесь обилия доминирующих видов *D. marginatus* и *Ap. tibialis*. С удалением от комбината возрастает плотность *At. subfuscus* и снижаются не только доля, но и плотность *S. aeneus*. Плотности на импактной и фоновой территориях практически не отличаются (14,07±1,6 против 13,26±1,22), в то же время значимо меньше (F = 8,678, p = 0,0035) плотности в буферной зоне.

В южной тайге самая высокая плотность личинок щелкунов обнаружена в местообитании фоновой зоны (20,0±1,87 экз/м^2), хотя достоверно и не отличается от плотности на буферной территории (17,99±1,55 экз/м^2). В то же время выявлены высокодостоверные различия по плотности между популяциями импакт-

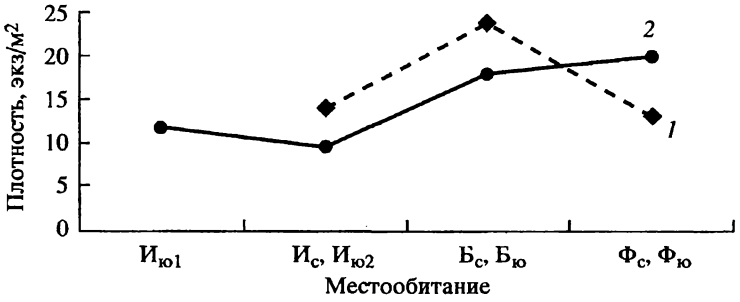


Рис. 7. Плотность личинок щелкунов в средней (*1*) и южной (*2*) тайге

ной зоны (значимо не отличающихся между собой) с буферным и фоновым участками ($F = 8{,}085$, $p = 0{,}005$ – для площадки $И_{ю1}$ и $F = 21{,}43$, $p < 0{,}0001$ – для $И_{ю2}$).

В подзоне средней тайги при сравнительно высокой увлажненности почвы в сочетании с меньшим количеством солнечной радиации колебания влажности (ее уменьшение) менее значимы для мезофильных видов, чем в южной тайге. Наиболее высока здесь роль термообеспеченности среды обитания (Бессолицына, 2003). В преобразованных биотопах отмечается усиление ксеротизации местообитаний вследствие изреженности древостоя, меньшей облиственности и сомкнутости крон, деградации травянистого растительного покрова (Кремер, 1975; Крауклис, Бессолицына, 1980; Крауклис и др., 1985; Черненькова и др., 1989; Махнев и др., 1990; Бессолицына, 2001, 2003). Очевидно, именно повышение температуры среды трансформированных биотопов способствует росту численности элатерид при достаточной влажности, но в импактной зоне вследствие бедности почвы органикой их численность не достигает таких величин, как в буферной.

Относительно высокая солнечная инсоляция южно-таежных местообитаний способствует более выраженной ксероморфизации трансформированных биотопов по сравнению со среднетаежными, что приводит к сокращению численности мезофильного бореального вида *D. marginatus* по градиенту загрязнения (рис. 8). Наличие моховых подушек в местообитании $И_{ю1}$ импактной зоны обеспечивает более стабильный режим увлажнения почвы, что и приводит к повышению плотности этого вида по сравнению с другим местообитанием импактной зоны.

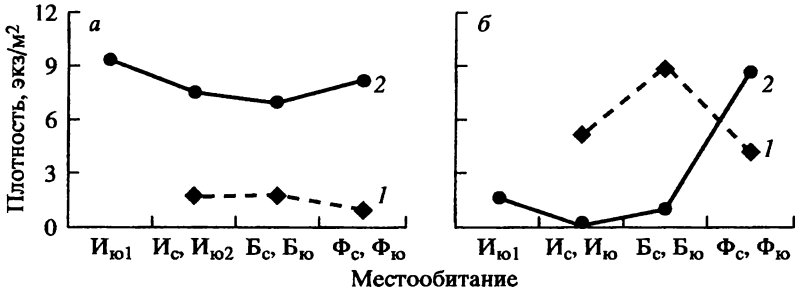


Рис. 8. Плотность личинок щелкунов *S. aeneus* (а) и *D. marginatus* (б) в средней (*1*) и южной (*2*) тайге

Значительная изреженность березняка и, как следствие, высокая инсоляция обеспечивают благоприятные условия для теплолюбивого *S. aeneus*. Вероятно, именно благодаря различиям в термическом режиме естественных и трансформированных местообитаний увеличивается доля этого вида на преобразованных территориях средней тайги (хотя между всеми местообитаниями южной и средней тайги его отличия по плотности достоверны) (см. рис. 8). В южной тайге его плотность в 3–11 раз выше, чем в среднетаежных местообитаниях.

Экологический оптимум таежного вида *At. subfuscus* приурочен к более холодным стациям (Хотько и др., 1982) и фоновому местообитанию среднетаежной подзоны (его обилие в средней тайге выше, чем в южной, в 3 – 31 раз). Поэтому изменение гидротермического режима модифицированных территорий (повышение температуры и уменьшение влажности) приводит к снижению его численности. С увеличением ксеротизации также связано значительное повышение плотности лесного, но более ксерорезистентного вида *P. tesselatum* в буферной зоне южной тайги и лесостепного вида *An. castaneus* на импактной подветренной территории.

В отличие от *S. aeneus* относительно высокая плотность *D. marginatus* отмечена на всех изученных территориях средней тайги (4,35–7,85 экз/м^2) при максимальной на площадке буферной зоны (7,85 экз/м^2). В южной тайге только на фоновой территории его плотность составляет 7,91 экз/м^2, в трансформированных местообитаниях она снижается до 1,51–1,36 экз/м^2, и почти полностью он отсутствует на самой преобразованной воздействием комбината площадке $И_{ю2}$ – плотность всего 0,28 экз/м^2.

Очевидно, более контрастное изменение влажности почвы в нарушенных местообитаниях южной тайги (по сравнению со средней) неблагоприятно для обитания личинок этого вида, и на наиболее модифицированном участке с разреженным травянистым покровом и более контрастными перепадами температуры и влажности условия непригодны для развития яиц и выживания личинок младших возрастов.

Для обеих подзон характерны невысокие плотности в начале сезона (апрель–май), ее повышение в летний период и снижение в сентябре–октябре, что связано с миграцией личинок щелкунов в более глубокие слои почвы для зимовки. Максимальный уровень плотности популяций в зоне средней тайги отмечен в июне 1994 г.: в импактной зоне – 21,33, в буферной – 41,0, в фоновой – 16,5 экз/м^2, а в зоне южной тайги – в июне 1995 г. для всех местообитаний, кроме надветренного участка импактной зоны, и составляет соответственно для 2,5 км по градиенту 18,33 экз/м^2, для $Б_{ю}$ – 24,3, для $И_{ю2}$ – 28,2 и для для $И_{ю1}$ – 9,0. Выход имаго обусловливает снижение плотности проволочников в последующие летние месяцы.

Регрессионный анализ показал, что ход динамики численности всего элатеридного комплекса в подзоне южной тайги на максимально модифицированных участках (площадки $И_{ю2}$, $И_{ю1}$) и в буферной зоне определяется ходом динамики численности доминирующего вида *S. aeneus* (R = 0,88, p << 0,0001; R = 0,90, p << 0,0001; R = 056, p << 0,001 соответственно) и в меньшей степени зависит от хода динамики численности доминирующего вида (*D. marginatus*) для фоновой территории (R = 0,44, p = 0,026). Следствием супердоминирования *S. aeneus*, обусловленного продолжительным воздействием источника контаминации в южной тайге, и является наличие устойчивой связи между динамикой численности доминирующего вида и всего элатеридного комплекса.

В модифицированных местообитаниях средней тайги вследствие изменения гидротермического режима создаются более благоприятные условия для развития личинок некоторых видов щелкунов (*S. aeneus*, *Ap. tibialis*), которые наряду с основным доминирующим видом образуют полидоминантные комплексы. Поэтому коэффициент корреляции между динамикой численности доминирующего вида *D. marginatus* и всего элатеридного комплекса составляет всего 23 % (R = 0,23, p << 0,0001) для территории импактной зоны и 21 % (R = 0,21, p << 0,0001) – для бу-

ферной. Только в фоновой зоне динамика численности этого вида почти на 50 % определяет динамику численности элатеридного комплекса ($R = 0{,}47$, $p << 0{,}001$).

Таким образом, гидротермический режим подзоны средней тайги при антропогенной модификации формирует более благоприятные условия для мезофильных групп педобионтов. В южной тайге с исходно более высоким уровнем солнечной инсоляции, меньшей влажностью и большей продолжительностью времени действия комбината воздействие выбросов обусловливает большую степень ксеротизации, что сопровождается сокращением численности бореальных видов и дает преимущество эвритопным и ксерорезистентным видам.

2.3. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЭЛАТЕРИД

Изучение пространственной структуры вида, помимо теоретического интереса, имеет и практическое значение, так как позволяет управлять внутривидовыми процессами и динамикой численности видов (Наумов, 1971). Сведения о характере распределения организмов в пространстве весьма существенны для понимания структуры популяций. Оценка таких характеристик, как численность и биомасса, требует знания закономерностей пространственного распределения популяций (Чернова, Чугунова, 1967; Добролюбова, 1982).

Для большинства жесткокрылых пространственная структура определяется целым рядом факторов: экологическими и поведенческими особенностями видов, характером биотопа (мозаичностью микроусловий), метеорологическими показателями (Пучков, 1988). Фрагментарность и неоднородность растительного покрова и эдафических условий (физические и химические свойства почв), наличие и характер подроста, подлеска, травяно-кустарничкового и мохового ярусов, толщина и характер подстилки, степень загрязненности участка (Почвенные беспозвоночные – индикаторы..., 1982) обусловливают неравномерное распределение беспозвоночных животных. Действие лимитирующих факторов углубляет дифференциацию почвенно-биотических комплексов (Чернов, 1975б; Бессолицына, 2001).

В природе встречаются три общих типа пространственного распределения: регулярное, случайное и агрегированное. Для большинства видов животных и растений преимущественно характерен последний тип распределения (Одум, 1975, 1986; Чер-

нов, 1975б; Смуров, 1975а; Смуров, Романовский, 1976; Бигон и др., 1989). Случайное или близкое к нему распределение чаще всего отмечается при низкой плотности; при перенаселенности наиболее вероятно распределение, близкое к равномерному. В природе наиболее распространено агрегированное распределение, обусловленное неравномерностью среды, внутривидовыми и межвидовыми связями, а равномерное и беспорядочное следует рассматривать как частные проявления общей закономерности (Debauche, 1962).

Агрегированность чаще всего снижается с уменьшением плотности, но может уменьшаться и при повышении плотности популяции – происходит замена агрегированного распределения на случайное (Чернова, Чугунова, 1967), так как площадь используется популяцией все более полно; особи вынуждены заселять все промежутки между скоплениями, что ведет к выравниванию распределения. Снижение агрегированности может быть вызвано уменьшением общего таксономического разнообразия животного населения вследствие ослабления межвидовых взаимодействий (Чернов, 1975б).

Для анализа пространственной структуры элатеридного комплекса мы использовали тестовый показатель степени агрегированности – индекс Лексиса (λ), впервые примененный Дебошем (Debauche, 1962) для исследования пространственной структуры почвенных животных. Этот показатель зависит от числа агрегатов в популяции и плотности особей в скоплениях (Чернова, Чугунова, 1967; Чернов, 1975б; Смуров, 1975а, б).

Индекс Лексиса представляет собой долю сигмы (σ) от квадратного корня из средней и рассчитывается по формуле: $\lambda = \sigma/\sqrt{\bar{x}}$, где $\sqrt{\bar{x}}$ – средняя плотность животных в пробе. Для случайного распределения $\lambda = 1$, а при упорядоченном, равномерном распределении особей по площади стремится к нулю (Debauche, 1962; Чернова, Чугунова, 1967; Чернов, 1975б).

Пространственное распределение личинок щелкунов в большинстве изученных местообитаний отличается разной степенью агрегированности. Несмотря на достаточно высокую неоднородность растительного покрова фоновых территорий и высокую фрагментарность проективного покрытия местообитаний импактной и буферной зон, высокую изменчивость микроклимата из-за особенностей нанорельефа, механических и физико-химических изменений свойств почвы в результате высокой техно-

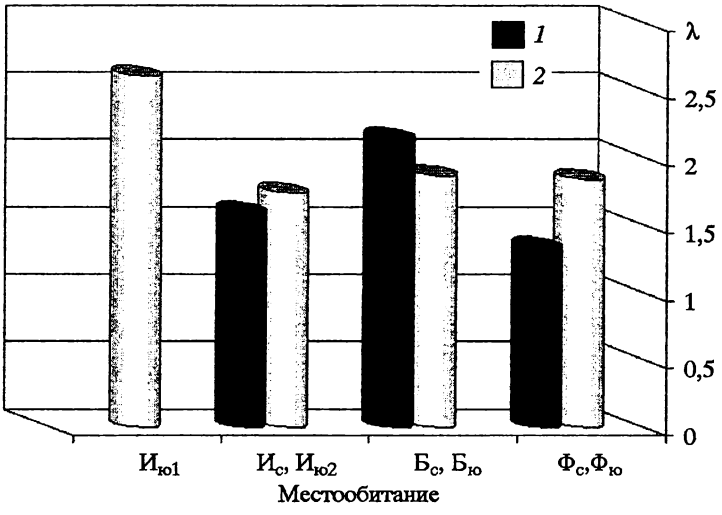


Рис. 9. Степень агрегированности (λ) личинок щелкунов в средней (*1*) и южной (*2*) тайге

генной нагрузки, значения индекса Лексиса для всех участков не превышают 2,61. Только для фоновой территории средней тайги он (рис. 9) близок к единице (1,34), следовательно, можно говорить о практически случайном распределении проволочников (агрегированным, по мнению некоторых авторов (Чернова, Чугунова, 1967; Добролюбова, 1982), следует считать распределение со значениями индекса Лексиса более 1,5–2,0).

Самый высокий коэффициент агрегированности личинок щелкунов для местообитаний средней тайги отмечен в буферной зоне (2,15). В южно-таежной подзоне самая высокая агрегированность (2,61) характерна для надветренного местообитания импактной зоны. На наш взгляд, интересен тот факт, что для остальных трех изученных южно-таежных территорий, значительно различающихся по степени антропогенной трансформации, этот тестовый показатель почти не отличается (самый низкий в импактной зоне ($И_{ю2}$) – 1,74, в буферной – 1,87 и фоновой – 1,84).

Для анализа характера распределения проволочников применяли трехпараметрическое распределение Смурова, использование параметров которого показало хорошее соответствие теоретического и эмпирического рядов пространственного распреде-

ления почвообитающих личинок Elateridae (Смуров, 1975а, б; Смуров, Романовский, 1976; О статье..., 1976). Наиболее полную информацию о реальном размещении организмов можно получить, сравнивая параметры $\bar{x}$; x^*, x^0, K_A, экологический смысл которых заключается в следующем:

$\bar{x}$ – средняя плотность точек на обследуемой территории:

$$\bar{x} = \Sigma x_i / N,$$

где x_i – число особей i-го вида, N – объем выборки;

x^* – средняя плотность внутри агрегации:

$$x^* = \bar{x} + \left(\mu 3 + 2\bar{x} - 3\sigma^2\right)/2\left(\sigma^2 - \bar{x}\right) + \sqrt{\left(\mu 3 + 2\bar{x} - 3\sigma^2\right)/2\left(\sigma^2 - \bar{x}\right) + \left(\sigma^2 - \bar{x}\right)},$$

где σ^2 – дисперсия: $\sigma^2 = \Sigma(x_i - \bar{x})^2/N - 1$, $\mu 3$ – центральный момент третьего порядка: $\mu 3 = N\,\Sigma(x_i - \bar{x})^3/(N-1)(N-2)$.

Поскольку, как правило, в скоплениях находится только часть организмов, а остальные распределены вне скоплений, образуя фон с пониженной плотностью (Смуров, Романовский, 1976), мы рассматриваем x^0 – среднюю плотность на фоне:

$$x^0 = \bar{x} + \left(\mu 3 + 2\bar{x} - 3\sigma^2\right)/2\left(\sigma^2 - \bar{x}\right) - \sqrt{\left(\mu 3 + 2\bar{x} - 3\sigma^2\right)/2\left(\sigma^2 - \bar{x}\right) + \left(\sigma^2 - \bar{x}\right)}$$

и $K_A = (x^* - \bar{x})/(x^* - x^0)$ – индекс агрегированности – отношение не занятой скоплениями площади к общей обследованной площади.

Стандартные ошибки для этих параметров вычисляются по следующим формулам:

$S_{\bar{x}} = \sigma/\sqrt{N}$, где N – объем выборки;

$$S_{x^*} \approx \sqrt{x^*/N\left[(x^* - \bar{x})^2/\left(\sigma^2 - \bar{x}\right) + 1\right]};$$

$$S_{x^0} \approx \sqrt{x^0/N\left[(\bar{x} - x^*)^2/\left(\sigma^2 - \bar{x}\right) + 1\right]}$$ (Смуров, Романовский, 1976).

В средней тайге самая высокая плотность скоплений (см. табл. 3), в 4,3 раза превышающая плотность личинок элатерид вне скоплений, характерна для буферной зоны; самая низкая, только в 1,8 раза выше плотности вне скоплений, – для фоновой территории. Следует отметить, что и фоновая плотность проволочников в пробах для буферной зоны средней тайги также са-

Таблица 3

Параметры трехпараметрического распределения Смурова для личинок щелкунов

Местообитание	$\bar{x}$	σ^2	$\mu 3$	x^*	x^0	K_A	$S\bar{x}$	Sx^*	Sx^0
Средняя тайга									
$И_с$	3,32	8,47	29,59	6,87	1,87	0,71	0,41	0,69	0,23
$Б_с$	5,66	26,14	226,63	15,53	3,58	0,83	0,77	1,42	0,31
$Ф_с$	3,23	5,81	6,17	4,15	2,3	0,5	0,36	0,26	0,2
$И_{ю1}$	2,78	18,93	302,79	19,33	1,8	0,94	0,59	2,54	0,19
Южная тайга									
$И_{ю2}$	2,98	9,04	26,6	5,93	0,93	0,59	0,41	0,52	0,17
$Б_ю$	4,87	16,98	103,12	11,74	3,11	0,8	0,56	1,03	0,27
$Ф_ю$	5,02	16,92	110,26	12,46	3,42	0,82	0,56	1,14	0,28

мая высокая. Это может быть связано с высоким обилием здесь личинок щелкунов. По характеру распределения элатерид импактная зона ближе к буферной, чем к удаленному от комбината участку. Скоплениями личинок в буферной зоне занято 17 % от общей исследованной площади, в импактной зоне – 29 %, а на фоновой территории – 50 %. Это может быть обусловлено как более высокой гетерогенностью условий буферного местообитания по сравнению с импактным и фоновым, так и более высокой степенью адаптации животных к последним.

Для южно-таежных местообитаний самая высокая плотность скоплений личинок щелкунов (и самая высокая для всех исследуемых территорий) – в 10,7 раза выше плотности вне скоплений, отмечена для надветренного участка импактной зоны, несмотря на то, что обилие проволочников здесь относительно невысоко (12,77±1,71 экз/м^2). Скопления занимают только 6 % от исследуемой площади, что также свидетельствует о крайне высокой агрегированности элатерид. На подветренном импактном местообитании, где средняя плотность в пробе незначительно меньше (9,66 экз/м^2) в сравнении с предыдущим участком, плотность в скоплениях намного ниже, хотя и выше, чем на фоновой территории, более чем в 6 раз. Однако скопления личинок размещены здесь на 41 % площади, что говорит о более равномерном их распределении по территории биотопа.

Интересно отметить, что для буферной и фоновой территорий южно-таежной подзоны мы получили практически одинако-

вые значения плотности скоплений, средней плотности личинок в пробе и фоновой плотности. Несмотря на высокую плотность в скоплениях (11,74 и 12,46 экз/пробу соответственно), она превышает фоновую плотность в меньшей степени (в 3,78 и 3,64 раза), чем в импактных местообитаниях. Тем не менее скопления занимают здесь 20 и 18 % территории, что также свидетельствует о значительной степени агрегированности.

Так как способность к образованию скоплений считается биологической характеристикой вида (Чернова, Чугунова, 1967), мы проанализировали распределение по площади биотопов отдельных видов щелкунов, чтобы определить вклад каждой группы в общую агрегированность элатеридного комплекса. Тестовые значения агрегированности (λ) для разных видов элатерид представлены на рис. 10.

Из указанных выше видов тенденцию к существенной агрегации ($\lambda > 2$) (Чернова, Чугунова, 1967) проявляют *S. aeneus, D. marginatus, Ag. obscurus*, а для *M. impressus* характерна меньшая агрегированность ($\lambda < 1,5$). В средней тайге *Ag. obscurus* распределяется более рассеянно, чем в южной. Степень агрегации доминирующего на всех трех площадках среднетаежной подзоны *Ap. tibialis* незначительно возрастает по мере удаления от комбината. Несмотря на одинаковую среднюю плотность в пробах, в скоплениях *D. marginatus* она более высокая, чем у *S. aeneus*.

Агрегированность всего элатеридного комплекса для территорий с разной степенью нагрузки отличается незначительно, что особенно хорошо видно в южной тайге. Вместе с тем агрегированность каждого конкретного вида (различных видов) больше зависит от биотопа и варьирует в более широких пределах. Таким образом происходит выравнивание распределения элатерид по площади биотопа, а следовательно, более полноценное использование ресурсов и сохранение большей устойчивости комплекса даже при значительном техногенном преобразовании биотопа. Известно, что микроагрегации для отдельных видов других групп почвенных беспозвоночных также не совпадают, в результате чего общая мозаичность умеренна и выражается сходными значениями индекса даже при разном уровне численности (Чернова, 1982).

Независимо от степени трансформированности биотопов для разных видов элатерид в основном характерно слабоагрегированное распределение, причем агрегации занимают от 17 до 41 % площади. Единственный случай высокоагрегированного распре-

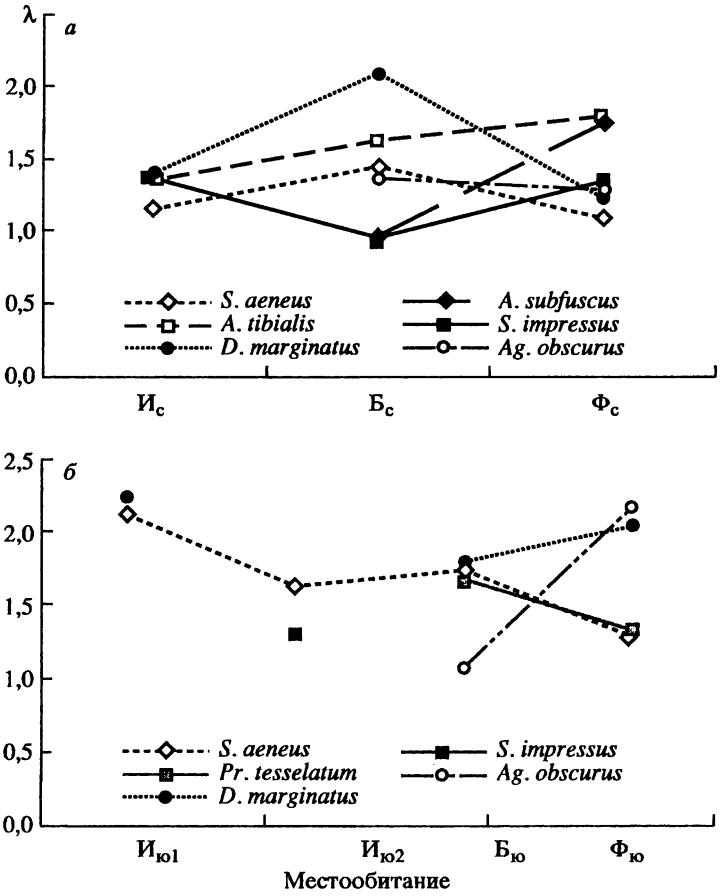


Рис. 10. Агрегированность (λ) различных видов элатерид в средней (а) и южной (б) тайге

деления (плотность скоплений – 19,33 экз/пробу, площадь, занятая агрегациями, – всего 6 % от исследуемой) обусловлен спецификой субстрата – супесчаная олиготрофная почва, не способная удерживать влагу. Кроме того, дерново-подзолистые почвы, развивающиеся на супесях, подстилаемых рыхлым мелкозернистым песком, обычно бедны легкоусвояемыми элементами питания (Хотько и др., 1982). На наш взгляд, именно с этим обсто-

ятельством, наряду с нестабильным увлажнением, связана высокая агрегированность всех видов личинок элатерид на подветренной импактной территории южной тайги.

Таким образом, распределение элатерид по площади биотопа определяется не столько степенью прямого химического загрязнения, сколько биологическими потребностями видов в пищевых ресурсах, микроклиматических условиях, общей способностью вида образовывать скопления. Антропогенная модификация выступает в основном как фактор, изменяющий средовые условия (механический состав почвы, гидротермический режим вследствие деградации фитоценоза, наличие доступной органики). Различия в пространственном распределении каждого из видов щелкунов приводят к более равномерному их распределению по площади биотопа и в целом способствуют оптимальному использованию ресурсов.

2.4. ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АМФИБИЙ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Основная часть материалов собрана на территории городской агломерации Екатеринбурга и в его пригородах с 1977 по 1995 г., а также на городских территориях Челябинска, Серова и Нижнего Тагила. Зонирование урбанизированной территории приведено в главе 1. Гидрохимические анализы нерестовых водоемов показали существенный рост концентраций минеральных и органических соединений с усилением урбанизации (см. рис. 2). Установлены значимые различия в pH: в городской черте он ближе к 7, за городом – к 6,5 (F = 2,663, p = 0,05). Общая минерализация существенно (F = 9,836, p = 0,0008) выше на территории городской агломерации; также значимо больше концентрации синтетических поверхностно-активных веществ (F = = 3,672, p = 0,018) и количество быстроокисляемой кислородом органики – показатель $БПК_5$ (F = 2,99, p = 0,036). Это свидетельствует о высокой эвтрофикации городских водоемов, что может угрожать росту и развитию личинок, а также представляет опасность для взрослых особей видов, зимующих в воде.

Обследование видовых сообществ земноводных, населяющих урбанизированные ландшафты, показало, что распределение амфибий по городским территориям мозаично и неравномерно. Малые водоемы, служащие местами размножения и обитания земноводных, в большинстве случаев имеют техногенное

происхождение и колонизированы амфибиями из естественных, к настоящему времени уже исчезнувших местообитаний.

Встречаемость видов на территории города за период наблюдений (с 1977 по 1998 г.) изменилась. Так, если до 1984–1985 гг. по широте распространения в городской черте Екатеринбурга виды (в порядке убывания) располагались следующим образом: остромордая лягушка, травяная лягушка, обыкновенный тритон, сибирский углозуб, озерная лягушка, то к 1990 г. эта последовательность изменилась: остромордая лягушка, травяная лягушка, озерная лягушка и обыкновенный тритон, сибирский углозуб (из-за деградации мест обитания тритонов и расселения озерной лягушки). Практически не встречается на городской территории и в лесопарках типично лесной вид – серая жаба (*Bufo bufo*). Этот вид оказался наиболее уязвимым на урбанизированных и пригородных территориях (Вершинин, Топоркова, 1981; Kneitz, 1995). Из 27 местообитаний амфибий в городской черте и пригороде (г. Екатеринбург), существовавших к началу исследований, 11 уже уничтожены в ходе хозяйственной деятельности (причем четыре только за 1990 г.), а в двух исчезли земноводные. Это связано с тем, что строительство городских объектов и хозяйственная деятельность по-прежнему ведутся без учета животного населения территорий и какой бы то ни было экологической экспертизы.

Численность популяций аборигенных видов, населяющих зону многоэтажной застройки, за 10 лет повсеместно сократилась (табл. 4). В зоне малоэтажной застройки тенденция к снижению численности сохранилась (кроме одной популяции травяной лягушки и интродуцента *R. ridibunda*). В популяциях лесопаркового пояса изменения не столь однозначны. Так, численность вида-доминанта – остромордой лягушки – увеличилась, хотя в Шарташском лесопарке в сравнении с уровнем 1977 г. (250 экз.) осталась низкой. Обыкновенный тритон и сибирский углозуб стали реже встречаться в деградирующем и наиболее загрязненном Шарташском лесопарке, тогда как в Калиновском лесопарке она возросла. Существенные изменения отмечены только в загородной популяции остромордой лягушки (численность возросла более чем в 4,5 раза). Численность и соотношение видов земноводных зависят от способности популяций к воспроизводству в измененных условиях среды.

Репродуктивные возможности амфибий разных видов на городской территории сильно отличаются. Сибирский углозуб

Таблица 4

Сравнение численности основных популяций амфибий за 10 лет, экз.

Зона	Местообитание	1980 г.					1990 г.				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Многоэтажная застройка	Река Ольховка	0	360	62	0	0	0	0	24	0	5
	Ул. Крылова	0	138	10	14	100	0	36	8	9	10
	Ул. Белинского	0	н	14	4	15	0	30	26	8	28
Малоэтажная застройка	Ул. Самолетная	27	154	132	16	2	4	40	72	10	7
	Река Патрушиха	0	0	13	206	0	0	0	40	604	6
Лесопарк	Шарташский	433	95	83	0	0	136	28	136	0	0
	Калиновский	363	217	31	0	0	406	183	94	0	0
Загородная популяция	Режевской тракт (24-й км)	163	35	176	0	0	144	50	826	0	0

Примечание: 1 – сибирский углозуб; 2 – обыкновенный тритон; 3 – остромордая лягушка; 4 – травяная лягушка; 5 – озерная лягушка; н – нет данных.

способен успешно воспроизводиться только в лесопарковой зоне города, так как он не переносит уплотнения подстилки, трансформации растительных сообществ и связанных с этим микроклиматических изменений.

Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* Dybovski – вид, имеющий огромный ареал, простирающийся от Горьковской области до Сахалина. В естественных условиях приурочен к лесным массивам с затененными холодными и чистыми водоемами. Решающие факторы в его жизни – свет, температура и влажность, большое значение имеет также освещенность. Предпочитает затененные участки (Ищенко, 1961), при длительном вынужденном пребывании на солнце становится вялым, отрыгивает пищу и вскоре погибает, а при температуре около 27 °С погибает и в тени (Банников и др., 1977). Сибирский углозуб (как типично лесной вид) плохо переносит трансформацию мест обитания под действием антропогенных факторов. Обычно его распространение ограничивается лесопарковой зоной городов (Вершинин, 1980а), где численность может быть весьма значительной (Топоркова, 1977): в сравнительно небольшом водоеме (S ~ ~ 60 м^2) иногда насчитывается до 319 икряных мешков (Вершинин, Топоркова, 1981).

Количество икряных мешков сибирского углозуба и их плотность достигают максимальных значений в лесопарковой зоне

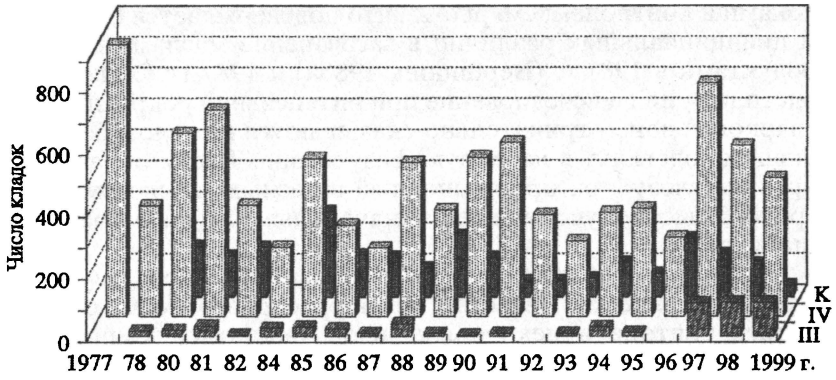


Рис. 11. Динамика числа кладок *Salamandrella keyserlingii*

(рис. 11). За последние 5 лет наблюдений максимальная плотность шнуров с икрой составляла в лесопарке 3,6 экз/м^2 водной поверхности, за городом – 1,3. Высокую плотность кладок в водоемах лесопарковой зоны можно объяснить нехваткой пригодных для размножения мест. В трех (из четырех исследуемых) популяций количество шнуров икры колебалось около определенных средних значений, характерных для каждой из них. В популяции же углозуба из Шарташского лесопарка с 1978 г. наблюдали закономерное снижение числа шнуров, а значит, и количества размножающихся животных (в 1977 г. было учтено 875 шнуров, а в 1986 г. зафиксировано минимальное за все годы наблюдений количество – 61, что составило 6,9 % от уровня численности 1977 г.). По данным В.Г. Ищенко (1968), популяция сибирского углозуба в районе Шарташского лесопарка, размещающегося на площади, равной примерно 0,3 км^2, насчитывала 2–2,5 тыс. особей при максимальной плотности до 10 животных на 1 м^2. По учетам 1984 г. плотность в контроле и Шарташском лесопарке составляла: взрослых особей – 80 и 5,45 экз/га, сеголеток – 26,6 и 1,8 экз/га соответственно.

Масштаб изменений, произошедших в шарташской популяции, несоизмерим с популяционными флуктуациями численности по годам. За последние 10 лет площадь этого лесопарка существенно не изменялась, но значительно возросла рекреационная нагрузка в связи с интенсивным жилищным строительством в непосредственной близости от него. Уровень загрязнения водоемов здесь наибольший уже давно (в сравнении с другими лесо-

парками и контролем; см. рис. 2), что подтверждается отсутствием принципиальных различий в загрязнении маслами и нефтепродуктами в 1981 г. (Вершинин, 1985а) и 1987 гг. Уплотнение подстилки или ее исчезновение при интенсивной рекреации в лесопарковой зоне отрицательно сказываются на углозубе, минирующем подстилку в наземную фазу жизни. Таким образом, сибирский углозуб, распространенный в лесных экосистемах пригородов, высокочувствителен к начальным стадиям трансформации среды.

Обыкновенный тритон менее требователен к составу растительных сообществ. Известно, что на распространение обыкновенного тритона и некоторых видов хвостатых земноводных влияет наличие древесного опада (Van Gelder, Grooten, 1992) и приземного слоя растительности (Orser, Shure, 1972; Frazer, 1978; Beebee, 1979), который создает благоприятные микроклиматические условия. Причем важен не видовой состав растительных сообществ, а только высота и плотность травостоя (Гаранин, Попов, 1958).

Встречаемость тритона зависит также от кислотности водоемов. Он отмечен в прудах с pH 6,0–9,0 (Beebee, 1981), но не встречается при pH < 6,0 (Beebee, 1983), хотя отдельные животные обнаружены и при pH 5,8 (Arnold, 1983). При значениях pH < 3,9 обыкновенные тритоны полностью отсутствуют, а беспозвоночные редки (Frazer, 1978). Повышение кислотности значимо влияет на пищевое поведение личинок, снижая эффективность кормления (Griffith, 1993; Preest, 1992). Оптимальное ионное число около 380 частиц/10^6, хотя пределы толерантности – от 150 до 1750 частиц/10^6 (Beebee, 1981).

При выборе нерестовых водоемов обыкновенный тритон предпочитает небольшие пруды с богатой водной растительностью, которая в городской черте обильна в водоемах, загрязненных ионами металлов (Cooke, Frazer, 1976). Наличие в водоемах рыб отрицательно влияет на его численность и воспроизводство (Beebee, 1981; Banks, Laverick, 1986; Dolmen, 1987). Отрицательно сказываются на численности тритонов в городе и их отлов коллекционерами и детьми, чистка прудов (Beebee, 1979). Выбросы промышленных предприятий и просто антропогенные нагрузки, приводящие к гибели травостоя, эрозии почв и как следствие – снижению влажности приземного слоя воздуха и исчезновению корма, в значительной мере подрывают популяции тритонов (Бешков, 1978; Simms, 1969). Обработка гербицидами, хотя и не

ведет к их исчезновению, значительно снижает пригодность водоемов для размножения (Cooke, 1977). Воспроизводства тритонов не происходит только в сильно загрязненных городских водоемах (Вершинин, 1983б).

О широком распространении обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris* L.) на городских и пригородных территориях упоминается уже давно (Шарлеманъ, 1917). Этот вид обычен в небольших прудах городских парков и садов Великобритании. По встречаемости на городской территории он чаще всего стоит на втором месте после бурых лягушек (*Rana arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L.) либо вместе с травяной лягушкой (Banks, Laverick, 1986; Beebee, 1973; King, 1979; Mathias, 1975). В Лондоне популяции обыкновенного тритона успешно воспроизводятся в условиях, в которых лягушки и жабы давно исчезли (Beebee, 1973). Скрытный образ жизни в наземный период жизни благоприятствует обитанию этого вида на городских территориях (Вершинин, 1996). В сельскохозяйственных районах это наиболее распространенный вид земноводных (Beebee, 1981), который сравнительно легко приспосабливается к антропогенным изменениям среды (Arnold, 1983; Cooke, Arnold, 1982; Cooke, 1977). Отечественные данные о распространении обыкновенного тритона в городской черте свидетельствуют о том, что он встречается главным образом в лесопарковой зоне и пригородах (Куранова, 1989; Лебединский, 1981, 1984а; Плисс, Худолей, 1979; Топоркова, 1973).

По нашим данным (Вершинин, 1980а, 1983б), обыкновенный тритон по устойчивости к антропогенным воздействиям и распространению в городской черте Екатеринбурга идет сразу после озерной (*Rana ridibunda* Pall.), остромордой и травяной лягушек. По широте распространения этот вид стоит сразу за бурыми лягушками, а еще недавно (1984–1985 гг.) даже превышал его. Изменения произошли из-за уничтожения в ходе хозяйственной деятельности нескольких местообитаний тритонов. Численность городских популяций в большинстве случаев невысока, но иногда значительна даже в местообитаниях, существенно трансформированных человеком (табл. 5), т. е. картина встречаемости обыкновенного тритона в городах Урала во многом совпадает с ситуацией в городах Великобритании. По-видимому, сравнительно широкое распространение обыкновенного тритона в городской черте объясняется биологическими особенностями этого вида.

Таблица 5

Плотность амфибий, ос/га

Зона	№ площадки	Взрослые	Сеголетки
	R. arvalis		
К	15	120	
IV	58	8,89	10,34
III	9	33,33	55,56
II	6	66,67	316,7
	R. temporaria		
III	9	88,89	44,4
II	2	100	150
	S. keyserlingii		
К	15	80	26,6
IV	55	5,45	1,81

Небольшие размеры тела и скрытный образ жизни снижают уязвимость животных со стороны человека, а способность размножаться в небольших водоемах позволяет осуществлять воспроизводство в городских условиях. В отличие от другого местного вида хвостатых – сибирского углозуба, обитающего и размножающегося только в пригороде и лесопарковой зоне, обыкновенный тритон менее требователен к освещенности и температуре водоемов, изменениям химизма среды и видового состава растительных сообществ.

В тех местообитаниях, где численность сибирского углозуба стабильна, он, как правило, многочисленнее обыкновенного тритона (см. табл. 5). В более измененных местообитаниях соотношение меняется в сторону преобладания тритонов. Экспертная оценка видового состава амфибий в районе Нижнетагильского металлургического комбината в 1988 г. показала, что обыкновенный тритон начинает встречаться с 14-го километра от основных промплощадок, а сибирский углозуб – только с 25–27-го.

Обыкновенный тритон – вид, потенциальные возможности которого позволяют обитать в водоемах городских парков и садов, может также служить индикатором состояния окружающей среды. В сравнении с сибирским углозубом он обладает большой эвритопностью. Место, занимаемое обыкновенным тритоном в экосистемах города, и особенности его популяций определяются

видовой спецификой, относительной толерантностью к изменениям химизма среды и экологической пластичностью, которой сопутствует ряд общих закономерностей, в целом характерных для городских изолятов амфибий.

Травяная лягушка менее экологически пластична в сравнении с остромордой (Вершинин, 1987а; Вершинин, Трубецкая, 1992), и ее распространение на городских территориях более ограниченно. Это определяется особенностями биологии вида: зимовка протекает в поймах, в ямах с ключами; кроме того, она нуждается во влажной подстилке, вследствие чего в зонах активной рекреации оттесняется к берегам водоемов (Шарыгин, Ушаков, 1979). Места зимовки и размножения – наиболее значимые среди прочих параметров местообитаний *R. temporaria* (Лебединский, 1984а; Cummins, 1989а). Именно потому, что остромордая лягушка способна использовать более широкий диапазон биотопов (Rahmel, Eikhorst, 1988), отмечается снижение встречаемости травяной лягушки на городских территориях (Банников, Исаков, 1967; Burton, 1976; Cooke 1972, 1985) и при изменении среды человеком (Cooke, Arnold, 1982). В.И. Гаранин (1964) объясняет такое снижение численности расширением ареала остромордой лягушки в связи с сокращением лесных массивов. В.И. Астрадамов (1973) полагает, что снижение влажности биотопов привело к вытеснению более влаголюбивой *R. temporaria*.

Вместе с тем при наличии пригодных биотопов травяная лягушка может превосходить по численности (рис. 11, 12, 13) и плотности (табл. 5) другие виды амфибий (Лебединский, 1981; Beebee, 1979), колонизируя создаваемые искусственные пруды (Banks, Laverick, 1986) и отсутствуя лишь в местах наиболее активной хозяйственной деятельности (Hildmann, Kronshage, 1988). Средняя плотность травяных лягушек в зонах II и III в 1984 г. составляла у взрослых – 100 и 88,9 ос/га, у сеголеток – 150 и 44,4 ос/га соответственно. Для сравнения: в разных типах естественных ландшафтов плотность *R. temporaria* колеблется от 2,1 до 116 ос/га (в среднем – 28 ос/га; Гончаренко, 1988). В одинаковых условиях развития остромордая лягушка имеет более высокую изменчивость темпов роста и развития, представленную практически полностью средовой компонентой (Сурова, 1988). При совместном обитании этих видов личинки остромордой лягушки подавляются личинками травяной (Пикулик, 1976). Полевые эксперименты показали (Loman, 1994), что *R. temporaria* в условиях повышенной конкуренции метаморфизируют раньше; сеголетки

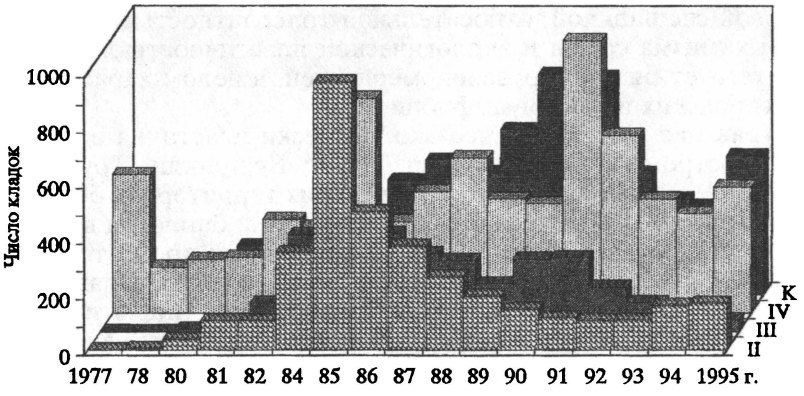


Рис. 12. Динамика числа кладок *Rana arvalis* по зонам

остромордой лягушки более чувствительны к действию плотности, чем сходные с ними по размерам сеголетки травяной (Ляпков, 1988). Некоторые авторы (Lardner, 1995) предполагают наличие конкуренции между остромордой и травяной лягушками.

По данным Л.П. Сабанеева (1874), травяная лягушка была «...широко распространена на Екатеринбургском Урале». Еще 40 лет назад *R. temporaria* была здесь многочисленной и встречалась чаще. Вероятно, сокращение численности в первую очередь связано с исчезновением ключей и загрязнением промышленными отходами рек, где зимуют лягушки (Топоркова, 1973). Это подтверждают и результаты эмбриональной и личиночной вы-

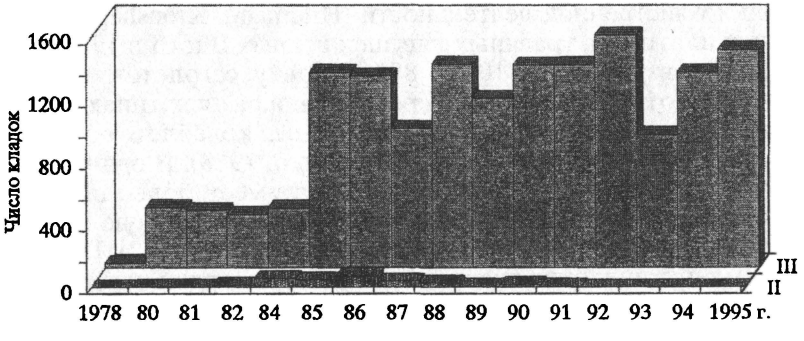


Рис. 13. Динамика числа кладок *Rana temporaria* в зонах II, III

живаемости *R. arvalis* и *R. temporaria* при загрязнении детергентами (Трубецкая, 1994) – смертность эмбрионов травяной лягушки вдвое выше.

Наиболее успешно воспроизводящийся на территории Екатеринбурга и других городов Урала вид – остромордая лягушка, доминирующая и в естественных экосистемах Урала (Вершинин, 1980а, б, 1983б; Вершинин, Топоркова, 1981). Адаптивные возможности *R. arvalis*, обитающих на Крайнем Севере, «... достигают изумительного совершенства – даже при температуре около 0° их пищеварительные ферменты остаются высокоактивными, усиливается амплитуда сокращений и возрастает скорость развития напряжения сердечной мышцы» (Шварц, 1974а, с. 12).

Проведенные нами в 1984 г. учеты (Вершинин, 1987а) показали, что наибольшая плотность остромордых лягушек характерна для загородной популяции (Талицкий р-н, Свердловская обл.) – 120 ос/га. В пределах городской черты максимальная плотность взрослых остромордых лягушек приходится на наиболее урбанизированные местообитания (в зоне многоэтажной застройки) – до 66,7 ос/га; в зоне малоэтажной застройки плотность ниже – 33,3 ос/га, а в лесопарке – 6,9 ос/га. Говоря о плотности земноводных на 1 га в городской черте, мы имеем в виду локальную плотность в местообитаниях. Конечно, в среднем для всей городской территории плотность амфибий из-за малой численности низка. Количество комков икры остромордой лягушки на 10 м^2 водной поверхности для зон с различной степенью урбанизации оказалось наибольшим в лесопарке (0,89), а наименьшим – в зоне многоэтажной застройки (0,13), т. е. при сопоставимой площади нерестовых водоемов, наземных площадей, пригодных для обитания амфибий, их гораздо меньше в зонах со значительной степенью урбанизации. Учеты сеголеток на пробных площадках дали сходные со взрослыми результаты (см. табл. 5).

Высокий полиморфизм и широкая норма реакции способствуют успеху в размножении и наибольшей распространенности остромордой лягушки в техногенных ландшафтах. Поскольку она зимует на суше, ей для этого не требуются аэрируемые непромерзающие водоемы. Широкое распространение данного вида связано, по-видимому, и с тем, что зимующие на суше амфибии способны переносить более низкие температуры по сравнению с лягушками, зимующими в воде. Устойчивость к низким температурам обеспечивается накоплением в организме наземнозимующих амфибий глицерина (Schmid, 1982). Для размноже-

ния *R. arvalis* использует как естественные, так и искусственные по происхождению водоемы (Ларионов, 1923; Топоркова, 1977). В водоемах техногенного происхождения, возникших несколько лет назад в лесном массиве, может размножаться до 90 % половозрелых самок популяции остромордой лягушки (Ищенко, 1978а). Размножение и развитие наблюдаются в различных по размерам, температурному режиму и освещенности водоемах. Небольшие размеры тела (в сравнении с травяной) делают этот вид менее уязвимым со стороны человека в условиях городских местообитаний, поэтому *R. arvalis* встречается во всех биотопах городской черты, где обитают земноводные.

У интродуцированной в Екатеринбурге озерной лягушки даже в условиях теплового загрязнения водоемов размножение происходит не каждый год и не во всех изолятах (Вершинин, 1990б). О расширении ее ареала, связанном с деятельностью человека, известно из целого ряда работ (Белимов, Седалищев, 1980; Топоркова, 1977, 1978; Топоркова и др., 1979; Иванова, 1995). Северная граница естественного распространения этого вида на Урале проходит значительно южнее г. Екатеринбурга (Топоркова, 1973). Распространение озерной лягушки за пределы естественного ареала стало возможным благодаря производственной деятельности человека и связанному с ней тепловому загрязнению среды. Источником интродукции в таких случаях служат медико-биологические учреждения или рыбоводческие комплексы (Топоркова, 1978). Известно, что в пределах своего ареала этот вид проявляет исключительную стойкость к загрязнению и антропогенной трансформации среды (Мисюра, 1989).

Сообщение о зеленых лягушках на Екатеринбургском Урале, относящееся к 1874 г. (Сабанеев, 1874), по-видимому, было ошибочным (Топоркова, 1973). В Екатеринбурге первый единичный экземпляр *R. ridibunda* отмечен В.Г. Ищенко в районе оз. Шарташ в 1965 г. (перс. сообщ.), а первый ток – Е.Л. Щупак в 1967 г. в пруду на р. Исети в районе Центрального парка культуры и отдыха (перс. сообщ.). В 1977 – 1978 гг. в центральной части г. Екатеринбурга (Вершинин, 1981; Вершинин, Топоркова 1981) обнаружены две постоянные группировки озерной лягушки: одна – численностью 15 – 20 особей (по ул. Белинского), другая – около 100 половозрелых особей (по ул. Крылова). В 1980 г. на городской территории впервые было отмечено размножение озерной лягушки в изолированных водоемах на берегу р. Исети (по ул. Крылова). В 1986 г. обнаружена группировка по ул. Куй-

бышева численностью около 20 ос. Единичные экземпляры неоднократно встречались в ряде водоемов городской черты, но размножения не наблюдалось.

Не исключено, что озерная лягушка, лучше переносящая антропогенное воздействие, в некоторых случаях способна оказывать отрицательное влияние на уровень воспроизводства местных видов земноводных, поедая их личинок и сеголеток (Вершинин, 1990б; Ляпков, 1989; Яковлев, 1990). В Швейцарии *R. ridibunda* вытесняет два вида эндемичных зеленых лягушек *R. lessonae* и *R. esculenta*, а также других амфибий; на Пиренейском полуострове *R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, гибридизируя с *R. perezi*, создают опасность для исчезновения последней (Arano et al., 1995). Интродукция *R. catesbeiana* в США в условиях разрушения естественных мест обитания также приводит к сокращению численности аборигенных видов амфибий (Moyle, 1973).

Наличие теплового загрязнения в городах создает потенциальную возможность для возникновения локальных популяций озерной лягушки за пределами естественного ареала. Так, в 1981 г. *R. ridibunda* отмечена в г. Челябинске (Вершинин, 1983б). За годы наблюдений ее обнаруживали в ряде водоемов г. Екатеринбурга, находящихся в непосредственной близости от р. Исети. Вследствие интродукции (возможно, неоднократной) она постоянно встречалась на пяти участках и в трех из них отмечалось размножение, происходящее не каждый год, как это бывает на северном пределе распространения вида (Шварц, 1980). За период наблюдений сеголетки отмечались в 1980, 1981, 1986, 1988–1991, 1994, 1997, 1998–2003 гг. В 1998 г. впервые зафиксировано размножение озерной лягушки в зоне малоэтажной застройки и лесопарке. Ее распространение на северо-восток стало возможным благодаря производственной деятельности человека и наличию термальных аномалий антропогенного происхождения (Средний Урал, Якутск, Алтай, Сибирь). Исследование С.Н. Литвинчука и Й. Плётнера (перс. сообщ.) позволило установить, что источником интродукции данного вида послужили *R. ridibunda* с Украины (гаплотип по гену ND3 такой же, как у екатеринбургских и нижнетагильских лягушек, найден в Харьковской, Киевской, Житомирской, Херсонской, Одесской и Воронежской областях).

Появление видов-интродуцентов при изменении среды в городской черте – одна из сторон антропогенной трансформации экосистем. Можно сказать, что в настоящее время *R. ridibunda* – типичный синантропный вид амфибий на Урале.

Таблица 6

Верхний предел выживаемости в период метаморфоза в городских популяциях амфибий, % от количества отложенных икринок

Зона	Сибирский углозуб	Озерная лягушка	Остромордая лягушка	Травяная лягушка
Многоэтажная застройка	Не воспроизводится	57,7	5,0	2,5
Малоэтажная застройка	–"–	Нет данных	2,3	2,0
Лесопарк	18,1	–"–	3,39	Нет данных
Загородная популяция	0,5 (Тагирова, 1978)	Не воспроизводится	0,69	–"–

В 1998 г. в Парке лесоводов России (Екатеринбург) метаморфизировало не менее 70 000 сеголеток озерной лягушки. Очевидно, что анализ взаимоотношений между этим видом и бурыми лягушками очень важен. Этой проблемой мы начали заниматься в 2001 г. и получили очень любопытные результаты. Оказалось, что на городских территорииях конкурентные взаимоотношения на уровне сеголеток отсутствуют. Можно было бы ожидать прямого хищничества взрослых особей *R. ridibunda* по отношению к молоди (личинки, сеголетки) аборигенных видов, но, по предварительным данным (Вершинин, Ильина, 2003), это не подтверждается.

Толерантность амфибий к процессу урбанизации можно оценить по выживаемости личинок и сеголеток. Максимальные значения выживаемости (сразу после прохождения метаморфоза) видов в условиях разного уровня антропогенного воздействия приведены в табл. 6. В процессе урбанизации пространственная структура популяций земноводных значительно преобразуется. Кроме пространственной изоляции, для городских местообитаний амфибий характерно резкое сокращение площади их наземной части. Нередко она представлена полосой прибрежной растительности шириной всего 3–4 м. Популяции в зоне II занимают небольшие по площади участки, но плотность животных здесь выше, чем в III зоне и лесопарке (Вершинин, Криницын, 1985). Высокая локальная плотность – следствие пространственной ограниченности наземной части городских местообитаний земноводных.

В естественных популяциях амфибий между микропопуляциями существует постоянный обмен особями. Поэтому значительный отход или гибель одной из микропопуляций не означа-

ет неудачи для популяции в целом (Шварц, 1980), поскольку число микропопуляций велико. Ситуация на городских территориях иная. Здесь большинство популяций (не разделенных на несколько микропопуляций) пространственно разобщены и не имеют контакта друг с другом. При этом количество таких группировок и их численность на наиболее урбанизированных участках территории крайне малы (см. табл. 5) в сравнении с численностью естественных популяций, для которых приводятся пределы от сотен до десятков тысяч особей (Яблоков, 1987). Поэтому неудача в воспроизводстве каждой конкретной группировки имеет более серьезные для нее последствия (вплоть до полного исчезновения) из-за отсутствия притока мигрантов. Известно, что фрагментация леса препятствует реколонизации биотопов (Richards et al., 1994). Описаны (Gulve, 1994) случаи исчезновения микропопуляций *R. lessonae* в Швеции при достижении критического уровня изоляции в сочетании со значительным вкладом стохастической среды системы.

В черте обследованных нами городов можно отметить общие закономерности распределения земноводных: практически лишена земноводных (единичные встречи) центральная часть города с многоэтажной застройкой и асфальтовыми площадями из-за отсутствия мест, пригодных для размножения и обитания. Усиление урбанизации может привести к тому, что земноводные исчезнут и из II зоны. Группировки земноводных встречаются по границам центральной части города на осваиваемых территориях районов многоэтажных построек (зона II). Эта зона слабо населена хвостатыми амфибиями. Здесь встречаются главным образом бесхвостые амфибии: *R. ridibunda, R. arvalis*, в меньшей мере *R. temporaria,* причем преобладает остромордая лягушка. Наиболее разнообразен видовой состав земноводных в зоне малоэтажной застройки (зона III). Сюда заходят виды, ставшие в этом регионе синантропными, поскольку они способны размножаться только в среде, измененной человеком (озерная лягушка). Встречаются и лесные виды (сибирский углозуб), успешное воспроизводство которых невозможно в местообитаниях, заметно измененных человеком. Поэтому в одном местообитании III зоны можно встретить до пяти видов земноводных. Видовой состав лесопарковой зоны (IV) мало чем отличается от такового вне городской черты (сибирский углозуб, обыкновенный тритон, остромордая и травяная лягушки). Только типично лесной вид – серая жаба, отмечавшаяся нами за городом, полно-

стью отсутствует в лесопарковой зоне. Не обнаружен данный вид в антропогенных ландшафтах и в других частях ареала: Пущино (Зубакин и др., 1981), Горький (Лебединский, 1981), Лондон (Beebee, 1981).

Таким образом, изучение размещения амфибий на городской территории и ряда особенностей популяций в течение длительного периода показало, что наиболее уязвимы примитивные, древние по происхождению виды (серая жаба, сибирский углозуб, в меньшей степени – обыкновенный тритон). В этих условиях преимуществом обладают относительно «молодые» виды, более экологически пластичные и эвритопные, которые часто доминируют в естественных экосистемах, широко распространенные (и хорошо воспроизводящиеся) в городской черте, обладающие преимуществом в условиях урбанизированных ландшафтов.

2.5. ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЧИСЛЕННОСТЬ, ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

Известно, что в результате антропогенной трансформации среды изменяются показатели суммарного обилия видов мелких млекопитающих в сообществе, которые связаны с техногенной нагрузкой отрицательной зависимостью. Различные типы загрязнения могут влиять на показатели видового разнообразия, выровненности и числа видов в сообществе, а также на параметры, отражающие долевое участие и обилие видов разных экологических групп в сообществе мелких млекопитающих (Лукьянова и др., 1994). Тип, уровень и амплитуда популяционной динамики численности мелких млекопитающих существенно модифицируются под действием антропогенных факторов. В частности, при значительном загрязнении среды выбросами металлургического производства популяционная динамика численности приобретает дизъюнктивный (разорванный) характер, присущий нестабильным временным поселениям мелких млекопитающих в субоптимальных местообитаниях. Численность в таких условиях поддерживается на низком уровне за счет регулярной иммиграции животных из сохранившихся донорных местообитаний. При этом маргинальные популяции мелких млекопитающих более чувствительны к воздействию факторов техногенного загрязнения в сравнении с популяциями из центра видового

ареала. В условиях умеренных широт техногенная нагрузка средней интенсивности, как правило, приводит к возрастанию временнóй амплитуды популяционной динамики (Лукьянова, 1990; Лукьянова и др., 1994). При локальных загрязнениях среды (нефтезагрязнения и др.) на небольших по площади участках, образующих определенную территориальную мозаику, тип динамики численности мелких млекопитающих, как правило, не меняется, а амплитуда динамики вследствие снижения верхнего предела экологической емкости среды приобретает более «сглаженный» характер (Гашев, 1991).

Антропогенное преобразование среды во многом связано не с прямыми токсическими воздействиями, а с трансформациями растительной и ландшафтной компонент, т. е. со спецификой пространственной организации сообществ на таких территориях.

Сведений о видовом составе, закономерностях пространственного распределения и популяционной динамики мелких млекопитающих селитебных комплексов Урала сравнительно немного. Начальными стадиями развития селитебных комплексов считается появление сельских ландшафтов, а также трансформация пригородных территорий под действием рекреационной нагрузки.

Лесопарковые зоны представляют собой сочетание элементов культурного ландшафта с естественной средой. На их территории в результате рекреации и хозяйственной деятельности человека формируются совершенно специфические экосистемы, которые тем не менее еще сохраняют определенную общность с естественными. В силу этих и других причин формируется видовой состав животных, основу которого составляют мелкие млекопитающие, многие виды которых способны наносить серьезный ущерб культурным насаждениям, а также являются резервуаром ряда опасных инфекционных заболеваний.

Одним из существенных факторов, воздействующим на мелких млекопитающих в зеленых зонах города, является рекреация (Черноусова, 1996, 2000, 2002; Chernousova, Tolkach, 2002). Изучение влияния процессов урбанизации на мелких млекопитающих позволило выявить ряд закономерностей в формировании видового состава и демографических параметров сообществ грызунов и бурозубок в лесопарках г. Екатеринбурга. Просветление леса и снижение густоты травяного покрова приводят к уменьшению количества укрытий для мелких млекопитающих и снижению их численности. Видовое разнообразие за-

висит от разнообразия биотопов лесопарков. Вероятно, уровень беспокойства и наличие укрытий в значительной мере оказывают влияние на численность мелких млекопитающих (Chernousova, 1996).

К настоящему времени установлено, что на территории городской агломерации Екатеринбурга встречается шесть видов бурозубок: *Sorex araneus, S. caecutiens, S. isodon, S. tundrensis, S. minutus, S. minutissimus* и 12 видов несинантропных грызунов: *Apodemus agrarius, A. uralensis, Microtus arvalis, M. agrestis, M. oeconomus, Clethrionomys glareolus, C. rutilus, C. rufocanus, Sicista betulina, Micromys minutus, Tamias sibiricus, Sciurus vulgaris.* В работе анализируются только видовые комплексы мелких насекомоядных и мышевидных грызунов.

Как мы уже отмечали в главе 1, по ряду показателей состояния среды лесопарки Екатеринбурга делятся на сильно- и слаботрансформированные. Данные по количеству и соотношению видов (рис. 14) также позволяют расположить рассматриваемые территории по градиенту антропогенной модификации. Значительный уровень трансформации характеризуется бедным видовым спектром мелких млекопитающих, отсутствием или низкой долей (до 10 %) насекомоядных (бурозубок) и преобладанием (90–100 %) грызунов (мышей и полевок). Уменьшение антропогенного воздействия сопровождается ростом доли бурозубок (до 39 %), расширением видового спектра мышевидных грызунов (до 11 видов) с преобладанием полевок. Промежуточное положение по этим показателям занимает Уктусский лесопарк, что, по-видимому, связано с его ландшафтными особенностями (расположение на скальном гребне). Характер градиента изученных локалитетов отражен в дендрограмме сходства видовых комплексов (рис. 15). Кроме того, показателем трансформации естественных лесных сообществ можно считать появление в составе грызунов нехарактерного для них вида *Apodemus agrarius*. В некоторых местах он достигает высокой численности, становясь фоновым видом, т. е. является индикатором определенного порога трансформированности естественного лесного сообщества.

Однако в целом для города характерно видовое разнообразие мелких млекопитающих, обнаруженное в окружающих лесах. Процесс изменения численности грызунов и представителей лесных видов насекомоядных синхронен с его динамикой в регионе. Специфика сообществ мелких млекопитающих в лесопар-

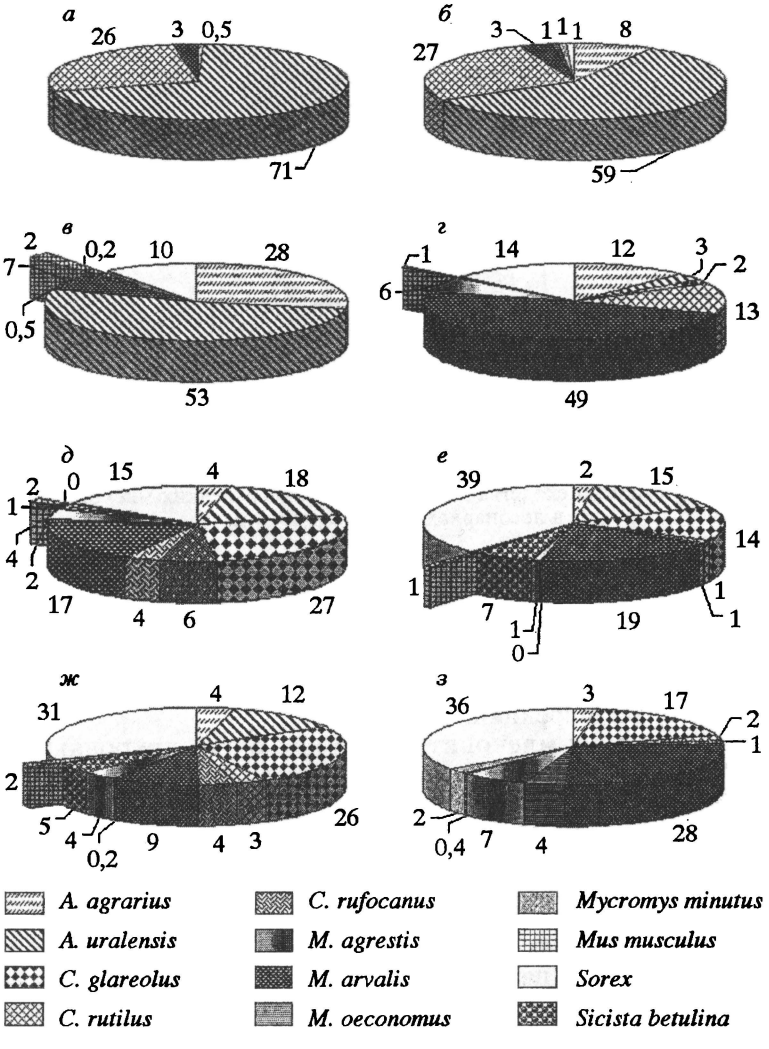


Рис. 14. Соотношение видов (%) мелких млекопитающих в лесопарках г. Екатеринбурга:

а – ЦПКиО, *б* – парк Лесоводов России, *в* – дендрарий, *г* – Уктусский, *д* – Юго-Западный, *е* – Шувакишский, *ж* – Калиновский, *з* – биостанция УрГУ

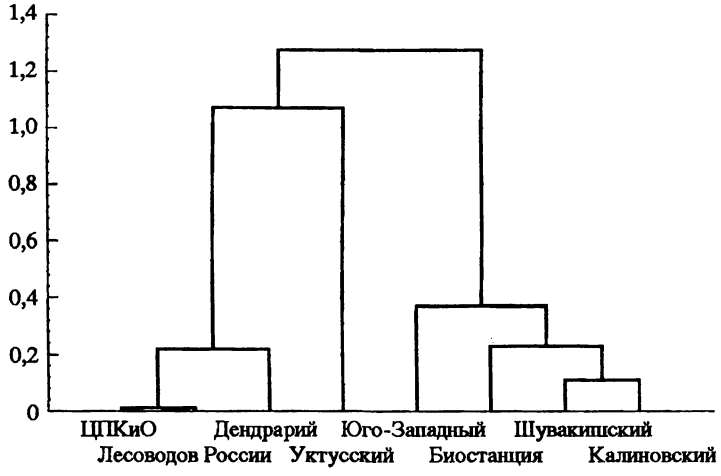


Рис. 15. Дендрограмма сходства видовых комплексов мелких млекопитающих в лесопарках г. Екатеринбурга

ках связана с появлением несвойственных лесам видов. Обычно их численность в лесопарках невысокая (табл. 7), при депрессии естественных видов достигает высоких показателей, удерживая таким образом уровень численности сообщества от значительного снижения, что может иметь значение для поддержания природно-очаговых инфекций.

Анализ мелких млекопитающих как очага природных инфекций показал, что передача возбудителя инфекции происходит через наиболее массовые в данный отрезок времени виды-доминанты. В силу общности паразитофауны полевок родов *Clethrionomys* и *Microtus* и мышей рода *Apodemus* инфекция и инвазия – связующие звенья внутри сообщества грызунов, позволяющие рассматривать их как единую систему, где разные виды связаны обитанием на общей территории и как носители общих инфекций и паразитов. Такой подход позволяет говорить о динамике численности сообществ грызунов как единой системе.

Бурозубки, имея широкий спектр питания, способны адаптироваться к довольно разнообразным условиям среды, о чем свидетельствует их обширный ареал. Безусловно, урбанизация отражается на специфике протекания всего жизненного цикла животных. Следовательно, адаптация бурозубок к этим условиям

Таблица 7

Относительная численность грызунов в контроле и лесопарках, экз. на 100 лов.-сут

Год	Контроль	Дендрарий	Лесопарки
2000	17,3	15,7	11,3
2001	12,3	15,3	27,0
2002	2,3	18,1	5,5

существования на популяционном уровне представляет определенный интерес при исследовании влияния среды на биологическое разнообразие животных.

Видовое разнообразие бурозубок на урбанизированных территориях снижается, и структура сообществ смещается в сторону доминирования наиболее экологически пластичного вида – *Sorex araneus*. В центре города (в дендрарии) его доля составила приблизительно 92,5 %, в лесопарках – 91 %, в контроле – около 83,5 %. Закономерности, полученные нами для сообществ бурозубок, отличаются от закономерностей этих же локалитетов, где никогда не отмечалось такого глобального доминирования одного вида (Черноусова, 1996, 2000). Преобладание обыкновенной бурозубки как наиболее эвритопного вида в населении землероек вообще характерно для Среднего Урала (Большаков, Бердюгин, 1997; Шварц и др., 1992), но, по нашим данным, прослеживается тенденция к увеличению степени ее доминирования в антропогенных ландшафтах по сравнению с естественными. При этом в сообществах бурозубок различных локалитетов отмечается разная степень устойчивости к действию урбанизации.

Индекс видового разнообразия (μ) и доли редких видов (*h*), рассчитанные по Л.А. Животовскому (1980), приведены в табл. 8, а значимость различий – в табл. 9.

Как видно из табл. 8 и 9, индекс видового разнообразия максимален в контроле. Из всех городских территорий с ним был сравним только индекс Юго-Западного лесопарка, но значимо отличался только от индекса Северного лесопарка и дендрария. Напротив, в дендрарии Ботанического сада УрО РАН видовое разнообразие было самым низким и достоверно отличалось не только от контроля, но и почти от всех лесопарков, кроме Южного (результат высокой ошибки среднего в Южном лесопарке – табл. 9).

Таблица 8

Индекс видового разнообразия (μ) и доли редких видов (*h*)

Локалитет	Контроль	Дендрарий	Лесопарк			
			Северо-восточный	Южный	Северный	Юго-Западный
μ	2,07±0,13	0,96±0,21	1,57±0,17	1,53±0,28	1,52±0,13	1,88±0,18
h	0,31±0,04	0,52±0,11	0,48±0,10	0,24±0,14	0,52±0,04	0,49±0,04

Таблица 9

Значимость различий коэффициентов видового разнообразия между различными локалитетами

Объекты сравнения	Критерий сравнения
Контроль – дендрарий	4,65***
Контроль – Северный лесопарк	2,99**
Дендрарий – Северо-Восточный лесопарк	2,32*
Дендрарий – Северный лесопарк	2,35*
Дендрарий – Юго-Западный лесопарк	3,33**

* $p < 0,05$.
** $p < 0,01$.
*** $p < 0,001$.

По динамике численности обследованные популяции бурозубок разделились на три группы (рис. 16): первая – со слабо выраженными флуктуациями (с незначительным ростом в 2002 г.) – участок внутри города (дендрарий Ботсада УрО РАН); вторая – динамика с выраженными пиками численности в 2001 г., ее резким снижением в 2002 г. и плавным повышением к 2004 г. – Северо-Западный и Северо-Восточный лесопарки; третья – с пиком в 2000 г., падением в 2001 г. и незначительными колебаниями (только в контроле) в последующие годы с плавным снижением к 2004 г. – контроль и Юго-Западный лесопарк (см. рис. 13).

Разнотипная динамика численности сообществ бурозубок является адаптивным ответом на мозаичные условия городской среды и представляет собой оптимальный путь приспособления к локальным условиям местообитания. Результат подобной стратегии – наличие трех указанных выше типов динамики численности бурозубок в пределах городской агломерации.

Таким образом, антропогенная трансформация среды обитания изменяет видовое разнообразие и структуру доминирования

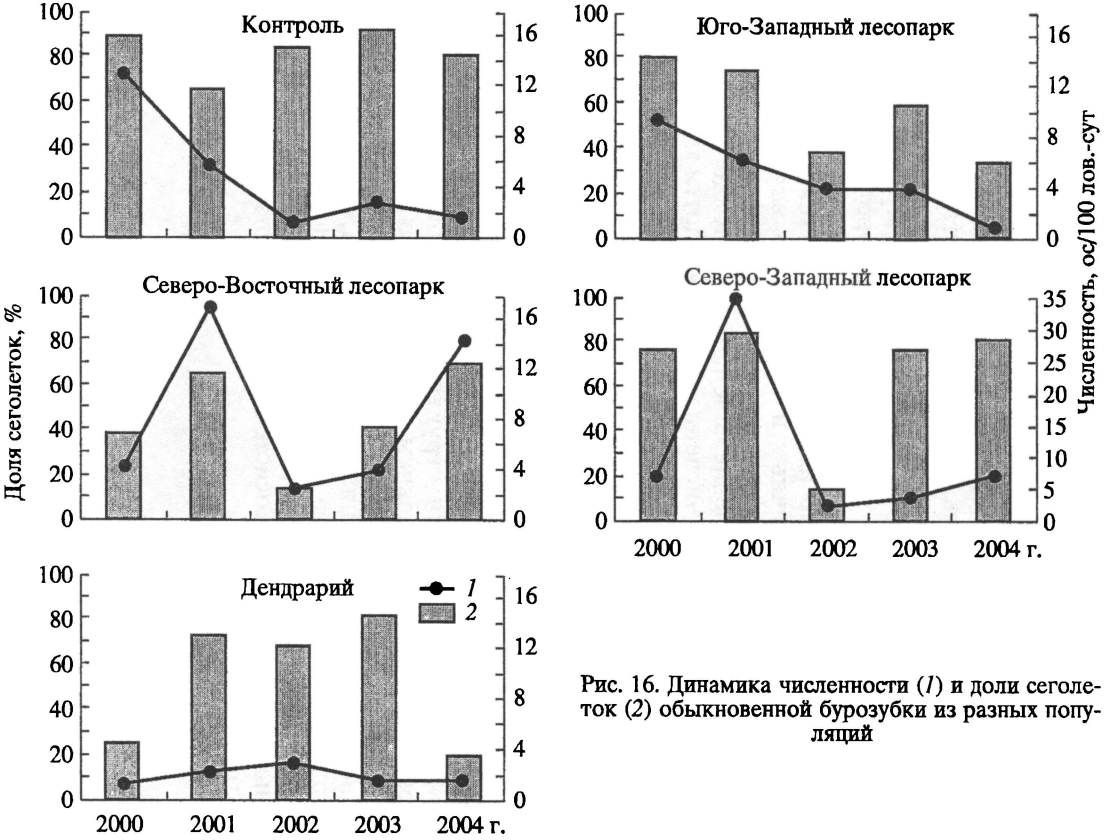


Рис. 16. Динамика численности (*1*) и доли сеголеток (*2*) обыкновенной бурозубки из разных популяций

в сообществах мелких млекопитающих. Распределение видов в сообществах грызунов и бурозубок становится менее равномерным и смещается в сторону доминирования наиболее экологически пластичных видов. Урбанизация приводит к появлению нетипичных для лесных сообществ, а в ряде случаев и для данной географической подзоны, видов. Новые доминанты занимают в биоценозах экологические ниши прежних, ставших редкими. Перестройка структуры сообществ мелких млекопитающих способствует формированию особой системы поддержания и передачи ряда природно-очаговых инфекций на городских и пригородных территориях.

Процесс формирования антропоценозов начинается с исчезновения наименее пластичных и толерантных видов и общего снижения численности и плотности большинства из них. Вслед за этим происходят дробление сплошных ареалов на мозаичные и дальнейшее снижение численности. Отмечаются негативные изменения в популяциях лесных (несинантропных) видов, происходит биоаккумуляция загрязнений.

Пространственная структура популяции существенно влияет на ее генетическую структуру (Ищенко, 1978б, 1982; Vershinin, 2000), что подтверждают также данные по интродукции и реинтродукции соболя и других промысловых видов (Монахов, 2002). По этой причине особенности пространственной организации рассматриваемых сообществ не могут не оказывать влияние на формирование специфики структуры популяций, населяющих территории с высоким уровнем антропогенного воздействия.

При значительном уровне изменений возникают изоляты, наблюдается специфика динамики численности, отмечаются фенотипические особенности, нередко отражающие специфику генетической структуры. Появляются виды-вселенцы, нехарактерные для природных экосистем данной ландшафтно-климатической зоны.

Глава 3

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

Комплексные исследования в экосистемах антропогенных ландшафтов свидетельствуют об изменении биологического разнообразия на всех структурных уровнях организации биоты. Длительное устойчивое существование популяций в таких условиях предполагает наличие адаптивных изменений разных уровней.

Использование в работе видовых комплексов животных различных систематических групп в сочетании с популяционным подходом существенно повышает объективность получаемой информации и дает возможность выработать общую концепцию устойчивости и адаптации популяций, видовых сообществ и экосистем антропогенных ландшафтов. Применение разнообразных методик и техники полевого и лабораторного эксперимента позволяет глубже понять причины ряда процессов, протекающих в популяциях антропоценозов.

3.1. АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ

Индивидуальная приспособляемость имеет огромные преимущества в случае быстрых изменений среды. Это – первые шаги дальнейшего преобразования вида в более медленном процессе эволюции. Адаптивная модификация устанавливается при смене среды в первом же поколении у всех особей (Шмальгаузен, 1983). «Популяция определяет свою судьбу, дирижируя физиологическим состоянием слагающих ее индивидов, ...» (Шварц, 1973), однако это происходит до тех пор, пока организмы остаются частью единой популяции. По этой причине изучение физиологической специфики животных из популяций, находящихся

в экстремальных условиях трансформированной человеком среды, позволяет за небольшой (в сравнении с зоологическими методиками) срок получить новые сведения о процессах адаптации и микроэволюции в популяциях, населяющих антропогенные ландшафты.

3.1.1. Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий

Благодаря большой чувствительности водных организмов к длительным воздействиям малых концентраций поллютантов состояние водных биоценозов в конечном итоге служит лучшим критерием изменений химизма воды (Шварц, 1954; Буяновская, 1973). Для оценки изменений в состоянии гидросферы давно используются различные гидробионты. Наибольшее количество исследований выполнено на рыбах и беспозвоночных, менее изучены амфибии. Между тем, как было отмечено выше, эти животные, чье развитие происходит в водной среде, реагируют на малейшее изменение ее состава. Имеются сведения об индивидуальных (и популяционных) реакциях амфибий на загрязнение и урбанизацию (Плисс, Худолей, 1979; Rose, Harshbarger, 1977; Ilosvay, 1977; Feldmann, 1978). Многие из этих реакций неблагоприятны и носят характер известного нарушения строения (Шмальгаузен, 1983), так как формы реагирования развивались исторически в некоторой конкретной, хотя и колеблющейся среде, в которой не было современных поллютантов и других антропогенных факторов.

Наиболее информативны показатели, представляющие собой нормальные, легко обратимые структурно-функциональные реакции, свойственные устойчивым в своем фенотипическом выражении организмам (к ним относятся и амфибии) с более автономным развитием (Шмальгаузен, 1983). С.С. Шварц (1954) отмечал высокую чувствительность морфофизиологических характеристик амфибий к присутствию микроэлементов в воде. Это во многом обусловлено такой биологической особенностью земноводных, как высокая кожная проницаемость, которая делает их в высшей степени уязвимыми по отношению к загрязнению среды.

Известно, что в условиях значительного загрязнения у амфибий наблюдаются изменения белкового и липидного обмена (Мисюра, 1982), увеличение массы мембран клеток, что, по-видимому, может снижать их проницаемость для поллютантов

Таблица 10

Натриевая проницаемость кожи лягушек, мВ

Зона	Сеголетки 1989 г.				Сеголетки 1993 г.	
	Без воздействия KJ	*N*	Воздействие KJ	*N*	Без воздействия KJ	*N*
II	19,0±5,8	15	19,9±6,9	6	4,95±2,05	24
III	30,8±5,8	15	28,6±4,9	12	6,88±2,89	12
IV	42,7±7,5	9	38,6±5,7	9	12,47±2,05	24
K	47,1±4,6	24	30,9±6,9	6	17,90±2,89	12

(Мисюра, 1989). Как уже отмечалось выше, водоемы зон много- и малоэтажной застройки, наиболее подверженные антропогенному воздействию, отличаются значительной общей минерализацией, высоким содержанием сульфатов и нефтепродуктов в сравнении с лесопарковой зоной и загородным участком (Вершинин, 1985а).

Исследование натриевой проницаемости кожи остромордых лягушек (метаморфизировавших сеголеток в 1993 г. и росших сеголеток перед зимовкой в 1989 г.) выявило ряд значимых различий (табл. 10). Установлено, что проницаемость кожи животных в зонах много- и малоэтажной застройки более чем вдвое ниже, чем у животных лесопарковой зоны и загородной популяции, т. е. она закономерно снижается обратно пропорционально градиенту загрязнения. Достоверность данной зависимости, полученной в 1989 г. на сеголетках *R. arvalis* и *R. temporaria*, была очень высока ($F = 8{,}432$, $p < 0{,}0001$). Межвидовые различия носили менее ярко выраженный характер ($p = 0{,}002$), и в целом натриевая проницаемость кожи травяной лягушки оказалась меньше, чем у остромордой. В 1993 г. различия в кожной проницаемости у сеголеток остромордой лягушки также были достоверно значимы ($F = 5{,}393$, $p = 0{,}002$). При воздействии раствора KJ на кожный лоскут значения РЭП (разность электрических потенциалов) у сеголеток II зоны остаются практически без изменений, а у животных из других зон снижаются, вследствие чего достоверные различия между зонами исчезают. Отмывание кожи в растворе Рингера не приводит к восстановлению различий: у сеголеток II зоны РЭП остается на прежнем уровне, а у сеголеток других зон данный показатель не восстанавливается до исходного уровня.

Первоначально нами была выдвинута гипотеза, согласно которой снижение интенсивности натриевого обмена через кожу у амфибий носит адаптивный характер, связано с изменениями структуры и белково-липидного состава кожных покровов, представляет собой защитную реакцию на загрязнение, свидетельствует об определенной степени трансформации биоценозов, а также отражает уровень изменений химизма среды местообитаний. Проведенный впоследствии анализ данных показал наличие значимых отличий между морфами. У особей морфы striata проницаемость была существенно ниже (при разных режимах тестирования значимость различий варьировала – значения *p* изменялись от 0,004 до 0,0005). Оказалось, что зональные различия в кожной проницаемости обусловлены исключительно ростом доли полосатых особей в популяциях зон II и III. Таким образом, в данном случае более уместно говорить о преадаптации.

Чтобы иметь возможность успешно проникнуть в новую нишу или адаптивную зону, вид должен быть преадаптирован к ней; организм называют преадаптированным, если он способен переходить в новый биотоп; структуру называют преадаптированной, если она может взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной (Майр, 1974). K.R. Porter (1972) считает наличие определенных преадаптаций необходимым условием успешной быстрой эволюции популяций амфибий в условиях сильного загрязнения, что нашло свое подтверждение при исследовании устойчивых к загрязнениям популяций коллембол (Straalen, Wensen, 1986). Преадаптации позволяют животным сделать первый шаг к освоению новой среды (Шварц, 1980). Рост доли полосатой морфы в городских популяциях *R. arvalis* служит маркером изменения генетической структуры в новых условиях среды. Изучение особенностей проницаемости кожи позволило выявить, по каким причинам животные морфы striata получают селективные преимущества в популяциях, населяющих антропогенно трансформированные территории.

3.1.2. Потребление кислорода амфибиями в условиях урбанизации и загрязнения городской среды

Результаты исследований потребления кислорода земноводными на примере половозрелых самцов остромордой лягушки – массового вида, широко распространенного на территории Екатеринбурга, показали (табл. 11), что группы животных из раз-

Таблица 11

Потребление кислорода и индекс печени сеголеток и взрослых *R. arvalis*

Зона	Потребление O_2, мл	*N*	Средний индекс печени, ‰			
			Сеголетки	*N*	Взрослые	*N*
ВУРС	0,000676±0,000019	14	53,05±2,0	30	34,6±5,6	11
II	0,001551±0,000023	10	51,4±0,54	651	104,3±7,5	5
III	0,001589±0,000032	5	53,5±0,79	306	54,8±5,8	8
IV	0,002299±0,000028	7	53,07±0,38	1350	56,7±5,5	9
K	0,000941±0,000022	11	48,9±0,53	666	43,1±1,5	117

ных популяций по величине поглощения кислорода существенно отличались от контрольной. Так, потребление кислорода у животных IV зоны было на 17,3 % выше, чем в контроле, у лягушек III зоны превышало этот показатель в 2 раза. Существенно выше, чем в контроле (на 72,4 %), было потребление кислорода и у животных II зоны (Вершинин, Терешин, 1992).

В выборке из 14 животных, отловленных в 1993–1994 гг. на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), уровень потребления кислорода у взрослых *R. arvalis* зависел от массы тела животных и зоны обитания, но в первом случае зависимость была более значимой ($F = 8{,}832$, $p < 0{,}0001$), чем зональная ($F = 4{,}987$, $p = 0{,}006$). Таким образом, с ростом урбанизации вначале отмечается (см. табл. 11) рост потребления кислорода (от контроля к зоне III), а затем снижение в популяциях зоны II, что может свидетельствовать о наличии адаптивных изменений более высокого уровня, чем энергоемкие физиологические (Шварц, 1969, 1980).

У животных с территории ВУРСа этот показатель значительно снижен, что, по нашему мнению, отражает специфику популяций, находящихся в условиях радиоактивного загрязнения. Описано (Тестов, 1993) резкое угнетение обменных процессов под действием радионуклидного загрязнения – гипооксигения. Известно, что в популяциях амфибий городской черты с максимальным уровнем антропогенного воздействия преобладают крупные энергоемкие особи, а также животные, имеющие наследственно обусловленный (Добринский, Малафеев, 1974) высокий уровень обменных процессов (Вершинин, 1995а). Сопоставление уровней потребления кислорода и индекса печени сеголеток и взрослых животных в зависимости от уровня урбани-

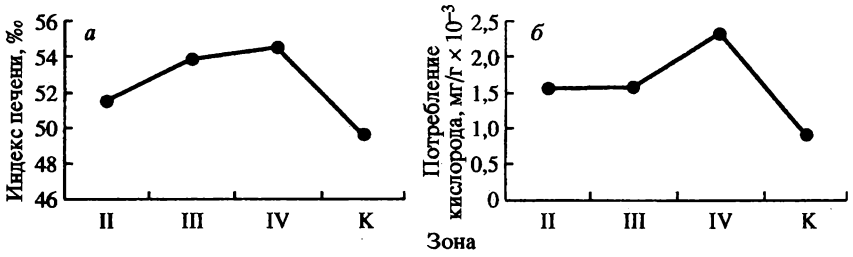


Рис. 17. Средние значения индекса печени сеголеток *R. arvalis* (*а*) и потребления кислорода (*б*) в зависимости от степени урбанизации (1980–1995 гг.)

зации показывает, насколько сходна зональная динамика этих параметров, свидетельствующая о наличии одних и тех же изменений в популяциях урбанизированных территорий (см. табл. 11 и рис. 17).

Таким образом, животные из популяций, подвергающихся антропогенному воздействию, отличаются более высоким уровнем обменных процессов. В связи с этим можно полагать, что показатель потребления кислорода амфибиями в сочетании с другими биофизическими (Терешин, Вершинин, 1989) и электро-физиологическими (Вершинин, Терешин, 1989) тестами может быть использован в общем комплексе биоиндикационных методов (Терешин, 1979), а также для оценки глубины адаптивных сдвигов в популяциях антропогенных ландшафтов.

3.1.3. Особенности функционального состояния возбудимых тканей остромордой лягушки в условиях урбанизации

Известно, что при трансформации среды обитания наблюдаются специфические реакции животных на изменение условий. Параллельно происходит отбор особей с более совершенной морфофизиологической реакцией, и популяция приобретает наследственно закрепленные морфофизиологические особенности. Однако этот путь энергетически не выгоден. Следующий этап – отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженных морфофизиологических приспособлений (Шварц, 1980). Уровень адаптации определяет глубину преобразований в популяции. В связи с этим вполне понятен интерес исследователей к изучению изменчивости функционального состояния возбудимых тканей организма – нервной и мышечной, определяющих подвижность особей и скорость реагирова-

ния на внешние факторы, а в конечном итоге – на состояние организма в целом и, возможно, устойчивость данного вида в новых условиях.

Наряду с возбудимостью интегральным показателем функционального состояния возбудимых тканей организма является аккомодационная способность (Ходоров, 1969). Параметр аккомодации отражает уровень функциональной подвижности (или лабильности ткани) и непосредственно зависит от аккомодационной способности отдельных нервных и мышечных волокон (Bretag, Stampfl, 1975; Schlue, 1976). Благодаря способности к аккомодации организм получает возможность реагировать на новые раздражения, настраиваться на новые уровни жизнедеятельности, приспосабливаться к новым условиям существования. Аккомодационные свойства ткани проявляются в том, что под влиянием падающего на ткань раздражителя порог возбуждения в свою очередь прогрессивно растет с известной для каждой ткани скоростью. Константу времени роста порога возбуждения принято считать характеристикой процесса аккомодации ткани. Скорость аккомодации обозначается $1/\lambda$, а λ принимается за константу аккомодации. Параметр аккомодации служит показателем функциональной устойчивости ткани. Снижение этой устойчивости связано с отклонением абсолютных величин от значений оптимума. Увеличение λ свидетельствует о снижении функциональной устойчивости в сторону настройки ткани на режим повторного реагирования на внешнее воздействие, а уменьшение – в сторону торможения функции (Ходоров, 1969, 1975).

Методика аккомодометрии оказалась весьма информативной при сравнительной оценке физиологической активности компонентов сапропелей (Терешин, 1979; Терешин и др., 1981; Серов, Терешин, 1984), т. е. позволила обнаруживать изменения микроэлементного фона окружающей среды.

Настоящий раздел посвящен изучению специфики возбудимости и аккомодационной способности остромордых лягушек в условиях различного уровня загрязнения и урбанизации, а также поиску связей исследуемых показателей с некоторыми популяционными характеристиками.

Эксперименты проведены на 18 половозрелых самцах остромордой лягушки *R. arvalis* Nilss. в течение полевого сезона 1987/88 г. Животные были взяты из популяций различных зон городского ландшафта, выделенных в зависимости от характера застройки, уровня загрязнения, степени освоения территории

Таблица 12

Возбудимость нервной и мышечной тканей лягушек, В

Зона	Нерв				Мышца			
	$V_0 \pm m$	N	$V_1 \pm m$	N	$V_0 \pm m$	N	$V_1 \pm m$	N
II	0,579±0,059	11	0,454±0,78	9	2,67±0,83	12	3,87±1,68	12
III	0,433±0,069	8	0,352±0,88	7	2,42±1,01	8	3,12±2,06	8
IV	0,457±0,054	13	0,546±0,78	9	1,72±0.80	13	1,41±1,76	11
K	0,383±0,038	27	1,191±0,46	26	2,26±0,53	30	4,06±1,08	29

Примечание: V_0 – возбудимость до отмывания, V_1 – после отмывания.

человеком (Вершинин, 1980а, 1982а). Результаты определения возбудимости нервной и мышечной тканей лягушек из различных зон городской территории приведены в табл. 12. По результатам двухфакторного дисперсионного анализа возбудимость нервной ткани лягушек имела достоверную зональную специфику ($F = 2,632$, $p = 0,05$), которая исчезала после 30-минутного отмывания ткани в свежем растворе Рингера и не отличалась у животных всех зон. Относительно контроля достоверное снижение (порог возбуждения повышен) данного показателя отмечалось с ростом уровня антропогенного воздействия и загрязненности.

Возбудимость мышечной ткани обладала некоторыми особенностями, но поскольку значимость различий была низкой, в данном случае можно говорить лишь о тенденции. Меньшей возбудимостью (порог возбуждения повышен) обладали особи из II и III зон, где на животных оказывается наибольшее антропогенное воздействие. Это может быть одним из признаков адаптационных изменений физиологических систем организма в ответ на неблагоприятные условия окружающей среды. Следует отметить, что после 30-минутного отмывания препаратов в свежем растворе Рингера значения возбудимости мышечной ткани снизились (пороги возбуждения возросли) у лягушек из всех исследованных зон, кроме IV, и также достоверно не различались между собой. Это, по-видимому, говорит о том, что изменения в возбудимости мышечных тканей не носят в данном случае характера необратимых сдвигов.

Таким образом, картина изменений мышечной возбудимости лягушек при разных уровнях урбанизации отличается от характера возбудимости нервных тканей при тех же условиях. По ме-

Таблица 13

Константы аккомодации нервной и мышечной тканей лягушек, мс

Зона	Нерв				Мышца			
	$L_1 \pm m$ (T = 0,25)	N	$L_2 \pm m$ (T = 2,5)	N	$L_1 \pm m$ (T = 0,25)	N	$L_2 \pm m$(T = 0,25)	N
II	5,00±0,64	10	34,71±4,75	9	0,529±0,36	12	4,99±0,91	12
III	3,93±0,69	8	14,90±5,41	7	0,555±0,44	8	5,64±1,11	8
IV	3,49±0,58	12	20,41±4,75	9	0,726±0,34	13	6,74±0,88	13
К	5,39±0,38	27	22,25±2,79	26	0,814±0,22	30	5,00±0,59	28

Примечание: L_1 –константа аккомодации до отмывания, L_2 –после отмывания, T – константа времени роста силы тока (м.с.).

ре увеличения степени антропогенной трансформации среды обитания животных возбудимость их нервной ткани снижается (порог возбуждений для прямоугольных электрических импульсов прогрессивно растет). Вероятно, значения абсолютной возбудимости нервной ткани амфибий могут служить одним из критериев оценки уровня антропогенного воздействия на популяцию и экосистему.

Результаты определения аккомодационной способности нервной и мышечной тканей лягушек из популяций городской черты приведены в табл. 13. Константы аккомодации нервной ткани имели значимые зональные отличия (F = 3,018, p < 0,05): у животных из III и IV зон они были ниже, чем у животных II зоны и в контрольной группе. После 30-минутного отмывания нервной ткани в свежем растворе Рингера они сохраняли специфику зональных отличий (F = 2,894, p < 0,05): в зонах III и IV они были меньше, чем во II зоне и в контроле.

Следовательно, наибольшими показателями динамики константы аккомодации и аккомодационной способностью нервной ткани (наименьшие значения константы аккоммодации) обладали животные III и IV зон (см. табл. 13). Можно полагать, что животные, испытывающие относительно малое (IV зона) и среднее (III зона) по интенсивности антропогенное воздействие, характеризуются сравнительно большими адаптационными возможностями нервной системы.

Картина изменения константы аккомодации мышечной ткани в зависимости от уровня урбанизации отличается от таковой для нервной ткани (см. табл. 13). Наименьшей константой аккомодации (наибольшей аккомодационной способностью) мышеч-

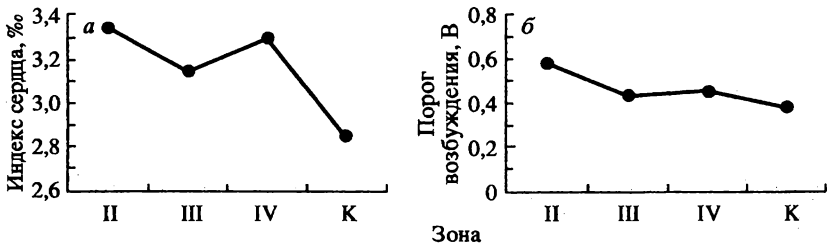


Рис. 18. Средние значения индекса сердца сеголеток *R. arvalis* (*а*) и порога возбуждения нервной ткани (*б*) в зависимости от степени урбанизации (1980–1995 гг.)

ной ткани обладают лягушки II зоны. Уменьшение аккомодационной способности (увеличение значения константы аккомодации) отмечено в соответствии со снижением антропогенной нагрузки. После 30-минутного отмывания мышечной ткани в свежем растворе Рингера у лягушек контрольной группы она оказалась несколько меньше по сравнению с другими зонами (но эти различия статистически незначимы). Следовательно, особи из популяций, испытывающих максимальное (II и III зоны) по интенсивности воздействие, характеризуются относительно большими адаптационными возможностями по сравнению с животными контрольной группы и IV зоны.

Кроме того, было проведено изучение аккомодационной способности возбудимых тканей лягушек городских территорий при большем градиенте тестирующего стимула ($T = 2{,}5$ м·с). У лягушек из всех исследованных зон города константы достоверно не отличались по сравнению с контрольной группой животных и по этой причине здесь не приводятся. То же наблюдалось после 30-минутного отмывания ткани в свежем растворе Рингера.

Картины изменения порога возбуждения и индекса сердца весьма сходны (см. рис. 18). Скорее всего, наблюдаемые различия в возбудимости нервных тканей и пороге возбуждения свидетельствуют о том, что, кроме выявленных ранее адаптивных популяционных изменений, здесь имеет место физиологическая адаптация, так как после отмывания тканей в растворе Рингера отличия нивелировались. Значимых различий в показателях между правой и левой конечностями не обнаружено. Константы аккомодации нервных тканей у животных III и IV зон оказались достоверно ниже (3,49 и 3,92 против 5,0 и 5,38 мс во II зоне и в контроле соответственно при $F = 3{,}018$, $p = 0{,}038$), что говорит о

наивысшей аккомодационной способности, т. е. о наличии адаптивных физиологических изменений при отсутствии значимых популяционных различий там, где антропогенный прессинг не достигает максимальных величин. По-видимому, животные из загородной популяции обладают меньшей аккомодационной способностью, так как обитают вне зоны значительного антропогенного воздействия, а популяции II зоны имеют ряд глубоких качественных отличий популяционного ранга (Вершинин, 1987а), что снижает роль физиологических адаптаций. Известно, что физиологические компенсации как путь приспособления к различным условиям среды весьма совершенны, но энергетически невыгодны (Шварц, 1974а). Вероятно, возбудимость нервных тканей может отражать степень беспокойства и уровень загрязненности в условиях урбанизации, а аккомодационная способность нервных тканей позволяет оценить глубину адаптивных изменений в популяциях при антропогенной трансформации среды.

3.1.4. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек

Экофизиологические исследования, предпринятые совместно с Отделом биофизики УрГУ в 1998–1999 гг., были направлены на изучение физиологического статуса изолированного миокарда амфибий (*R. temporaria* и *R. arvalis)* биофизическими методами. В качестве объекта исследования была выбрана сердечная мышца, поскольку известно, что миокард обладает высокой чувствительностью к различным факторам, прямо или опосредованно влияющих на молекулярные процессы, обеспечивающие сократительный акт. Таким образом, конкретная задача данного исследования состояла в оценке влияния антропогенных факторов (урбанизации и сопутствующего ей загрязнения) на сократительную функцию миокарда амфибий.

Анализ параметров изометрических сокращений показал, что напряжение, активно развиваемое препаратами изолированного миокарда, у амфибий контрольной группы было значимо выше, чем у амфибий с городской территории. Так, у городских животных оно составляло в среднем 83,3±6,3 мг/мм^2, а в контроле – 126,3±15,3 мг/мм^2 ($p < 0,05$). Скорость развития изометрического напряжения амфибий из городских популяций была также ниже, чем у животных из загородной популяции: 2,7±0,4 и 5,2±1,1 соответственно ($p < 0,05$). Данные для анализа связи

«длина–сила» были получены в режиме физиологической последовательности переменных нагрузок, имитирующем характер нагружения миокарда в интактном сердце. Установлено, что при каждой фиксированной относительной нагрузке мышцы лягушек с урбанизированных территорий укорачиваются в меньшей степени. Другими словами, мышцы этой группы способны перемещать один и тот же груз на меньшее расстояние. Соотношение между изменениями длины и развиваемым напряжением было представлено в виде производимой мышцами полезной работы (A), а также рассчитаны коэффициенты линейной регрессии зависимости A от величины относительной нагрузки: для выборки с городской территории – $b = 183{,}4$ ($r = 0{,}6$), для выборки из контрольной популяции – $b = 569{,}3$ ($r = 0{,}58$). Эти данные свидетельствуют о том, что выполняемая мышцами полезная работа в первом случае ниже, чем во втором.

Оценка напряжения покоя показала, что препараты миокарда городских амфибий обладали повышенной жесткостью по сравнению с загородными животными. Коэффициент регрессии связи «изменение длины – изменение напряжения покоя» для лягушек с урбанизированной территории составлял $b = 8{,}27$ ($r = 0{,}83$), а для контроля – $b = 4{,}76$ ($r = 0{,}58$). Увеличение кальциевой нагрузки служило тестом на чувствительность миокарда к Ca^{++} – ключевому иону для инициации и реализации акта сокращения. При увеличении содержания Ca^{++} в перфузате с 1 мМ до 5 мМ отмечен неодинаковый прирост изометрического напряжения в двух группах. Так, у амфибий из городских популяций он составлял: 80,1±16,5 % при 2 мМ Ca^{++}, 136±33,8 % (3 мМ), 267±77,4 % (4 мМ), 323±94,4 % (5 мМ) ($p < 0{,}05$); у животных из контрольной популяции 181,9±16,5, 334±37,5, 633,0±93,4, 912,9±98 % соответственно. Численные данные говорят о существенном снижении чувствительности миокарда амфибий урбанизированных территорий к Ca^{++}.

Сравнение основных параметров сократительной активности миокарда показало, что контрактильная функция миокарда амфибий города существенно снижена. Полученные результаты говорят о том, что в результате урбанизации и сопутствующего ей загрязнения окружающей среды изменяются физиологические параметры организма. Известно, что под влиянием антропогенного пресса существенно меняются не только видовой состав, численность, изменчивость, но и норма реакции особей (Andrzejewski et al., 1978; Шварц, 1973). Как свиде-

тельствуют медико-биологические исследования, протекающие в городской биоте процессы затрагивают и человеческие популяции.

Таким образом, сравнительное исследование изолированных сердечных мышц амфибий из популяций двух качественно различных территорий показало, что контрактильная функция миокарда претерпевает существенные изменения в результате воздействия антропогенных факторов, которые приводят к перестройке механизмов электромеханического сопряжения и кинетики сократительного акта сердечных мышц. В результате происходит снижение контрактильной функции сердечной мышцы амфибий из популяций, подвергающихся антропогенному прессу. Как следствие возникает приспособительная реакция организма, проявляющаяся в гипертрофии сердца амфибий и направленная на компенсацию сниженной сократительной активности миокардиальной ткани. Выше уже упоминалось, что в ряде работ было отмечено увеличение индекса сердца, т. е. относительное увеличение массы сердца амфибий, в условиях сильного промышленного загрязнения (Мисюра, 1989; Вершинин, 1985а, 1997), однако механизмы этого явления не установлены. Результаты наших исследований дают нам основание полагать, что увеличение относительного индекса сердца обусловлено процессом компенсаторной гипертрофии, развивающейся в ответ на постепенное снижение контрактильных свойств сердечной мышцы при антропогенных изменениях среды. Это явление можно рассматривать как физиологическую реакцию группировок амфибий антропогенных ландшафтов в градиенте промышленного загрязнения и урбанизации. Выявленные тенденции, на наш взгляд, позволяют лучше понять биологический смысл протекающих в условиях урбанизации популяционных процессов и могут служить основой для новых методов оценки состояния окружающей среды и экологического мониторинга.

Индивидуальная адаптация (аккомодация) устанавливается всегда на базе исторически выработавшейся наследственной структуры, т. е. она всегда результат определенной унаследованной нормы реакции. Особенно известны эти «непосредственные» приспособления у высших животных. Они являются выражением широкой способности к адаптивным реакциям, выработавшейся в результате длительной истории организмов, сопровождающейся усложнением и расширением их унаследованной

«нормы реакций» (Шмальгаузен, 1983). Именно по этой причине исследование физиологических реакций, возникающих у животных при быстрых изменениях среды и обусловленных нормой реакции, наиболее информативно.

Сочетание различных методов – один из путей получения наиболее адекватной и разносторонней информации о процессах, протекающих на разных структурных уровнях организации биоты. Это дает возможность установить общие закономерности изучаемых процессов, оценить глубину и направленность наблюдаемых сдвигов.

Выполненные биофизические исследования позволили установить ряд физиологических адаптаций в городских популяциях *R. arvalis*, а также более рельефно и разносторонне оценить полученные ранее результаты на тех же популяциях с использованием традиционных зоологических методик. Только при комплексном исследовании можно сделать заключение об изменениях генетической структуры популяции и найти этому верное объяснение. В других случаях наличие или отсутствие физиологической специфики может служить косвенным свидетельством уровня адаптивных изменений, сформировавшихся под действием урбанизации и загрязнения.

В условиях городских местообитаний у амфибий формируется структурно-функциональная специфика популяций, выражающаяся в поведенческих, физиологических, биохимических и морфологических особенностях этих группировок и скорости обменных процессов. Сложившиеся в результате процесса урбанизации и загрязнения популяции земноводных обладают высоким потенциалом устойчивости и адаптивных возможностей нервно-мышечной системы. Структура и механизм кожной проницаемости таких животных ориентированы на существенные изменения в химизме водной среды, а скорость обменных процессов высока (относительно естественных популяций), что позволяет противостоять стрессовым воздействиям. Некоторые из установленных особенностей могут отражать наличие микроэволюционных процессов в изучаемых популяциях, а также дают возможность быстро оценить уровень загрязненности и трансформированности рассматриваемых сообществ.

Таким образом, благодаря комплексному подходу и использованию методов смежных областей нам удалось объяснить ряд феноменологических явлений (полученных традиционными зоологическими методиками).

3.2. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК НА ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЯХ

Экологические особенности среды обитания, в которой протекают процессы роста и развития животных, формируют популяционную специфику, к которой относится и такой показатель, как относительный вес некоторых органов (Шварц и др., 1968). Этот показатель позволяет (хотя и приблизительно) получить представление о физиологическом состоянии особи на конкретный момент с помощью традиционных зоологических методов.

Биогеохимические аномалии могут стать причиной существенных изменений индексов внутренних органов (Шварц, 1954) в ту или иную сторону в зависимости от микроэлементного фона среды. Относительный вес печени – яркий показатель содержания микроэлементов в среде обитания (Петров, Шарыгин, 1981; Пястолова, Трубецкая, 1989). Анализ морфологических и цитологических параметров печени сеголеток остромордой лягушки показал, что они хорошо отражают уровень изменений в популяциях. В условиях сильного промышленного загрязнения у сеголеток озерной лягушки отмечается увеличение индексов печени, сердца и почек (Мисюра, 1989; Жукова и др., 1990). Изменение индекса печени, кроме того, может быть вызвано голоданием, хотя для амфибий в этом случае характерна незначительная потеря веса печени. Изменения условий среды, требующие повышения уровня метаболизма, ведут, кроме того, к интенсификации функций сердца и увеличению значений его индекса (Шварц и др., 1968).

Территории городских агломераций представляют собой пространства, обладающие значительной биогеохимической спецификой, возникшей в результате промышленного загрязнения (Шарыгин, 1980; Петров, Шарыгин, 1981). Частая посещаемость таких мест людьми приводит к изменению поведенческих особенностей животных (Шарыгин, Ушаков, 1979; Лебединский, 1984а, б), выражающихся в изменении времени активности, сокращении расстояния испуга. Повышенное беспокойство нередко связано с дополнительной двигательной активностью, по-видимому, способствующей увеличению индекса сердца (Вершинин, 1985а).

В течение значительного промежутка времени (1977–1995 гг.) мы осуществляли сбор данных по ряду популяционных показателей бурых лягушек, обитающих на территории городской агло-

Таблица 14

Морфофизиологические индексы печени (Hep) и сердца (Cor) сеголеток бесхвостых амфибий

Зона	*N*	Hep, ‰	*N*	Cor, ‰
		Остромордая лягушка		
II	708	50,34±0,52	708	3,38±0,04
III	306	53,53±0,79	306	3,16±0,06
IV	1376	52,78±0,37	1376	3,03±0,028
K	722	49,1±0,51	722	2,88±0,039
		Травяная лягушка		
II	132	45,88±1,32	132	3,09±0,12
III	700	45,41±0,57	700	3,36±0,05
		Озерная лягушка		
II	183	53,5±1,08	183	2,62±0,06
K	57	27,7±1,93	57	3,19±0,11

мерации и за ее пределами, в число которых входили морфофизиологические индексы сеголеток. Предварительные результаты позволили констатировать только высокие значения относительного веса сердца у сеголеток остромордой лягушки на всей территории города. Увеличение индексов печени на отдельных сильно загрязненных участках было отмечено лишь у взрослых животных (Вершинин, 1983б).

Анализ динамики индексов печени сеголеток остромордой лягушки в городской черте и за городом (несмотря на близость значений в зонах с разным уровнем антропогенного воздействия) выявил существенные ($p = 0,05$) различия: индексы печени у животных, находящихся на городских территориях, несколько выше, чем из загородной популяции (см. рис. 17, табл. 14). Это утверждение справедливо и для взрослых остромордых лягушек.

С одной стороны, различия по индексу печени можно объяснить тем, что сеголетки из популяций, подверженных наибольшему антропогенному прессу, имеют достоверно более крупные размеры тела (Вершинин, 1987а), а известно, что у таких животных отмечается тенденция к росту относительного веса печени (Шварц и др., 1968). С другой стороны, это может быть следствием значительных изменений химического фона городской среды (Вершинин, 1985а, 1987б, 1990а).

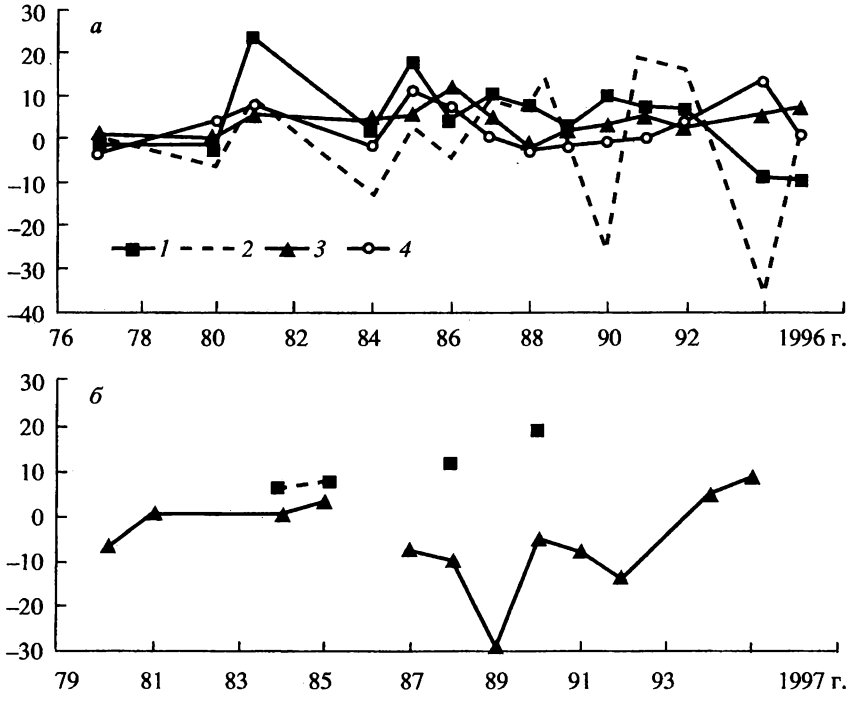


Рис. 19. Динамика разности значений индекса печени сеголеток *R. arvalis* (*а*) и *R temporaria* (*б*) за 1977–1995 гг.

а: *1* – зона II, *2* – зона III, *3* – зона IV, *4* – загородная популяция; *б*: 1 – зона II, 2 – зона III

В популяциях *R. arvalis* на городской территории высока встречаемость морфы striata, обладающей, как известно, физиологической спецификой ряда показателей. Животные этой морфы также имеют больший индекс печени (Шварц, Ищенко, 1968).

Динамика разности индексов печени метаморфизировавших животных (стадия 53 по Дабагяну, Слепцовой, 1975) и животных, достигших стадии 54 за те же годы, представлена на рис. 19. Отмечено наличие положительной связи (r = 0,57, t_z = 1,6) динамики разности индексов печени сеголеток популяций зон много- и малоэтажной застройки. Иначе выглядит эта динамика в популяциях лесопарковой зоны и за городом, между которыми также отмечена положительная связь (r = 0,62, t_z = 2,25).

Сравнение динамики индексов сердца и печени за 1980–1995 гг. у сеголеток травяной лягушки из популяций зон много- и малоэтажной застройки не выявило значимых различий по этим показателям, тогда как между динамикой разности индексов печени метаморфизировавших животных и проживших две недели на суше отмечена положительная связь ($r = 0{,}56$; $t_z = 0{,}63$; см. рис. 19). Сопоставление морфофизиологических параметров выборок взрослых животных из популяции зоны многоэтажной застройки и загородной показало, что в зоне II индексы печени и сердца существенно ($p < 0{,}0001$) ниже, чем в контроле. Относительно низкий индекс печени у животных из зоны многоэтажной застройки может определяться значительными энерготратами данного вида на адаптацию (Тарасенко, Тарасенко, 1988) в сравнении с более экологически пластичной остромордой лягушкой.

Первоначальная гипотеза, объясняющая высокие значения индекса сердца у сеголеток остромордой лягушки в популяции городской черты, – рост двигательной активности личинок и сеголеток, вызванный частой посещаемостью мест обитания. В пользу этого свидетельствуют результаты исследований константы аккомодации мышечной ткани взрослых остромордых лягушек (Вершинин, Терешин, 1989). Установлено, что животные из городских популяций обладают низкой мышечной возбудимостью (высоким порогом возбуждения), что отмечается при усилении фактора беспокойства. Экспериментально установлено, что загрязнение пестицидами вызывает гиперактивность у головастиков (Cooke, 1971), а вариабельность спонтанной двигательной активности личинок увеличивается в воде, загрязненной свинцом (Taylor et al., 1990). По нашим данным (Вершинин, 1990а), загрязнение свинцом нерестовых водоемов может достигать 3 ПДК. Отличий в динамике значений индекса сердца у сеголеток *R. temporaria* из популяций зон много- и малоэтажной застройки не выявлено, вероятно, по той причине, что все выборки сделаны на городской территории.

Сравнительное исследование (по материалам 1998–1999 гг.) изолированных препаратов миокарда желудочка амфибий *R. temporaria* и *R. arvalis* из популяций с двух территорий, контрастно отличающихся по степени антропогенного воздействия и сопутствующего ему загрязнения, показало, что контрактильная функция миокарда претерпевает существенные изменения. Результаты наших исследований (Шкляр и др., 1999; Шкляр, Вершинин, 2000) дают нам основание полагать, что антропогенная трансформация и

сопутствующее ему загрязнение внешней среды приводят к перестройке механизмов электромеханического сопряжения и кинетики сократительного акта сердечных мышц. Следствием этого процесса может являться гипертрофия миокарда, направленная на компенсацию сниженной сократительной активности миокарда. Хотя относительный вес сердца оказался более чувствительным показателем, измененным на всей городской территории, физиологические особенности животных из этих популяций накладывают отпечаток и на динамику разности индексов печени метаморфизировавших (стадия 53) и достигших стадии 54 сеголеток *R. arvalis* и *R. temporaria*. Причем разброс величин значительно выше в популяциях из зон много- и малоэтажной застройки (в сравнении с животными из загородной популяции и лесопарка), что, по нашему мнению, отражает большую нестабильность и разнородность условий обитания в городской черте.

Наличие положительной связи между динамикой данного показателя у сеголеток *R. temporaria* в зонах много- и малоэтажной застройки говорит о сходстве этого процесса у двух рассматриваемых видов, несмотря на бóльшую в целом чувствительность травяной лягушки (Вершинин, 1987а) к негативным изменениям среды в зоне малоэтажной застройки в сравнении с остромордой.

Проведенные в то же время физиологические и биофизические исследования взрослых остромордых лягушек из популяций городских и пригородных территорий показали, что картины зональных различий в потреблении кислорода и индексов печени, а также индексов сердца сеголеток и порога возбуждения мышцы схожи. Это говорит о реальном существовании определенных закономерных изменениях в городских популяциях амфибий и о возможности применения морфофизиологических индексов для популяционных исследований сдвигов в организме животных, происходящих под действием антропогенных факторов при условии массовости изучаемого материала.

Анализ многолетней динамики данных показателей не только свидетельствует о наличии ряда взаимозависимых морфофизиологических особенностей у животных из популяций, расположенных на городской территории, но и позволяет говорить о специфике динамики этих показателей. Они связаны, на наш взгляд, с различиями в уровне обменных процессов, с адаптивными изменениями, ведущими к дополнительным энерготратам (Шварц, 1980), а в отдельных случаях являются следствием реакции организма на высокую загрязненность среды.

3.3. ОСНОВНЫЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ АМФИБИЙ И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Средовая компонента при формировании основных морфологических признаков амфибий в процессе развития имеет большое значение, так как эмбриогенез протекает в икринках, имеющих хорошо проницаемую белковую оболочку, а весь период личиночного развития – во внешней среде нерестовых водоемов. Причем начальные условия ранних этапов развития во многом определяют особенности всех последующих фаз жизненного цикла и фенотипического облика особи. На *T. vulgaris* из различных участков лесопарковой зоны г. Екатеринбурга показано (Ищенко, 1966), что не изоляция, а конкретные условия существования играют главную роль в дивергенции популяций тритонов по основным морфологическим признакам.

Многофакторный дисперсионный анализ морфологических индексов сибирского углозуба, обыкновенного тритона, остромордой лягушки (за 1977–1981 гг.) выявил некоторые различия между популяциями этих видов в зонах с разным уровнем урбанизации, но отмечаемые фенотипические особенности не связаны с антропогенной трансформацией среды, а отражают специфику конкретных условий развития (размеры водоема, освещенность, температурный режим, плотность, наличие пищевых ресурсов). Так, у сибирского углозуба наибольшим своеобразием выделяется популяция из Шарташского лесопарка по индексам (L. – L.c.)/L.c. и L./L.cd. ($p < 0{,}0001$). У обыкновенного тритона популяции зоны малоэтажной застройки выявлены различия по индексу (L. – L.c.)/L.c. ($p = 0{,}001$), а также половые различия по индексу L./L.cd. ($p = 0{,}0001$). В популяциях остромордой лягушки на территориях с разным уровнем урбанизации отмечен ряд значимых различий по индексу D.p./C.int. ($p = 0{,}019$, между зонами II и III, II и IV, IV и загородной популяцией, табл. 15).

Наиболее информативным морфологическим показателем является длина тела животных (табл. 16). В популяциях травяной лягушки и обыкновенного тритона отмечается значимое укрупнение размеров тела половозрелых животных с ростом урбанизации ($p < 0{,}0001$ и $p = 0{,}0057$ соответственно), для сибирского углозуба можно говорить только о тенденции к укрупнению размеров тела, причем у *R. temporaria* размеры самцов в зоне II увеличиваются более существенно, чем самок, так как для популяций этого вида характерен естественный отбор на более круп-

Таблица 15

Морфологические показатели (сеголеток) амфибий из городской черты

Зона	1980 г.			1981 г.		
	N	L./T.	*CV*, %	*N*	L./T.	*CV*, %
	Остромордая лягушка					
II	73	2,58±0,044	14,6	103	2,56±0,034	13,47
III	20	2,41±0,04	7,48	43	2,51±0,024	6,3
IV	363	2,65±0,014	10	206	2,61±0,012	10,9
K	90	2,69±0,027	9,66	190	2,64±0,019	9,9
Зона	*N*	L./L.c.	*CV*, %	*N*	L./L.c.	*CV*, %
II	73	2,82±0,033	10,11	103	2,6±0,018	6,99
III	20	2,64±0,047	7,9	43	2,66±0,03	7,7
IV	363	2,65±0,013	9,0	206	2,64±0,015	8,0
K	90	2,65±0,022	7,9	190	2,65±0,014	7,4
Зона	*N*	Sp.c.r./D.r.o.	*CV*, %	*N*	Sp.c.r./D.r.o.	*CV*, %
II	73	1,3±0,029	19,1	103	1,22±0,02	17,1
III	20	1,34±0,038	12,7	43	1,3±0,033	16,6
IV	363	1,42±0,012	16,5	206	1,33±0,01	11,3
K	90	1,36±0,018	12,8	190	1,32±0,014	14,3
Зона	*N*	D.p./C.int.	*CV*, %	*N*	D.p./C.int.	*CV*, %
II	73	2,21±0,08	32,7	103	2,2±0,054	24,8
III	20	2,09±0,14	30,8	43	2,04±0,13	40,3
IV	363	2,42±0,04	31,9	206	2,24±0,04	24,4
K	90	2,26±0,05	20,8	190	2,23±0,41	25,5
Зона	*N*	*L*±*m*, мм	*CV*, %	*N*	*L*±*m*, мм	*CV*, %
	Остромордая лягушка			Обыкновенный тритон		
II	874	16,5±0,09	16,7	43	21,04±0,45	14,0
III	355	14,6±0,09	11,5	16	19,53±0,88	18,1
IV	1767	14,5±0,04	12,6	57	19,47±0,26	10,2
K	892	14,7±0,07	14,0	7	17,84±1,43	21,2

Зона	*N*	*L*±*m*, мм	*CV*, %	Зона	*N*	*L*±*m*, мм	*CV*, %
	Сибирский углозуб				Травяная лягушка		
IV	186	25,31±1,15	61,7	II	132	15,28±0,19	13,9
K	7	23,64±0,91	10,2	III	812	12,74±0,08	17,6
	Озерная лягушка						
II	315	27,69±0,63	40,6	K	57	21,13±0,31	11,1

Таблица 16

Морфологические показатели (взрослых особей) амфибий из городской черты

Зона	*N*	Самки	*CV*, %	*N*	Самцы	*CV*, %
Сибирский углозуб (*L*±*m*, мм)						
III	2	57,75±5,25	6,7	4	61,63±3,7	6,2
IV	169	56,77±0,57	15,4	198	58,02±0,53	11,4
K	22	55,26±1,58	9,7	19	57,56±1,70	6,6
(L. – L.c.)/L.c.						
III	1	4,0		4	4,1±0,15	7,2
IV	96	2,59±0,14	51,5	95	2,6±0,14	52,3
K	21	3,88±0,11	13,4	19	3,95±0,14	14,9
L./L.cd.						
III	1	0,90±0,82		4	4,1±0,03	6,1
IV	96	1,96±0,09	47,1	95	2,64±0,09	47,8
K	21	1,11±0,04	16,8	19	3,95±0,09	33,8
P.a/P.p.						
III	1	0,90±0,14		4	0,97±0,04	8,6
IV	96	0,98±0,02	15,3	95	1,01±0,02	14,8
K	21	0,98±0,03	11,9	19	0,95±0,02	7,3
Обыкновенный тритон (*L*±*m*, мм)						
II	99	39,77±0,31	7,2	57	37,24±0,41	7,1
III	39	38,47±0,5	8,3	28	37,08±0,59	8,9
IV	42	37,16±0,48	10,2	20	36,82±0,7	9,1
K	14	36,79±0,83	8,4	5	36,38±1,39	10,8
(L. – L.c.)/L.c.						
II	99	3,38±0,04	13,2	55	3,04±0,06	13,4
III	23	2,77±0,09	14,8	28	2,94±0,11	19,7
IV	42	3,38±0,09	18,4	20	3,14±0,21	29,2
K	15	3,61±0,09	10,5	5	3,05±0,33	24,3
L./L.cd.						
II	99	1,07±0,02	20,9	55	0,87±0,02	17,2
III	23	1,07±0,11	48,6	28	0,88±0,02	11,4
IV	42	0,99±0,02	10,6	20	0,91±0,02	8,6
K	15	0,99±0,03	10,3	5	0,80±0,07	18,2

Продолжение табл. 16

Зона	*N*	Самки	*CV*, %	*N*	Самцы	*CV*, %
			P.a/P.p.			
II	99	1,03±0,01	9,0	55	0,99±0,01	8,4
III	23	1,00±0,01	6,8	28	1,03±0,02	9,1
IV	42	1,01±0,01	9,1	20	0,99±0,02	10,2
K	15	1,02±0,02	6,8	5	1,02±0,03	7,6
			Остромордая лягушка (*L*±*m*, мм)			
II	34	45,19±1,15	21,6	38	54,67±1,09	14,8
III	18	47,11±1,59	13,2	23	52,71±1,40	12,1
IV	46	49,49±0,99	14,7	72	52,79±0,79	8,7
K	31	51,72±1,21	14,2	72	53,43±0,79	10,4
			L./T.			
II	23	2,19±0,05	12,5	26	2,19±0,03	7,5
III	17	2,12±0,04	7,0	15	2,16±0,04	6,9
IV	36	2,09±0,03	4,9	17	2,25±0,03	7,5
K	14	2,17±0,04	4,5	7	2,20±0,03	5,4
			L./L.c.			
II	23	3,21±0,07	11,8	26	3,02±0,08	12,2
III	17	3,17±0,09	10,9	15	3,22±0,03	3,7
IV	36	3,06±0,04	4,6	17	3,29±0,05	10,8
K	14	3,27±0,07	5,6	7	3,32±0,06	6,3
			Sp.c.r./D.r.o.			
II	23	1,09±0,04	22,2	26	1,00±0,06	12,5
III	17	1,03±0,03	10,3	15	1,01±0,03	11,1
IV	36	1,06±0,04	16,9	17	0,95±0,02	10,9
K	14	0,98±0,1	25,2	7	1,06±0,03	11,7
			D.p./C.int.			
II	23	1,75±0,18	41,2	26	2,17±0,06	12,7
III	17	1,69±0,09	20,9	15	1,74±0,08	19,9
IV	36	1,61±0,12	28,1	17	1,76±0,05	18,1
K	14	1,98±0,21	28,0	7	1,97±0,13	23,9

Окончание табл. 16

Зона	*N*	Самки	*CV*, %	*N*	Самцы	*CV*, %
Травяная лягушка (*L*±*m*, мм)						
II	3	64,53±5,1	14,9	22	70,67±1,89	14,9
III	30	57,98±1,62	21,8	60	65,47±1,14	11,7
IV	27	70,09±1,70	10,3	17	67,84±2,15	9,2
K	45	53,85±1,32	16,6	41	52,55±1,38	14,8
Озерная лягушка (*L*±*m*, мм)						
II	26	69,38±3,95	33,8	16	75,21±5,04	17,3
K	110	63,71±0,77	13,5	133	59,29±0,70	12,9

ные размеры самцов (Giacoma et al., 1994). У остромордой лягушки с усилением антропогенной трансформации среды происходит уменьшение длины тела самок ($p = 0{,}008$), достоверных различий по размерам тела у самцов нет. Предполагаемые причины установленных различий в абсолютных размерах тела взрослых и сеголеток мы обсуждаем в разделе, посвященном репродуктивной стратегии.

В зависимости от условий среды и видового состава амфибий, населяющих водоем, формируются фенотипически различные сеголетки (Шварц, 1972). Экспериментально доказано, что различия в условиях содержания личинок приводят к существенному изменению пропорций конечностей сеголеток (Мицкевич, 1978; Пикулик, 1977).

Сравнение сеголеток земноводных из разных зон по основным пропорциям тела в ряде случаев обнаружило достоверные отличия по некоторым из рассматриваемых показателей (см. табл. 16). Так, сеголетки сибирского углозуба из лесопарка Калиновские разрезы отличались от животных из Шарташского лесопарка по относительному размеру головы (L. – L.c.)/L.c. ($F = 10{,}32$, $p = 0{,}0015$) и индексу L./L.cd. ($F = 20{,}06$, $p < 0{,}0001$). Внутри шарташской популяции сеголетки, вышедшие из разных водоемов, различались по индексам (L. – L.c.)/L.c. ($F = 5{,}025$, $p = 0{,}0002$) и P.a./P.p. ($F = 4{,}052$, $p = 0{,}0014$).

У сеголеток травяной лягушки выявлены различия по индексу L./T. ($F = 11{,}947$, $p = 0{,}0006$) между зонами II и III. Сеголетки озерной лягушки, развивавшиеся в условиях неодинаковой плотности и имеющие разный срок развития, отличаются по относи-

тельному размеру головы. У сеголеток остромордой лягушки также обнаружены достоверные отличия по ряду показателей. Сохраняется устойчивое различие по относительному размеру голени между сеголетками из зон II, III и из лесопарка и загородной популяции ($F = 10{,}42$, $p < 0{,}0001$), между сеголетками из зоны II и из лесопарка и загородной популяции по индексам L./L.c. ($F = 4{,}27$, $p = 0{,}005$) и Sp.c.r./D.r.o. ($F = 13{,}64$, $p < 0{,}0001$). Наиболее заметно ($p = 0{,}01$) по пропорциям тела выделяются сеголетки остромордой лягушки из местообитания по ул. Ползунова (зона II), где развитие завершалось в условиях пересыхания водоема при плотности 9,3 личинки на 1 л (Вершинин, 1985а). Здесь индексы L./T., F./T. и D.p./C.int. оказались иными, чем у сеголеток из других местообитаний. Сеголетки из зон II и III отличаются по средней длине тела, некоторым пропорциям и фенотипическим особенностям от сеголеток IV зоны и загородной популяции, что вызвано особенностями условий развития личинок (плотностью, температурным режимом, химизмом). Все рассмотренные морфометрические индексы укладываются в пределы, характерные для изучавшихся видов амфибий (Банников и др., 1977). В целом резкие изменения в пропорциях тела сеголеток отмечаются редко и связаны со значительными отклонениями в условиях развития. Еще более стабильны морфометрические индексы взрослых животных.

Размеры тела сеголеток из популяций, в разной степени подверженных антропогенному воздействию, также значимо отличаются у трех видов – обыкновенного тритона, травяной и остромордой лягушек (см. табл. 16). Во всех случаях наблюдается увеличение размеров тела с ростом урбанизации ($p = 0{,}037$, $p < 0{,}0001$ и $p < 0{,}0001$ соответственно).

Значения коэффициентов вариации основных морфологических показателей сеголеток и взрослых остромордых и травяных лягушек в зонах IV и III низки (относительно загородной популяции), а в группировках II зоны увеличиваются, нередко превышая показатели для загородной популяции. Диапазон модификационной изменчивости зависит, с одной стороны, от лабильности структур (точнее, процессов развития) самого организма, с другой – от разнообразия той среды, в которой исторически развивался этот организм: если развитие протекало в сложной и разнообразной обстановке, то адаптивность структур и реакций организма должна захватывать более широкий диапазон изменений (Шмальгаузен, 1983); если общее уменьшение из-

менчивости популяции следует рассматривать как результат усиления отбора в его стабилизирующей форме, то ее увеличение и расширение вариационной кривой есть лишь результат ослабления отбора.

Экспериментальное изучение изменчивости размеров тела личинок *R. arvalis* при имитации загрязнения (Бугаева, 1983) выявило, что под влиянием растворов фенола, сульфатов натрия и меди, хлорида натрия размеры тела увеличиваются вдвое. Поскольку в эксперименте участвовали исходно генотипически близкие кладки, всплеск изменчивости в данном случае можно объяснить расширением спектра фенотипической реализации генотипа при отклонении условий среды от нормы. У хвостатых, более чувствительных к изменению мест обитания (сибирский углозуб, обыкновенный тритон), отмечается снижение изменчивости в популяциях, подверженных максимальной антропогенной нагрузке, где невозможно нормальное воспроизводство. Известны примеры снижения изменчивости морфологических признаков у бесхвостых амфибий с ростом антропогенного воздействия (Петрова, 1995). Данные по изменчивости основных морфологических показателей амфибий повторяются в течение ряда лет и свидетельствуют, с одной стороны, о наличии адаптивных изменений в популяциях бурых лягушек в зоне многоэтажной застройки, с другой – о значительной неоднородности и появлении новых компонентов в условиях местообитаний наиболее урбанизированной части города.

Фенотипические особенности формируются в конкретных условиях среды на основе существующей нормы реакции, отражают специфику данного местообитания и в основном не связаны с антропогенной трансформацией среды.

На основании полученных данных можно заключить, что для ландшафтов городской черты характерна высокая разнородность среды обитания организмов на сравнительно небольшой площади, что приводит к возникновению ряда особенностей в процессе роста и развития амфибий. Следовательно, появление в некоторых случаях значимых различий в пропорциях тела животных из разных популяций говорит о биотопической или микробиотопической специфике средовой компоненты.

В течение всех лет исследований картина динамики изменчивости основных морфологических показателей в зависимости от уровня урбанизации повторяется и отражает наличие адаптив-

ных сдвигов в популяциях зоны II (у экологически пластичных видов), что выводит их из-под действия факторов, которые оказывают влияние на животных популяций зон III и IV. Это косвенно подтверждается данными по нервно-мышечной аккомодометрии у остромордой лягушки, свидетельствующими о наличии физиологических адаптаций у животных зон III и IV и отсутствии таковых в загородной популяции и зоне II. Динамика изменчивости морфологических показателей иллюстрирует экологическую ригидность видов, не переносящих антропогенную трансформацию местообитаний.

Глава 4

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ (на примере городских популяций амфибий)

Явление полиморфизма известно у многих видов, и за этим стоит генетическая неоднородность особей в популяции (Четвериков, 1926), т. е. внешнее отражение «... скрытого резерва внутривидовой изменчивости...» (Гершензон, 1941), а также адаптационного полиморфизма, связанного с фенологическими (или иными) флуктуациями среды или отражающими историю расселения вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Случаи нейтрального полиморфизма крайне редки в силу его природы.

У ряда видов лягушек рода *Rana* встречается так называемая морфа striata, фенотипически проявляющаяся в виде светлой дорсомедиальной полосы. Анализ генетической природы признака свидетельствует о том, что это – моногенный мутант. Доминантный аллель диаллельного аутосомного гена – striata – определяет наличие полосы (доминирование полное). Такой вариант наследования установлен для *R. arvalis* (Щупак, 1977 г.) и *R. ridibunda* (Berger, Smielowski, 1982). Аналогичные данные получены при экспериментальной гибридизации особей японской *R. limnocharis* (Morivaki, 1952) и североамериканского вида бурых лягушек *R. sylvatica* (Browder et al., 1966). Особенности наследования признака делают его хорошим маркером изменений генетической структуры популяции.

С.С. Шварц и В.Г. Ищенко (1968) отмечали чувствительность особей striata у *R. arvalis* к заморным явлениям, а также их относительно высокую энергоемкость. На сеголетках *R. arvalis* Л.Н. Добринский и Ю.М. Малафеев (1974) обнаружили, что выделение CO_2 в единицу времени на 1 г веса у полосатых особей по сравнению с морфой maculata выше в 1,5–2 раза, что, по мнению авторов, свидетельствует о высоком уровне обменных процессов. Г.Г. Рункова (1975) показала, что сеголетки морфы striata у остромордой лягушки обладают низкой чувствительностью к тирок-

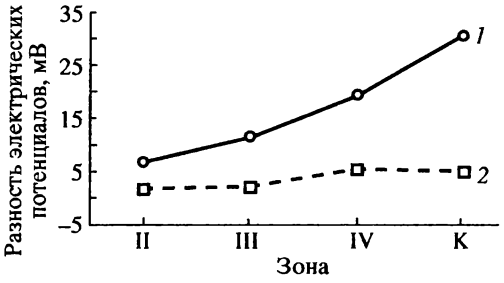


Рис. 20. Натриевая проницаемость кожи *R. arvalis* у бесполосых особей (*1*) и морф striata (2)

сину, связанной с исходно высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов, а это обусловливает (Ищенко, 1978б) высокую миграционную способность и засухоустойчивость. Для полосатых особей *R. macrocnemis* установлено высокое среднее содержание гемоглобина в крови (Ищенко, 1978б). С.А. Шарыгин (1980), обнаружив у *R. arvalis* значительно меньшее содержание ряда металлов в организме striata (только железа вдвое больше), предположил наличие связи встречаемости этой морфы на Урале с геохимией среды. Нами неоднократно отмечался рост доли морфы striata в популяциях на антропогенно измененных территориях. А.В. Леденцов (1990) отмечал раннее половое созревание и короткую общую продолжительность жизни у особей striata остромордой лягушки. Изучение натриевой проницаемости кожи *R. arvalis* (наши данные) показало серьезное ($F = 5{,}39$, $p < 0{,}0023$) ее снижение (более чем в три раза) у полосатых особей (рис. 20).

Механизм снижения проницаемости пока не изучен, но исследование биоаккумуляции у остромордых лягушек показало, что животные морфы striata накапливают в пять раз меньше ^{90}Sr, чем бесполосые (наши данные), марганца – в 3,5 раза, хрома – в 5, никеля – в 4, олова – в 6, цинка – в 2,5 (Шарыгин, 1980).

Обнаруженная особенность кожи особей striata позволила совершенно по-новому взглянуть на специфику ее физиологии. Снижение кожной проницаемости для целого ряда веществ (в том числе, вероятно, для кислорода) вызвало усиление роли легочного дыхания, что привело к увеличению кислородной емкости крови за счет роста уровня гемоглобина. Высокое содержание гемоглобина и обусловило высокие концентрации железа в организме striata. Наши исследования показали, что для данной морфы у сеголеток *R. arvalis* (рис. 21) и *R. ridibunda* исходный уровень предшественников эритроцитов в крови значимо ниже, чем у бесполосых животных ($F = 3{,}87$, $p = 0{,}01$ и $F = 13{,}85$, $p = 0{,}0003$ соответственно).

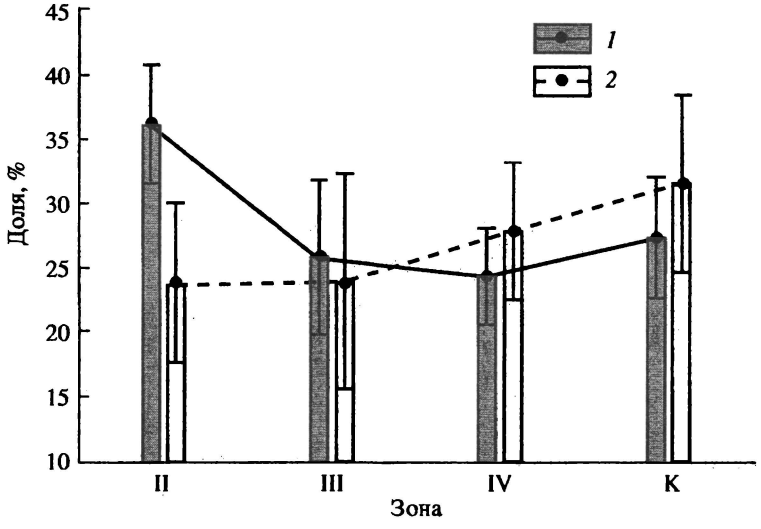


Рис. 21. Доля предшественников эритроцитов у бесполосых особей (*1*) и морфы striata (*2*) сеголеток *R. arvalis*

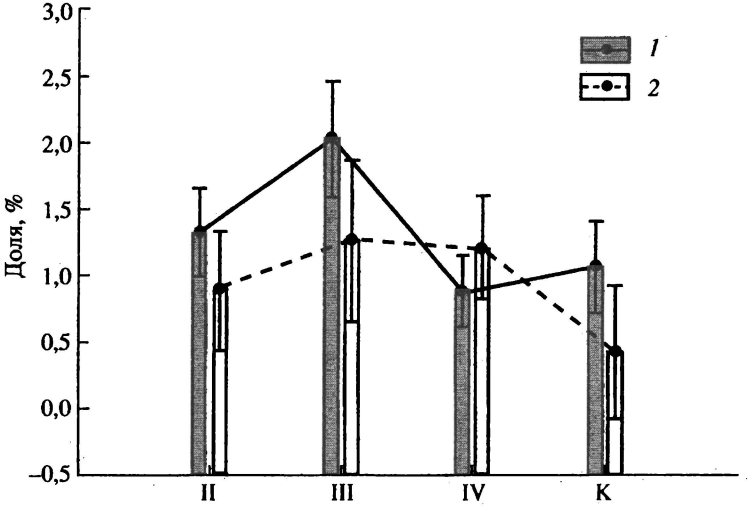


Рис. 22. Доля малодифференцированных нейтрофилов у бесполосых особей (*1*) и морфы striata (2) сеголеток *R. arvalis*

Таблица 17

Средний возраст половозрелых *R. arvalis*, лет

Зона	Бесполосые	*N*	Striata	*N*
II	3,2±0,33	14	2,7±0,37	11
III	3,4±0,41	9	2,7±0,39	10
IV	3,3±0,32	15	2,6±0,37	11
K	3,1±0,21	33	3,0±0,39	10

Кроме того, у полосатых особей сеголеток *R. arvalis* доля малодифференцированных форм нейтрофилов в зонах наибольшей антропогенной нагрузки меньше, чем у бесполосых (F = = 3,20, p = 0,023) (рис. 22), в то время как количество зрелых форм нейтрофилов у обеих морф одинаково. Вероятно, интенсивность метаболических процессов, характерная для особей морфы striata, определяет высокую скорость созревания форменных элементов крови, чем и обусловлена низкая доля незрелых форм эритроцитов и нейтрофилов.

Интенсификация функции легких ведет к повышению уровня метаболических процессов и, как следствие, сокращению общей продолжительности жизни – 2,8±0,16 года (n = 71) против 3,3±0,19 (n = 42) (F = 4,11, p < 0,0451) (табл. 17). Укорочение длительности жизненного цикла животных полосатой морфы способствует увеличению скорости эволюционных преобразований.

Возможно, еще одним следствием высокой скорости обменных процессов стало снижение порога нервной возбудимости у особей striata. Сравнительный анализ возбудимости нервной ткани *R. arvalis* выявил, что у полосатых животных порог возбуждения ниже 0,39±0,04 (F = 5,49, p = 0,02, n = 59), чем у бесполосых (0,53±0,04).

Относительно слабая способность к биоаккумуляции обусловила увеличение частоты встречаемости морфы striata на территориях естественных и искусственных геохимических аномалий. Как уже отмечалось, на территориях с низким уровнем антропогенной трансформации среды встречаемость морфы striata в популяциях, как правило, ниже (табл. 18) у остромордой и озерной лягушек (p = 0,05 и 0,001).

У симпатричного *R. arvalis* вида – *R. temporaria* полосатая морфа отсутствует (Ищенко, 1978б). Вероятно, эта морфа была утрачена предками травяной лягушки, так как зимующие особи

Таблица 18

Встречаемость морфы striata на городской территории, %

Вид	Зона			
	II	III	IV	K
R. arvalis				
взрослые	42,05 (n = 88)	42,86 (n = 42)	34,65 (n = 127)	22,02 (n = 109)
сеголетки	44,73 (n = 2611)	37,55 (n = 514)	29,26 (n = 3835)	19,51 (n = 2466)
R. ridibunda				
взрослые	89,36 (n = 47)	92 (n = 25)	0 (n = 19)	Нет данных*
сеголетки	47,1 (n = 797)	26,7 (n = 30)	0 (n = 57)	–"–

* *R. ridibunda* – вид-вселенец, не встречающийся вне города.

этой лягушки выдерживают гипоксию, используя кожное дыхание (Boutilier et al., 1997). Зимовка у *R. temporaria* протекает, как правило, на дне водоемов, у *R. arvalis* – на суше (Северцов и др., 1998), а при заморных явлениях особи striata наиболее уязвимы (Шварц, Ищенко, 1968).

Уменьшение численности травяной лягушки и преобладание остромордой в антропогенных ландшафтах отмечались неоднократно (Гаранин, 1964). Высокая устойчивость к антропогенной трансформации среды характерна для *R. arvalis* и *R. ridibunda* – видов, обладающих таким генетическим вариантом, как морфа striata. Можно сказать, что особи с дорсомедиальной полосой преадаптированы к геохимическим аномалиям среды. По нашему мнению, это один из наиболее ярких примеров стратегии адаптациогенеза к новым условиям среды, когда некоторые черты популяционного полиморфизма дают возможность виду успешно существовать в современных экосистемах. Представленные выше результаты позволяют по-новому взглянуть на весь комплекс особенностей морфы striata.

Таким образом, различия в полиморфизме близких видов отражают видовую специфику путей адаптациогенеза, могут влиять на успех существования и воспроизводства популяций в условиях мозаичных антропогенных ландшафтов и способны значительно влиять на их дальнейшую эволюционную судьбу в условиях современной биосферы.

Глава 5

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

5.1. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЩЕЛКУНОВ

При изучении любой группы животных наиболее важны сведения о возрастной структуре популяции, так как на их основе определяются темпы воспроизводства, смертности, роста, длительности жизненного цикла и ряд других популяционных характеристик (Шварц, 1965). Специфика возрастного состава группы производителей и соотношение полов – один из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания, влияющий на особенности и успех размножения. Характеристика возрастной структуры популяции не исчерпывается численными соотношениями различных возрастных групп; ее специфичность определяется скоростью обновления популяции, биологической спецификой различных возрастных групп, отдельных генераций животных и своеобразием реакций животных разных возрастов на периодические и непериодические флуктуации внешней среды (Оленев, 1991).

Продолжительность жизненного цикла Elateridae складывается из длительности жизни личинки и имаго. Почвообитающие личинки щелкунов развиваются в течение 3–5 лет. Сроки развития, а следовательно, и длительность всего жизненного цикла у пойкилотермных животных в значительной мере определяются температурным режимом, который в свою очередь зависит от широтной и вертикальной поясности, а также от ландшафтно-климатических характеристик локальных местообитаний. Наиболее используемый метод оценки возрастной структуры щелкунов (как и у целого ряда других беспозвоночных) – анализ размерных характеристик личиночных популяций. В целях получения сведений о размерно-возрастных особенностях разных генераций многие исследователи (Черепанов, 1957, 1965; Циновский, Егина, 1961а, б; Долин, 1964; Егина, 1964) изучали развитие личинок разных видов элатерид в

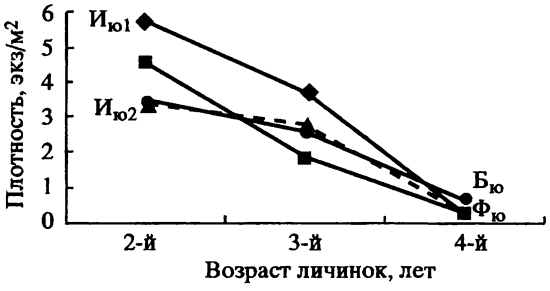


Рис. 23. Выживаемость личинок *S. aeneus* генерации 1993 г. (южная тайга): Зона: $И_{ю1}$, $И_{ю2}$ – импактная, $Б_{ю}$ – буферная, $Ф_{ю}$ – фоновая

лабораторных и полевых условиях. На основании информативных меристических показателей (длина тела и ширина головы) для ряда видов (*S. aeneus*, *Ag. obscurus*) выделены размерно-возрастные группы (Черепанов, 1957; Долин, 1964).

Мы проанализировали возрастную структуру проволочников *S. aeneus*, основываясь на размерных классах, предложенных для этого вида (Черепанов, 1951), из популяций, населяющих перечисленные выше местообитания южно-таежной подзоны с различным уровнем антропогенных преобразований за 1993–1996 гг. Рассматривали выживаемость личинок генерации 1993 г. до окукливания. Личинок первого года не учитывали в анализе вследствие маленьких размеров и соответственно сложности обнаружения. На рис. 23 представлен ход выживаемости личинок в местообитаниях разной степени трансформации. Видно, что во всех преобразованных местообитаниях выживаемость личинок от второго года развития к третьему выше, чем в фоновой зоне. Можно полагать, что вследствие высокого отхода на самых ранних стадиях онтогенеза (яйцо, личинка первого года развития) в преобразованных биотопах остаются наиболее устойчивые особи. К финальным стадиям онтогенеза приходит сходное количество особей, но различным путем, что может обусловливать различия в генетической структуре популяций животных.

5.2. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ИЗМЕНЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ELATERIDAE

Регуляция половой структуры популяций играет очень важную роль во всем многообразии сложнейших внутрипопуляционных процессов. Наряду с этим именно динамика половой структуры популяций животных считается наименее изученным аспектом популяционной регуляции (Большаков, Кубанцев, 1990).

Специфика воспроизводства в значительной степени определяется составом, численностью и состоянием репродуктивной части популяции. Оптимальное соотношение полов и возрастной состав группы производителей являются одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания, влияют на особенности и успех размножения. Принято считать, что исходное соотношение полов в потомстве естественных популяций животных, как правило, близко 1:1, и встречающиеся отклонения могут быть как следствием неравномерной смертности разных полов, так и различий в активности самцов и самок, избирательности отлова, сезонной динамики популяционной структуры (Duellman, Trueb, 1986).

Так, на популяциях жужелиц, населяющих заказник «Предуралье», показано наличие сезонных флуктуаций в соотношении полов у целого ряда массовых видов (Воронин, 1983, 1991). Установлено, что изменения соотношения полов в популяциях *Pterostichus melanarius* Ill. и *P. niger* Schall. имеют сходный характер: доля самцов в первую половину периода интенсивного размножения повышается, а затем существенно снижается. У жужелицы *Harpalus* (= *Pseudoophonus*) *rufipes* Deg. наблюдается иная динамика соотношения полов: в период размножения снижается доля самцов.

Как правило, идентификация пола возможна лишь с определенных стадий онтогенеза, и в нашей работе приведены данные по соотношению полов у имаго в популяциях *D. marginatus* для буферной и фоновой зон южной тайги. В буферной зоне величина полового индекса (отношение количества самцов к количеству самок) составляет 0,29, что значительно ниже, чем в фоновой, где половой индекс равен 0,87. Это может быть обусловлено как большей смертностью самцов, связанной с их высокой восприимчивостью и свидетельствующей о дифференцированном воздействии данного типа загрязнений на животных разного пола, так и иными причинами. Снижение доли самцов в популяциях импактной зоны имеет свое объяснение – относительно высокая смертность самцов не снижает репродуктивный потенциал популяции. Сходные тенденции известны также для некоторых видов жужелиц (Чумаков, 1988).

Соотношение полов, фертильность и плодовитость особей – показатели, из которых во многом складывается репродуктивный потенциал популяции. Плодовитость самок – одна из важнейших характеристик популяции, определяющая способность

животных к воспроизводству в течение продолжительного времени (Шмальгаузен, 1983). Для щелкунов, как и многих других беспозвоночных, потомство которых в значительной мере зависит от абиотических факторов, важное значение имеет число яиц в кладке. Из общих представлений о репродуктивной стратегии популяций следует, что при антропогенных воздействиях преимущество должны получать особи с высокой плодовитостью при небольших размерах яйца, что соответствует классической R-стратегии (MacArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970). Хотя возможен и другой сценарий – в условиях ограниченных природных ресурсов преимущество во внутривидовой конкуренции получают особи, менее истощенные процессами, связанными с размножением, т. е. идущие по пути энергосбережения, а следовательно, обладающие низкой плодовитостью (Шмальгаузен, 1983).

Многочисленные лабораторные исследования с имитацией атмосферных загрязнений показали как понижение, так и повышение плодовитости самок различных видов насекомых (Кириллова, 1972; Голутвин и др., 1981, 1983; Катаев и др., 1981; Селиховкин, 1981; Köhler, 1984; Krawczyk, 1985). На дрозофиле экспериментально обнаружена возможность стерилизующего действия сернистого ангидрида (Yoon et al., 1981).

Как было показано выше, в трансформированных биотопах средней и южной тайги растут доля и динамическая плотность личинок вида *S. aeneus*, характеризующегося относительно высокой плодовитостью (200–600 яиц на самку) (Гурьева, 1979). Вследствие откладывания яиц порциями в полевых условиях затруднительно определить абсолютную плодовитость отдельной самки. При вскрытии самок обнаруживали яйца разной степени зрелости (197–411 шт.). В изучаемых нами местообитаниях даже в период лёта встречается небольшое количество имаго. Таким образом, этот вид благодаря порционной откладке яиц получает преимущество на трансформированных территориях. В то же время низкая численность взрослых особей, очевидно, свидетельствует о высокой эмбриональной и личиночной смертности.

При вскрытии самок *D. marginatus* обнаруживали яйца одной степени созревания (23–78 шт.). Этот аспект требует дополнительного изучения. Но, возможно, ограниченное проникновение вида в нарушенные местообитания связано с более низкой плодовитостью и единовременной откладкой яиц, что предъявляет более жесткие требования к гидротермическому режиму мест эмбрионального и личиночного развития.

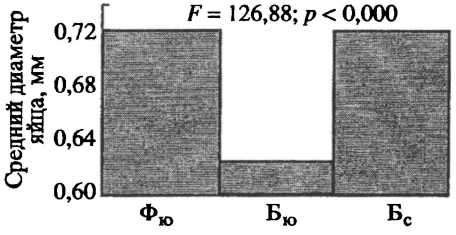


Рис. 24. Средний размер яйца *D. marginatus* в подзонах средней ($Б_с$) и южной ($Б_ю$, $Ф_ю$) тайги

Сравнение диаметра яиц *D. marginatus* из двух биотопов южной тайги (фоновая и буферная зоны) и одного из средней тайги (буферная зона) показало, что средний диаметр яйца значимо ($F = 126$, $p << 0{,}0001$) ниже в буферной зоне. Установлено, что в первом случае наряду с расширением пределов изменчивости показателя (0,2–0,83 мм) уменьшается средний размер яйца (рис. 24). Это может свидетельствовать о снижении количества питательных веществ в организме производителей из-за расхода на физиологические адаптации. Для животных из буферной зоны средней тайги средний диаметр яйца и пределы его изменчивости практически совпадают с таковыми для самок из популяции фоновой территории южной тайги (0,72±0,08 мм). На наш взгляд, это свидетельствует о преобразовании репродуктивной стратегии в случае длительного постоянного техногенного воздействия, что подтверждается рядом других биоценотических и популяционных показателей, обсуждавшихся выше.

Таким образом, выбросы медеплавильных комбинатов, кроме прямого загрязнения, ведут к трансформации среды обитания животных, причем происходит изменение таких важных популяционных параметров доминирующих видов щелкунов, как соотношение полов, снижение диаметра яиц, что свидетельствует о наличии определенных изменений репродуктивной стратегии при таком типе техногенного воздействия и требует дополнительного изучения.

5.3. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ АМФИБИЙ И СТЕПЕНЬ УРБАНИЗАЦИИ

Оценка соотношения полов у амфибий по суммарным данным показала, что у сеголеток *R. arvalis* и *R. ridibunda* отношение числа самцов к количеству самок близко к единице с незначительным преобладанием самцов в зоне II (52,1 и 54,9 % соответственно). У *R. temporaria* среди сеголеток несколько больше са-

мок – в зоне II самцов 43,9 %. В популяциях остромордой лягушки из зоны многоэтажной застройки близкое к единице соотношение полов сохраняется и у взрослых особей, тогда как в других зонах отмечается существенное (p = 0,05 – 0,001) изменение соотношения в сторону самцов.

Если учесть, что при отловах взрослых особей, особенно в весеннее время, всегда больше самцов, так как самки, отметав икру, уходят с нерестилищ, то этим можно объяснить преобладание самцов в выборках остромордых лягушек из контрольной популяции и лесопарковой зоны (69,2 и 61 % соответственно). Поскольку отловы в популяциях всех зон проводились в одно и то же время одинаковыми методами, можно полагать, что доля самцов в популяциях зоны II реально меньше – 52,8 % ($p < 0,05$), чем в контроле, что имеет свое объяснение: относительно высокая смертность самцов не снижает репродуктивный потенциал популяции, хотя в том случае, когда самец оплодотворяет несколько кладок, количество оплодотворенных яиц снижается. Значимых различий в возрасте самцов и самок из популяций зон с разным уровнем урбанизации не выявлено. Средний возраст самок в зоне II – 3,0±0,45 (n = 5), в зоне III – 3,5±0,71 (n = 8), в зоне IV – 3,14±0,63 (n = 7), в загородной популяции – 3,27±0,33 (n = 11); средний возраст самцов – 3,0±0,21 (n = 20), 3,11±0,31 (n = 9), 3,24±0,25 (n = 17) и 3,1±0,2 (n = 30) лет соответственно.

У обыкновенного тритона соотношение полов в популяциях всех зон сдвинуто в сторону самок, причем наибольший сдвиг отмечен в загородной популяции: доля самцов в зоне II – 36,5 %, в контрольной популяции – 26,3 %; значимых отличий между популяциями тритона из зон с разным уровнем урбанизации не выявлено. Аналогичное соотношение отмечается в популяциях обыкновенного тритона в Лондоне (Griffith, 1984); G. Bell (1977) отмечает низкую выживаемость самцов *T. vulgaris* относительно самок. Это может быть обусловлено как большей смертностью самцов, так и иными причинами. С другой стороны, нами отмечены крайние случаи, когда число самцов в локальной группировке в 16 раз меньше числа самок, что может быть связано с повышенной привлекательностью самцов в брачном наряде, которых отлавливают для продажи.

У более чувствительных к изменению биотопов видов – сибирского углозуба и травяной лягушки – в популяциях из наиболее трансформированных биотопов соотношение, напротив, смещено в сторону преобладания самцов – 66,67 % и 88 %

($p < 0{,}001$) соответственно в сравнении с загородными популяциями (46,3 % и 46,2 %), что может быть вызвано большей восприимчивостью самок этих видов к изменениям окружающей среды и говорит об их низких потенциальных возможностях для успешного воспроизводства на территориях городских агломераций. Доля самок в популяциях травяной лягушки из зон II и III относительно сеголеток значительно ($p < 0{,}001$) снижается. В городских популяциях *R. temporaria* в Великобритании также отмечено резкое снижение доли самок (Cummins, 1989a). Предельный возраст *R. temporaria* в зоне II составляет 4 года (2,8±0,18; $n = 11$) у самцов и 3 года – у самок (3,0±0; n = 2), в зоне III – 7 (3,96±0,22; $n = 28$) и 5 (4,08±0,29; $n = 12$) лет соответственно, тогда как в лесопарковой зоне различий в предельном возрасте самцов и самок нет – 6 лет (4,0±0,26; $n = 17$ и 4,19±0,19; $n = 27$ соответственно) (Вершинин, Волегова, 1993). Максимальная продолжительность жизни травяной лягушки в природных популяциях Среднего Урала – 8 лет (Ishchenko, 1993).

Дисперсионный анализ показал наличие значимых различий в возрасте *R. temporaria* в зависимости от уровня урбанизации ($F = 4{,}056$, $p = 0{,}02$). В естественных популяциях сибирского углозуба, обитающих в экстремальных условиях за Полярным кругом, средний возраст самцов в период размножения составлял 4,62 года, самок – 3,96 (Ищенко, Берман, 1995). В литературе приводятся случаи, когда у самок озерной лягушки, зимующих в загрязненных водоемах, обнаруживаются распад и поражение яичников (Косарева, Васюков, 1976). Изменения в химизме среды нерестовых водоемов могут приводить к сбоям функций репродуктивного аппарата самок (Hazelwood, 1970). В яичниках и икре отмечаются наибольшие (в сравнении с другими внутренними органами) концентрации железа, магния, меди, цинка (Мисюра, 1989). Существуют также половые различия в биоаккумуляции радионуклидов (Усачев и др., 1993). Гибель может наступать в период размножения из-за мобилизации токсинов, накопленных ранее в жировых тканях (Honegger, 1978). Загрязнение водоемов пестицидами и промвыбросами влияет на репродуктивную систему самок озерной лягушки, способствуя высокой чувствительности самок к загрязнению и более интенсивной смертности (Кубанцев, Жукова, 1994). По нашим данным, доля самок у взрослых *R. ridibunda* значимо ($p < 0{,}05$) снижается относительно сеголеток – с 54,9 до 38,09 %. Примеры смещения соотношения полов вследствие избирательной токси-

ческой элиминации самок под действием техногенных факторов известны и для других групп позвоночных (Лукьянова, 1990). На территории Нижнего Новгорода, где в силу большого количества мест для зимовки (чистых непромерзающих ключей) травяная лягушка широко распространена, в урбанизированных районах отмечено отсутствие лягушек старших возрастных групп (Ушаков и др., 1982), половая структура меняется в сторону численного преобладания самок. Аналогичные изменения в соотношении полов отмечены в популяциях краснобрюхой жерлянки при пестицидном загрязнении водоемов (Пескова, 1995), а также у обыкновенной жабы в связи с осушением, ведущим к уничтожению мест размножения (Sinsch et al., 1980).

Известно, что в экстремальных условиях смертность самцов несколько выше, чем самок (если восприимчивость и тех и других к действующему фактору одинакова). Поэтому у видов, успешно воспроизводящихся на городских территориях, количественное преобладание самок в популяциях, обитающих в экстремальных условиях, вполне объяснимо, стратегически выгодно и служит увеличению репродуктивного потенциала популяции. Сокращение продолжительности жизни самок травяной лягушки в популяциях зоны II может быть связано с ростом репродуктивного усилия в условиях урбанизации.

Соотношение полов и продолжительность жизни отражают перспективы осуществления воспроизводства и репродуктивное усилие популяции данного вида в конкретных условиях среды, а следовательно, и самого существования этой популяции.

5.4. ПЛОДОВИТОСТЬ АМФИБИЙ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЯИЦ

Плодовитость – одна из важнейших характеристик популяции, определяющая способность к воспроизводству в течение длительного времени.

Для земноводных, потомство которых в высокой степени зависит от абиотических факторов, важное значение имеет число яиц в кладке, компенсирующее высокую смертность личинок и эмбрионов на ранних стадиях развития. Таким образом, уровень воспроизводства популяций амфибий, с одной стороны, в значительной степени зависит от абиотических факторов, с другой – является функцией биотического потенциала: размерно-возрастной структуры популяции, состояния группы производителей,

скорости полового созревания, резерва питательных веществ (жирности гонад, уровня гликогена в печени), продолжительности генеративной фазы жизненного цикла, количества и размеров икринок в кладке.

Следовательно, репродуктивная стратегия популяции представляет собой баланс между перечисленными показателями. H.M. Wilbur (1977a) определил репродуктивную стратегию как набор репродуктивных тактик, возникших на основе отбора как адаптации, способствующей наибольшему вкладу каждой генерации в численность потомства. Каждая стратегия предполагает компромисс при распределении ресурса между текущим и последующим поколениями. Выгода размножения в текущий момент определяется энергетической стоимостью роста взрослой особи, будущей плодовитостью и выживаемостью взрослой особи. Цена может включать в себя риск гибели особи непосредственно в период размножения или снижение продолжительности жизни взрослой особи, вызываемое перераспределением ресурса с затрат на поддерживающий обмен (энергия существования) на потребности текущего размножения. Существенным фактором, определяющим репродуктивную стратегию, является предсказуемость состояния среды на каждой стадии жизненного цикла (в особенности на ранних) (Crump, 1984a), главным образом баланс между плодовитостью и средними размерами потомства (Brockelman, 1975; Smith, 1983), что отражает энерготраты на размножение и адаптивность потомства и родителей. Общие траты на репродукцию также могут варьировать (Wilbur, 1977a).

В условиях антропогенных ландшафтов в популяциях амфибий наблюдается исчезновение старших возрастных групп из-за высокой загрязненности и существенной интенсификации обменных процессов. Преимущество в таких условиях должны получать раннее половое созревание, одноразовое икрометание и высокая плодовитость при небольших размерах яйца, что соответствует классической R-стратегии (MacArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970).

К настоящему времени имеются факты о том, что у ряда видов бесхвостых амфибий отмечается увеличение числа икринок в кладках при ухудшении условий в результате антропогенного изменения среды (Аврамова, 1978). Известно, что плодовитость земноводных, как и многих других групп позвоночных (Hickey, 1960), зависит от размеров (Henderson, 1961; Oplinger, 1966) и возраста производителей. Плодовитость положительно скоррели-

рована с размерами самок у многих видов земноводных (Banks, Beebee, 1986; McCoid, Fritts, 1989). Содержание жира в организме, количество гликогена в печени и общая калорийность влияют на число икринок в кладке амфибий (Аврамова и др., 1977). Содержание липидов в организме производителей *Rana* – один из факторов репродуктивной динамики популяций (Viegas et al., 1993). У чесночниц с возрастом повышаются количество липидов и общая калорийность производителей, что непосредственно определяет увеличение числа отложенных икринок (Бобылев, 1980). Одновозрастные амфибии обычно крупнее в городских группировках, чем в естественных популяциях (Ушаков и др., 1982; Вершинин, 1983б; Гоголева, 1985), однако, несмотря на более высокие темпы роста амфибий в загрязненных водоемах, отмечено снижение абсолютной и относительной плодовитости (Бобылев, 1985), что связано с изменениями в фракционном составе липидов у животных (Мисюра, 1989). При низком уровне жирности гонад, гликогена печени и малой общей калорийности происходит задержка созревания самок на год (Аврамова и др., 1977). Умеренное или слабое питание вызывает достоверное увеличение числа атретических овоцитов и редукцию массы яичников у *R. cyanophlyctis* (Saidapur, Prasadmurthv, 1988).

Снижение плодовитости в условиях урбанизации, вероятно, отражает сокращение резерва питательных веществ у производителей. Частичная адаптация амфибий к загрязнению происходит за счет энергетических запасов организма (Тарасенко, Тарасенко, 1988). Экспериментально показано, что воздействие химических веществ приводит к уменьшению количества желтка и клеток гранулезы в фолликулах шпорцевых лягушек (Pramoda, Saidapur, 1986). При сильном антропогенном воздействии у рыб отмечается массовая резорбция икры (Кошелев, 1988). Изменение плодовитости земноводных в ту или иную сторону может характеризовать глубину деструктивных процессов в сообществе (Бобылев, 1989; Вершинин, 1995а, б). Наши исследования динамики плодовитости сибирского углозуба на ранних стадиях антропогенной трансформации лесных экосистем показали, что снижение плодовитости под влиянием усиливающейся рекреационной нагрузки положительно скоррелировано с падением численности размножающихся животных, не зависит от размеров производителей, а также сопровождается расширением пределов изменчивости и увеличением доли асимметричных кладок (Вершинин, 1990а).

Как и у многих видов земноводных, плодовитость *S. keyserlingii* в естественных популяциях определяется размерами, возрастом производителей, а также еще рядом причин и положительно (Бикбаева, 1987) скоррелирована с размерами самок ($r = +0{,}61$, $t_z = 3{,}79$). Плодовитость сибирского углозуба в различных частях ареала значительно варьирует: в окрестностях г. Якутска среднее количество икринок в кладке – 112 (Ларионов, 1976), на Сахалине – 80 (Басарукин, Боркин, 1984), в Пермской области – 143±6,8 (Болотников и др., 1977). По данным В.Г. Шагаевой с соавт. (1981), среднее количество икринок в шнуре углозуба из талицкой популяции (Свердловская обл.) составляет 85±14. По нашим данным, плодовитость сибирского углозуба в популяции лесопаркового пояса г. Челябинска – 68,8±2,3 икринки на один шнур. Многолетние учеты числа яиц в шнуре в популяциях из пригорода г. Екатеринбурга показали, что эта величина неодинакова и колеблется год от года около значений, характерных для каждой конкретной популяции. В популяции углозуба, обитающего в Шарташском лесопарке, было обнаружено закономерное снижение среднего количества икринок в шнуре – со 102 в 1977 г. до 63,3 в 1981 г., после чего число яиц стало флуктуировать около другой средней величины (табл. 19).

Для этой же популяции по данным за 1959–1965 гг. (Ищенко, 1968) среднее количество икринок в кладке составляло 208 шт. (максимум – 250). По нашим данным, в 1977 г. оно равнялось 198,2 (228), а в год с минимальной плодовитостью (1986) – 112,1 (187) шт. Изменение средней длины тела самок по годам несущественно и достоверно не связано с изменением среднего числа яиц в шнуре ($r = +0{,}22$, $t_z = 0{,}38$). Мы не располагаем материалами по изменению средней длины тела производителей в других изучаемых популяциях, поэтому для трех последних районов обитания приведены суммарные данные за 1980–1981 гг.

Снижение плодовитости сибирского углозуба в шарташской популяции, по-видимому, носит необратимый характер и положительно ($r = +0{,}78$, $t_z = 3{,}48$) скоррелировано с падением численности размножающихся животных. Вероятно, этот процесс аналогичен изменениям, происходящим в воспроизводстве рыб при антропогенном воздействии: темпы воспроизводства младших возрастов ускоряются, а темпы размножения старших замедляются в связи с увеличением энергозатрат. При стабильном ухудшении условий среды (как уже отмечалось) происходит массовая резорбция икры (Кошелев, 1988). Снижение плодовитости отме-

Таблица 19

Плодовитость в городских популяциях амфибий (количество яиц)

Год	Многоэтажная застройка	Малоэтажная застройка	Лесопарк	Загородный участок
		Остромордая лягушка		
1978	Нет данных		1098±79,8 (1620 – 440) *n* = 20	1200,0±200 (1400 – 1000) *n* = 20
1980	888,5±55,7 (944 – 833) *n* = 2	1165,5±167 (1333 – 1000) *n* = 2	1211,0±148,3 (1774 – 800) *n* = 5	1372±91,1 (2286 – 571) *n* = 28
1981	1022,6±83,4 (2222 – 167) *n* = 41	1001±125,6 (2000 – 500) *n* = 12	989,3±47,2 (2500 – 333) *n* = 83	1049±44 (1700 – 200) *n* = 58
1982	994±53,6 (2000 – 100) *n* = 52	1099±59,6 (2000 – 600) *n* = 51	1213±40,6 (1800 – 300) *n* = 73	1167±73 (1333 – 1000) *n* = 5
1984	1146,6±68,4 (2000 – 400) *n* = 52	1192,6±70,9 (1900 – 600) *n* = 19	1319±78,8 (1867 – 100) *n* = 23	Нет данных
1985	907,3±23 (1750 – 286) *n* = 119	1064,5±27,4 (1556 – 429) *n* = 54	1128±28,6 (3000 – 450) *n* = 144	545±11,5 (558 – 532) *n* = 2
1986	947,0±22,5 (1750 – 140) *n* = 122	965,6±67,4 (1600 – 500) *n* = 16	1130,9±41,6 (1556 – 667) *n* = 33	1427,6±62,7 (2100 – 1000) *n* = 31
1987	1027,8±30,7 (1500 – 667) *n* = 62	924,5±99,7 (1500 – 450) *n* = 12	1109,1±29,2 (2333 – 750) *n* = 72	1157,0±98,1 (3000 – 600) *n* = 18
1988	996,3±25,8 (1667 – 100) *n* = 80	917,8±47,6 (1500 – 500) *n* = 20	1024,6±71,8 (1444 – 200) *n* = 19	1022,0±26,6 (1300 – 800) *n* = 18
1989	749,6±47,8 (1600 – 300) *n* = 40	933,4±53,4 (1200 – 400) *n* = 14	989,2±19,3 (1200 – 700) *n* = 39	1031,9±43,8 (1545 – 800) *n* = 20
1990	786,5±31,6 (1333 – 600) *n* = 55	922,1±70,6 (2000 – 500) *n* = 19	933,5±34,8 (1400 – 444) *n* = 33	1010,4±21,8 (1300 – 800) *n* = 51
1991	967,0±23,6 (1300 – 500) *n* = 53	1019,8±28,8 (1200 – 800) *n* = 18	916,4±44,2 (1500 – 400) *n* = 39	999,1±28,4 (1154 – 920) *n* = 10

Продолжение табл. 19

Год	Многоэтажная застройка	Малоэтажная застройка	Лесопарк	Загородный участок
1992	940,7±40,4 (240 – 1400) *n* = 32	1034,9±57,2 (700 – 1300) *n* = 16	1042,3±32,4 (666,7 – 2000) *n* = 50	995,4±36,6 (380 – 1363) *n* = 39
1993	849,5±55,5 (250 – 1800) *n* = 17	919,4±51,2 (583,3 – 2400) *n* = 20	993,2±33,4 (428,6 – 1400) *n* = 47	1115,5±39,2 (400 – 1800) *n* = 34
1994	969,1±37,6 (100 – 1500) *n* = 37	868,1±72,4 (684,2 – 1066,7) *n* = 10	1046,1±27,7 (700 – 1444,4) *n* = 68	1077,8±38,1 (400 – 1727,3) *n* = 36
1995	822,5±32,6 (109,1 – 1272,7) *n* = 49	824,5±61,1 (611,1 – 1200) *n* = 14	1081,9±28,8 (800 – 1700) *n* = 63	1153,5±30,6 (875 – 1500) *n* = 56
1978–95	940,7±10,7 (100 – 2222) *n* = 816	1006,8±17,7 (450 – 2000) *n* = 297	1079,8±10,8 (100 – 3000) *n* = 801	1113,6±15,1 (200 – 3000) *n* = 408
		Травяная лягушка		
1981	1566,7±285,1 (1900 – 1000) *n* = 3	1570,8±170,3 (4000 – 256) *n* = 32		
1982	1507,0±89 (2000 – 750) *n* = 14	1400,0±120,6 (2000 – 600) *n* = 11		
1984	1378,6±82,2 (1750 – 1150) *n* = 7	1168,0±46,8 (1500 – 1067) *n* = 4		
1985	1372,3±90,9 (2000 – 1267) *n* = 7	1228,5±66,6 (3000 – 650) *n* = 40		
1986	1207,0±35,5 (1800 – 857) *n* = 32	1479,9±82,8 (2500 – 150) *n* = 39		
1987	1653,4±126,5 (2500 – 1320) *n* = 10	1335,9±107,1 (2150 – 700) *n* = 17		
1988	2000,0±0 (2000 – 2000) *n* = 2	1225,4±77,7 (1667 – 400) *n* = 27		
1989	1020,0±136,3 (1500 – 650) *n* = 5	1126,7±66,4 (1600 – 900) *n* = 12		

Продолжение табл. 19

Год	Многоэтажная застройка	Малоэтажная застройка	Лесопарк	Загородный участок
1990	914,0±114,8 (1600 – 490) *n* = 10	1012,1±39,4 (1250 – 500) *n* = 19		
1991	1485,6±140,5 (1714 – 1000) *n* = 5	1219,6±69,9 (1500 – 600) *n* = 16		
1992	Популяции погибли	1000,8±120 (600 – 1333,3) *n* = 10		
1993	–"–	1311,2±105,3 (1600 – 900) *n* = 13		
1994	–"–	1196,6±114,4 (800 – 1500) *n* = 11		
1995	–"–	1253,9±109,6 (833,3 – 2800) *n* = 12		
1981–95	1326,2±49,9 (490 – 2500) *n* = 90	1277,5±30,5 (140 – 4000) *n* = 241		
		Сибирский углозуб		
1977		Нет данных	102,0±6,7 (55 – 121) *n* = 11	Нет данных
1978		91,0±6,9 (55 – 113) *n* = 10	83,9±4,2 (32 – 149) *n* = 28	61,8±12,6 (60 – 62) *n* = 2
1980		92,9±6,5 (74 – 120) *n* = 11	75,3±3,0 (20 – 120) *n* = 55	67,6±3,6 (34 – 98) *n* = 25
1981		67,1±4,2 (22 – 125) *n* = 27	66,3±1,9 (0 – 138) *n* = 133	67,1±4,2 (24 – 87) *n* = 27
1982		114,0±15,3 (111 – 117) *n* = 2	71,4±3,2 (18 – 119) *n* = 49	76,7±3,8 (46 – 107) *n* = 22

Окончание табл. 19

Год	Многоэтажная застройка	Малоэтажная застройка	Лесопарк	Загородный участок
1984		55,7±4,7 (15 – 87) n = 21	76,4±2,3 (6 – 170) n = 96	Нет данных
1985		89,2±4,1 (31 – 137) n = 28	80,1±2,2 (0 – 145) n = 100	65,7±3,1 (32 – 133) n = 32
1986		90,5±10,8 (62 – 117) n = 4	57,9±2,7 (4 – 94) n = 68	71,8±4,2 (25 – 119) n = 18
1987		77,0±8,8 (55 – 96) n = 6	62,7±2,7 (12 – 116) n = 69	60,8±3,1 (36 – 81) n = 34
1988		81,6±4,8 (53 – 121) n = 20	69,5±1,7 (4 – 154) n = 167	62,2±3,4 (32 – 100) n = 28
1989		79,8±7,7 (55 – 94) n = 8	68,7±2,5 (14 – 113) n = 77	57,5±3,9 (25 – 101) n = 20
1990		83,0±10,8 (77 – 89) n = 4	57,4±2,1 (11 – 113) n = 107	59,2±2,9 (25 – 108) n = 38
1991		76,4±7,7 (25 – 111) n = 8	60,7±2,3 (15 – 110) n = 93	54,2±3,3 (28 – 95) n = 30
1992		Нет данных n = 61	63,3±2,9 (27 – 103) n = 15	59,0±4,6 (43 – 87)
1993		68,3±7,7 (45 – 90) n = 8	52,9±3,4 (26 – 101) n = 43	63,4±5,6 (42 – 78) n = 10
1994		75,1±4,4 (38 – 105) n = 24	56,9±2,6 (19 – 100) n = 72	43,9±2,7 (0 – 72) n = 42
1995		73,7±6,9 (38 – 123) n = 10	65,2±1,9 (20 – 116) n = 133	63,7±3,4 (28 – 86) n = 28
1977–95		77,3±1,7 (15 – 137) n = 191	66,6±0,64 (0 – 170) n = 1253	60,6±1,2 (0 – 133) n = 378

чено и в популяциях воробьиных птиц в условиях техногенного загрязнения (Бельский, 1996).

Пределы изменчивости количества яиц в мешке в популяциях лесопаркового пояса оказались шире, чем в загородной (соответственно 0 – 198 и 28 – 119 суммарно за все годы наблюдений). Такое различие в амплитуде изменчивости, вероятно, отражает негативные изменения в группе производителей, так как наряду со снижением плодовитости отмечено (Вершинин, 1982а) появление шнуров с необычно малым количеством яиц (4–6) или даже пустых шнуров (табл. 19) – их диаметр в набухшем состоянии 3–5 мм. Частота встречаемости мешков с количеством яиц меньше 20 колеблется от 0,37 до 3,2 % (в 1985 и 1986 гг. соответственно). Для загородной популяции характерно минимальное количество икринок (28). Доля таких шнуров невелика, но указанная тенденция сохраняется в течение значительного промежутка времени и наиболее ярко выражена в деградирующей шарташской популяции с возрастающим уровнем антропогенного воздействия. По-видимому, этот признак может свидетельствовать о повышенных энергозатратах производителей в ухудшающихся условиях среды, так как обследование популяции сибирского углозуба, обитающего в городском сосновом бору г. Челябинска, дало сходные результаты: количество икринок в шнуре здесь изменяется в пределах от 4 до 154 (1980, 1988 гг.) при среднем 68,9±2,3 (n = 70).

Суммарно за все годы наблюдений для каждой из популяций подсчитана степень асимметрии кладок путем деления меньшего числа икринок в одном из мешков кладки на большее в другом (Басарукин, Боркин, 1984). Оказалось, что в шарташской популяции отмечается тенденция к увеличению доли асимметричных кладок (с различием между шнурами более 30 %) до 16,2 % против 10,2–11,7 % в других популяциях пригорода г. Екатеринбурга. Различия между мешками могут достигать 89–100 % (когда один из шнуров не содержит яиц или их очень мало). В абсолютном выражении максимальная разница составляет 93 икринки. Для углозубов с о-ва Сахалина (Басарукин, Боркин, 1984) различия между шнурами доходят до 45 % (1–34 икринки). В талицкой популяции (Свердловская область) максимальное различие – 39 яиц (Шагаева и др., 1981). Повышение величины асимметрии можно рассматривать как сигнальную информацию о том, что определенные изменения в состоянии популяций уже происходят и при дальнейшем ее воз-

растании могут перейти в более существенные необратимые изменения (Захаров, 1987).

Таким образом, связь сокращения плодовитости сибирского углозуба с процессом падения численности популяции, рост асимметрии кладок и встречаемости аномалий в сочетании со снижением доли самок в популяциях свидетельствуют о дестабилизации процессов воспроизводства и преобладании негативных тенденций у данного вида в условиях усиливающейся рекреационной нагрузки на лесопарковый пояс города.

Обследование кладок в популяциях бурых лягушек на территории городской агломерации показало, что в целом значения плодовитости совпадают с данными для естественных популяций из разных участков ареала: для *R. temporaria* по А.Г. Банникову и др. (1969) – 670 – 1400, по П.В. Терентьеву (1950) – 1155 – 4005, по A.S. Cooke (1975) – 1067 – 1608; для *R. arvalis* по В.Г. Ищенко (1978б) – 930 – 1461.

Сравнение многолетних данных по популяциям остромордой лягушки в пределах городской агломерации дает основание говорить о меньшей средней плодовитости *R. arvalis* в популяциях зоны многоэтажной застройки (за счет увеличения доли кладок с малым числом яиц), а в последние годы о тенденции к снижению среднего количества яиц в кладках в зонах малоэтажной застройки и лесопарковой зоны (см. табл. 19). Регрессионный анализ показал наличие слабой зависимости ($R = 0{,}34$, $p = 0{,}03$) между плодовитостью и уровнем трансформации местообитаний.

Одной из главных причин низкой плодовитости остромордой лягушки в популяциях города могут быть мелкие размеры тела самок (хотя значимой связи не выявлено), а также относительно высокий уровень обменных процессов (Вершинин, Терешин, 1992). В популяциях из зоны многоэтажной застройки средняя длина самок составляет 45,19±5,5 мм ($n = 34$), малоэтажной – 47,11±2,3 ($n = 18$), в лесопарковой зоне – 49,49±1,39 ($n = 46$) против 51,72±1,34 ($n = 31$) в загородной популяции. Аналогичны данные для естественной популяции *R. arvalis* из Свердловской области (Ищенко, 1978б): средняя плодовитость самок низшего размерного класса составляет 930–939 яиц, среднего – 1140–1161 и у самых крупных особей – 1161–1461. Плодовитость остромордой лягушки в гг. Челябинске и Серове также меньше в популяциях, населяющих территории с наибольшим уровнем антропогенного воздействия. Так, в г. Челябинске в зоне малоэтажной застройки количество икринок в кладке составляло 737,9±71,3 ($n = 7$), в ле-

сопарке – 1065,4±87,3 (n = 34), за городом – 1271,4±287,6 (n = 7); в Серове в зоне малоэтажной застройки – 797,6±117,6 (n = 5), в лесопарке – 977,1±59,8 (n = 16).

Различий в среднем количестве икринок в комке травяной лягушки из популяций зон многоэтажной и малоэтажной застройки не выявлено (см. табл. 19), хотя максимальные значения плодовитости приходятся на зону малоэтажной застройки, несмотря на более крупные размеры самок в зоне многоэтажной застройки – 63,2±4,1 (n = 4) против 57,9±2,3 (n = 30). Возраст животных на токах варьирует в пределах 2–3 года у самок и 2–4 года у самцов (Вершинин, Волегова, 1993). В зоне малоэтажной застройки пределы возраста производителей у самок составили 3–5, у самцов – 3–7 лет; при этом средняя длина тела оказалась соответственно 64,8±0,95 и 57,98±2,3 мм; в лесопарке те же показатели у самок были 3–6 лет и 70,1±1,4 мм, у самцов – 2–6 лет и 67,8±1,5 мм. Следовательно, в данном случае можно говорить о снижении относительной плодовитости, так как с укрупнением размеров самок число икринок в кладке не увеличивается, а лишь сохраняется на прежнем уровне, что благодаря относительно крупным размерам комка икры дает возможность выжить части эмбрионов в условиях загрязнения (Трубецкая, 1994). Сокращение относительной плодовитости может быть также связано с различиями в возрасте производителей. Плодовитость остромордой лягушки, напротив, снижается с ростом урбанизации, параллельно уменьшается диаметр икринок (Вершинин, Гатиятуллина, 1995), что, скорее всего, связано с небольшими размерами самок. Однако благодаря возникшим в городских популяциях адаптивным изменениям естественная эмбриональная смертность здесь почти вдвое ниже ($p < 0{,}001$, $\chi^2 = 136{,}3$), чем у *R. temporaria*, при равных объемах икры (Вершинин, Трубецкая, 1992; Трубецкая, 1994).

Приведенные выше данные свидетельствуют о преобладании в популяциях травяной лягушки с загрязненных и нарушенных территорий животных крупного размера с более интенсивным обменом веществ, что обусловливает раннее половое созревание и меньшую продолжительность жизни. Отсутствие значимых различий по плодовитости в данном случае может быть связано с энерготратами на адаптацию к загрязнению (Тарасенко, Тарасенко, 1988), а также с выпадением из городских популяций амфибий старших возрастных групп (Жукова, 1978; Ушаков и др., 1982).

Таблица 20

Размеры тела и средний возраст самок *R. arvalis*

Зона	*N*	*L±m*, мм	*CV*, %	Возраст, лет	*N*
Многоэтажная застройка	34	45,19±1,15	21,6	3,0±0,45	5
Малоэтажная застройка	18	47,11±1,59	13,2	3,5±0,71	8
Лесопарк	46	49,49±0,99	14,7	3,1±0,63	7
Загородная популяция	31	51,72±1,21	14,2	3,3±0,33	11

Отмеченное снижение среднего количества икринок в комке в популяциях остромордой лягушки из зоны многоэтажной застройки может быть обусловлено небольшими размерами самок при отсутствии значимых возрастных отличий (табл. 20).

Воздействие химикатов приводит к изменениям в белковом составе оболочек яиц, что впоследствии препятствует нормальному набуханию и развитию эмбрионов (Hazelwood, 1970). Доля аномальных кладок в популяциях остромордой лягушки, обитающих на городской территории Екатеринбурга, колеблется в разные годы от 0,23 до 44,6 %, травяной – от 0,7 до 12,5 %, у сибирского углозуба – от 0,4 до 3,9 % от общего числа кладок (Вершинин, 1997).

Таким образом, плодовитость остромордой лягушки в популяциях городской черты в значительной мере определяется разницей в средних размерах производителей в сочетании с физиологическими особенностями животных, обитающих в измененных условиях среды. Уменьшение количества икринок в кладке ставит под угрозу способность городских популяций к воспроизводству как за счет прямого снижения плодовитости, так и косвенно, повышая уязвимость икры со стороны поллютантов – зачастую эмбрионы выживают лишь в центре комка.

Сокращение числа яиц в кладках земноводных – одна из отрицательных тенденций, отмечаемых в популяциях амфибий при значительном антропогенном воздействии. Отклонение этого показателя от нормы позволяет оценить глубину негативных изменений в городских сообществах.

Известно, что объем кладок и размеры яиц существенно варьируют у всех видов земноводных. Имеется несколько гипотез об адаптивной изменчивости диаметра яиц у амфибий. Считается, что наличие межпопуляционных различий в размерах яйца у саламандр отражает адаптации к изменениям среды обитания (Takahashi, Iwasawa, 1988), что справедливо, по-видимому, не для всех видов (Beachy, 1989).

У некоторых видов жаб (*B. bufo, B. calamita*) внутрипопуляционная вариабельность в размерах кладки и яиц основана на изменчивости тела особей, но величина корреляции между этими параметрами варьирует в разных популяциях (Banks, Beebee, 1986). У *R. temporaria* изменчивость размеров яйца может зависеть не только от возраста особи; при этом размер особи при метаморфозе возрастает, а личиночный период сокращается с увеличением размера яиц (Cummins, 1989б).

Рядом исследователей (Williamson, Bull, 1989a; Crump, 1989a; Morin, Johnson, 1988) для различных видов показано, что особи, появившиеся из крупных яиц, более конкурентоспособны в условиях личиночных взаимодействий в реальных популяциях. Кроме того, крупные яйца одного размера из кладок с разным средним размером яйца физиологически неоднозначны: яйца из «крупных» кладок *Ranidella signifera* растут и развиваются интенсивнее, чем из «мелких» (Williamson, Bull, 1989б). На головастиках травяной лягушки показано (Сурова, Черданцев, 1987), что смертность в период метаморфоза выше у личинок, вышедших из мелких яиц, а у метаморфизировавших сеголеток чаще встречаются морфологические аномалии. В связи с указанными различиями возникает проблема оптимального соотношения размеров и числа икринок в кладках амфибий. Только в идеальных условиях яйца всех размеров выживают одинаково успешно. Следовательно, самки, производящие много мелких яиц, жертвуют их жизнеспособностью (Crump, 1984б), а самки, дающие только крупные икринки, имеют низкую плодовитость (Crump, 1989a). Поэтому оптимальной тактикой может быть наличие в популяции кладок с широкими пределами вариабельности размеров яиц, что дает примерно равные шансы к выживанию яиц всех размеров в меняющихся условиях среды.

Обсуждая изменчивость размеров яиц в пределах популяции, R.H. Kaplan и W.S. Cooper (1984) полагают, что идея оптимального баланса между размером и количеством продуцируемых самкой яиц (Smith, 1983) труднодоказуема, так как предпочтительнее иметь в популяции гарантированную независимо от плодовитости изменчивость размеров яиц.

Изменчивость размеров яиц может находиться под генетическим контролем, но может развиваться и как оптимальный ответ на действие колеблющихся факторов среды. Помимо изменчивости размеров яиц, продуцируемых одной самкой, в любой конкретный репродуктивный период увеличение разнообразия

размеров яиц может быть достигнуто в популяции и за счет изменчивости, реализуемой во времени, в разные репродуктивные периоды, когда одна и та же самка будет при повторных размножениях продуцировать яйца уже иных размеров. Размах такой изменчивости также может быть, по мнению R.H. Kaplan и W.S. Cooper (1984), генетически детерминирован, а это означает, что трудно спрогнозировать точные размеры продуцируемых одной самкой яиц в конкретный репродуктивный период. Этот тип изменчивости размеров яиц может включаться вместе (или вместо) с широко распространенным способом увеличения разнообразия потомства – внутрикладковой изменчивостью. Разбирая этот класс механизмов развития, R.H. Kaplan и W.S. Cooper (1984) назвали его «адаптивной игрой в орлянку» («adaptive coin-flipping»).

Поскольку размер яйца определяется ходом вителлогенеза, то его конечные размеры могут зависеть от условий питания самки (у *B. bufo*) и степени ее активности, равно как от условий питания может зависеть степень атрезии ооцитов (Jorgensen, 1982), т. е. плодовитость особи. Бесспорно, что эта модель вполне приемлема для многих видов амфибий, особенно умеренной зоны, с четко выраженной сезонной приуроченностью периода размножения. В случаях задержек роста из-за неблагоприятных факторов среды (понижение температуры, голодание) может происходить перераспределение трат энергии на рост и репродукцию, а следовательно, и изменение количества и размеров яиц. Другим фактором может быть рост энерготрат производителей в условиях загрязнения мест обитания. Воздействие химических веществ вызывает уменьшение количества желтка и клеток гранулезы в фолликулах *R. tigrina* (Pramoda, Saidapur, 1986). Например, показано (Kaplan, Cooper, 1984), что самки *Bombina orientalis* откладывают самые крупные икринки при умеренной температуре, но при неограниченном количестве пищевых ресурсов. На амбистомах установлено (Kaplan, 1980а, б), что чем крупнее яйцо, тем больше размеры выходящей из него личинки.

В «идеальных» условиях эксперимента из крупных яиц *Hyla crucifer* вылуплялись личинки большого размера (Crump, 1984б), но эти особи не получали дальнейшего преимущества ни в скорости развития, ни в размерах перед метаморфозом, не увеличивалась и их выживаемость. Различия, существующие на ранних стадиях развития, могут нивелироваться по мере роста и развития (Година, Сытина, 1985), так как диаметр яйца начинает изме-

няться с момента гаструляции (Сурова, Черданцев, 1987). В естественных водоемах в период эмбриогенеза яйцо подвержено действию множества разнообразных факторов, в первую очередь абиотических (температура, химический состав воды, расположение и количество кладок в водоеме и др.). После вылупления из икры, в период личиночного развития, когда личинки взаимодействуют с хищниками и конкурентами и возрастает возможность пересыхания водоемов, относительное преимущество получают крупные головастики (Щупак, Гатиятуллина, 1987).

Адаптивность внутрипопуляционной изменчивости размеров яйца исследована недостаточно. R.H. Kaplan (1985) установил, что при нелимитированном ресурсе личинки *Taricha torosa*, выросшие из более крупных яиц, проходят метаморфоз быстрее и при более крупных размерах тела, но при лимитированном ресурсе личинки проходят метаморфоз также при относительно крупных размерах тела, но длительность личиночного периода увеличивается. Это говорит о том, что при ограниченном ресурсе в природе крупные размеры яиц не обязательно дадут преимущество развивающимся из них личинкам, и в некоторых случаях большое количество мелких яиц, продуцируемых самкой, может быть предпочтительнее. На бурых лягушках (*R. temporaria* и *R. arvalis*) показано, что личинки, выходящие из мелких икринок, в большей степени способны к изменению исходных темпов роста и развития (например, за счет более активного питания и/или повышения уровня обмена), что и позволяет им ко времени метаморфоза сравняться во всех отношениях с особями крупной морфы (Сурова, Черданцев, 1987). Следовательно, положительный момент увеличения доли мелких яиц в популяциях городской черты – рост адаптивных возможностей популяции в быстро изменяющихся условиях среды.

С другой стороны, увеличение в городских популяциях доли кладок с мелкими икринками наряду с сокращением количества икринок в кладке, вероятно, может представлять опасность для полноценного воспроизводства этих популяций, так как в условиях загрязнения эмбрионы *R. temporaria* выживают только в центральной части комка (Linnenbach, Gebhardt, 1987), а крупные эмбрионы и личинки менее уязвимы. Наши данные также свидетельствуют о высокой смертности на ранних этапах развития в городских популяциях остромордой лягушки (Вершинин, 1985а) и о преимущественном выживании крупных сеголеток (Вершинин, 1985б). В популяциях *R. arvalis*, живущих в условиях повы-

шенной кислотности, внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц достоверно ниже, а размеры эмбрионов и личинок достоверно выше в сравнении с популяцией из относительно чистого местообитания (Andren et al., 1989). У *Ranidella signifera* размер яйца не определяет последующей адаптивности головастиков. При переходе к самостоятельному питанию наибольших размеров достигают личинки, вышедшие не из самых крупных яиц. По-видимому, нет жесткой связи между размерами яйца и личинок (Williamson, Bull, 1989б).

Имеются данные (Иванова, 1982; Гоголева, 1985; Вершинин, 1982б; и др.) о том, что в условиях антропогенного загрязнения водоемов наблюдается преимущественное выживание крупных личинок. Вероятно, это может быть связано с меньшим у них поверхностно-объемным соотношением. Особи *Pseudacris triseriata* (Smith, 1987), проходящие метаморфоз в короткие сроки при крупных размерах тела, становятся половозрелыми в первый год жизни после метаморфоза. Особи *Ambystoma talpoideum* (Semlitch et al., 1988), проходящие метаморфоз быстрее и при крупных размерах, имеют более крупные размеры и при размножении. Особенно важен данный факт для самок, так как с размерами тела скоррелирована плодовитость. Известно, что *R. sylvatica*, раньше достигающие половозрелости, тратят на рост больше энергии, чем на репродукцию, вследствие чего продуцируют более мелкие яйца (Berven, 1988). Изучение популяции *R. arvalis* показало (Ищенко, Леденцов, 1985, 1987; Леденцов, 1990), что в связи с непостоянством среды обитания прохождение метаморфоза в сжатые сроки и при больших размерах тела создает базу для ускоренного полового созревания, но и меньшей продолжительности жизни.

Из сказанного выше следует, что, несмотря на неоднозначность адаптивной ценности диаметра икринок у разных видов земноводных, изменение этого показателя может отражать определенные внутрипопуляционные процессы. В 1990 г. мы определяли размеры яиц *R. arvalis* из городских популяций и пригорода на ранних стадиях развития икры: начало дробления яиц – поздняя эпителиальная бластула, а в 1991 г. сравнение размеров яиц проведено на 10–18-й стадиях развития (табл. 21).

Приведенные в табл. 21 данные свидетельствуют о незначительных различиях в средних размерах яиц в водоемах лесопаркового пояса и загородной зоны. Достоверны различия лишь на 9-й стадии между водоемами РТ-2 и КР-1 (t = 2,31). Значительно

Таблица 21

Средние размеры яиц в кладке остромордой лягушки в 1990 и 1991 гг.

Местообитание	№ стадии и диаметр яйца, мм				
Загородный участок, 1990 г.					
1. Режевской тракт 2 (РТ-2)	9-я 1,83±0,030 *n* = 7	8-я 1,90±0,044 *n* = 8			
2. Режевской тракт 3 (РТ-3)	2-я 1,72±0,057 *n* = 6	4-я 1,80±0,09 *n* = 2	5-я 1,77±0,023 *n* = 2	6-я 1,74±0,021 *n* = 8	9-я 1,79±0,023 *n* = 6
3. Режевской тракт 4 (РТ-4)	4-я 1,72±0,080	5-я 1,73±0,027	6-я 1,77±0,075		
Лесопарковая зона					
	n = 3	*n* = 13	*n* = 3		
4. Калиновские разрезы 1 (КР-1)	2-я 1,60±0,034 *n* = 5	10-я 1,85±0,036 *n* = 4			
5. Калиновские разрезы 2 (КР-2)	2-я 1,59±0,037 *n* = 6	3-я 1,63±0,017 *n* = 3	4-я 1,60±0,036 *n* = 5	9-я 1,74±0,021 *n* = 3	
6. Шарташ 1 (Ш-1)	2-я 1,70±0,045 *n* = 10	7-я 1,78±0,026 *n* = 5	10-я 1,82±0,026 *n* = 5		
7. Шарташ 2 (Ш-2)	1-я 1,66±0,017 *n* = 10	2-я 1,66±0,017 *n* = 10			
Малоэтажная застройка, 1990 г.					
8. Улица Самолетная 5 (С-5)	2-я 1,65±0,042 *n* = 3	7-я 1,58±0,044 *n* = 2			
9. Улица Самолетная 4 (С-4)	1-я 1,58±0,079 *n* = 4	2-я 1,62±0,028 *n* = 9	3-я 1,64±0,023 *n* = 8	4-я 1,68±0,013 *n* = 5	
10. Река Патрушиха 1 (П-1)	4-я 1,98±0,035 *n* = 7	5-я 1,98±0,032 *n* = 6	6-я 1,97±0,039 *n* = 4	7-я 1,81±0,021 *n* = 2	10-я 1,64±0,035 *n* = 2

Продолжение табл. 21

Местообитание	№ стадии и диаметр яйца, мм				
Многоэтажная застройка, 1990 г.					
11. Река Ольховка (О)	3-я 1,73±0,018 $n = 2$	9-я 1,84±0,046 $n = 6$	10-я 1,83±0,034 $n = 10$		
12. ЦПКиО (ЦП)	2-я 1,51±0,018 $n = 2$	6-я 1,55±0,018 $n = 2$			
13. Улица Крылова 3 (К-3)	7-я 1,62±0,027 $n = 10$				
14. Улица Белинского (БЛ)	3-я 1,52±0,053 $n = 2$	10-я 1,69±0,034 $n = 10$			
15. Улица Куйбышева (КБ)	2-я 1,58±0,026 $n = 8$	6-я 1,58±0,059 $n = 4$	7-я 1,67±0,043 $n = 5$		
Загородный участок, 1991 г.					
1. Режевской тракт 2 (РТ-2)	16-я 1,88±0,067 $n = 3$	17-я 1,83±0,084 $n = 4$			
2. Режевской тракт 3 (РТ-3)	16-я 2,04±0,039 $n = 6$	17-я 2,00±0,039 $n = 7$			
3. Режевской тракт 4 (РТ-4)	11-я 1,91±0,023 $n = 7$	12-я 1,89±0,067 $n = 4$	16-я 2,00±0,147 $n = 3$		
Лесопарк, 1991 г.					
4. Калиновские разрезы 1 (КР-1)	10-я 1,80±0,44 $n = 9$	11-я 1,84±0,020 $n = 8$	12-я 1,87±0,038 $n = 9$	13-я 1,96±0,054 $n = 5$	
5. Калиновские разрезы 2 (КР-2)	13-я 1,89±0,034 $n = 3$	16-я 1,91±0,025 $n = 4$	17-я 2,00±0,019 $n = 11$	18-я 1,99±0,030 $n = 7$	
6. Шарташ 1 (Ш-1)	16-я 1,94±0,020 $n = 7$	17-я 2,00±0,021 $n = 5$			

Окончание табл. 21

Местообитание	№ стадии и диаметр яйца, мм				
7. Шарташ 2 (Ш-2)	16-я 2,02±0,013 $n = 3$	17-я 2,02±0,058 $n = 6$			
Малоэтажная застройка, 1991 г.					
8. Улица Самолетная 4 (С-4)	17-я 1,98±0,035 $n = 7$	16-я 1,98±0,032 $n = 6$	18-я 1,97±0,039 $n = 4$		
Многоэтажная застройка, 1991 г.					
9. ЦПКиО (ЦП)	16-я 1,64±0,013 $n = 3$	17-я 1,60±0,014 $n = 4$			
10. Улица Белинского (БЛ)	17-я 1,95±0,043 $n = 5$				
11. Река Ольховка (О)	6-я 19,3±0,035 $n = 2$	10-я 19,4±0,088 $n = 2$	11-я 19,8±0,106 $n = 2$		
12. Улица Куйбышева (КБ)	5-я 1,87±0,034 $n = 3$	10-я 1,88±0,029 $n = 11$			

выше изменчивость средних диаметров яиц между кладками внутри водоемов, особенно на первых четырех стадиях развития яйца (до стадии восьми бластомеров). Коэффициент вариации размеров яиц между кладками внутри водоемов больше на начальных стадиях дробления, чем на более поздних, и достигает 0,44 мм (1,84–1,40 мм) на 2-й стадии (1-е деление дробления) и 0,33 мм (2,11–1,78 мм) – на 10-й стадии (поздняя бластула). Различия в размере яиц внутри кладок еще более выражены, чем между кладками. Размеры в отдельных кладках колеблются от 0,4 до 0,7 мм. Как правило, средние диаметры яиц на последовательных стадиях развития в водоеме увеличиваются, но внутри водоема в разных кладках их изменчивость несущественна, и в основном возрастают максимальные размеры яиц.

Отмеченные особенности изменчивости яиц остромордой лягушки в окрестностях города почти абсолютно совпадают с дан-

ными, полученными для талицкой популяции этого вида в 1983 г. (Щупак, Гатиятуллина, 1987).

Размеры яиц в водоемах собственно городской территории значительно меньше (см. табл. 21). Различия достоверны при сопоставлении диаметров яиц на отдельных стадиях в водоемах РТ-3 и КБ (t = 2,26), ЦП, П-1; РТ-4 и К-3 (t = 2,89); РТ-2 и БЛ (t = = 3,75). Это связано с тем, что частота встречаемости кладок с мелкими икринками заметно выше в популяциях из наиболее загрязненных и урбанизированных участков, что сказалось и на средних размерах яиц. Средние размеры яйца достоверно меньше и в большинстве популяций из зон много- и малоэтажной застройки.

Вариабельность средних размеров яиц между кладками внутри городских водоемов меньше по сравнению с пригородными, что может свидетельствовать о наличии отбора в таких популяциях. Например, при первом делении дробления средний диаметр яиц между кладками колебался от 1,46 до 1,70 мм (водоем С-4). Максимальный коэффициент вариации размеров яиц на 2-й стадии (1-е деление дробления) достигал 5,18 % (водоем С-4), в то же время внутри пригородных водоемов он в основном превышал 8 % (Вершинин, Гатиятуллина, 1995). Пределы колебаний диаметра яиц внутри кладок в городских популяциях близки к тем, что наблюдались в пригороде, т.е. сохраняется довольно высокая изменчивость средних размеров икринок внутри кладок. Значительная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки определяет пластичность популяции в ее взаимоотношениях со средой и обеспечивает успех воспроизводства в нестабильных условиях.

В пределах городских изолятов, пригодных для размножения лягушек, изменчивость средних размеров яиц между водоемами невелика, а средние диаметры яиц меньше, чем в пригороде.

Если допустить, что установленные для *Hyla crucifer* (Crump, 1989а) и *R. temporaria* (Cummins, 1989б) зависимости между размерами яйца, размером и возрастом самки верны и для остромордой лягушки, то одной из причин снижения среднего размера яиц в ее кладках, зафиксированного в 1990 г. в популяциях на городской территории, мы считаем мелкие размеры самок, о чем уже упоминалось выше. Другим возможным фактором может быть рост энерготрат производителей в условиях загрязнения мест обитания. В естественных водоемах в период эмбриогенеза яйцо подвержено действию разнообразных факторов, в

первую очередь абиотических (температура, химический состав воды, расположение и количество кладок в водоеме и др.). У *R. arvalis* после вылупления из икры, в период личиночного развития, когда личинки взаимодействуют с хищниками и конкурентами и возрастает возможность пересыхания водоемов, относительное преимущество получают крупные головастики (Щупак, Гатиятуллина, 1987).

В городских водоемах в процессе эмбриогенеза, на уязвимых стадиях развития зигот (гаструла), возможна дифференциальная гибель. В нашем случае на более поздних стадиях эмбриогенеза различия в размерах яиц между городскими и пригородными водоемами были сглажены. Например, в водоеме КБ (ул. Куйбышева) эта разница исчезает уже на 6-й стадии. Различия, существующие на ранних стадиях развития, могут нивелироваться по мере роста и развития (Година, Сытина, 1985), так как диаметр яйца начинает изменяться с момента гаструляции (Сурова, Черданцев, 1987). Это, по-видимому, и не позволило в 1991 г. в большинстве случаев выявить существенные отличия по диаметру яйца между популяциями (табл. 22). Наиболее полный материал был собран по стадиям 16, 17, 18. На этих стадиях эмбриогенеза наименьшие размеры яиц отмечены в водоеме ЦПКиО, в остальных водоемах средние диаметры икринок были сопоставимы. В 1990 – 1991 гг. не выявлено достоверной корреляции между диаметром яйца и плодовитостью.

Многофакторный дисперсионный анализ данных показал, что диаметр яйца остромордой лягушки за 1990 – 1995 гг. достоверно зависит от двух параметров – степени урбанизации и стадии развития. Поскольку диаметр яйца по мере развития увеличивается, то необходимо рассчитывать зависимость диаметра от сочетания этих двух факторов. Значимость различий оказалась очень высока для данных за 1990, 1991, 1993, 1994, 1995 гг. – $p < 0{,}0001$ при изменении F от 15,278 до 334,146. Несмотря на то, что в выборках из городских популяций встречались более поздние стадии, средний диаметр яйца без учета стадии здесь оставался значимо меньше (табл. 22).

Интересно, что аналогичная картина наблюдается в популяциях воробьиных птиц, обитающих на техногенно загрязненной территории: доля мелких яиц возрастает с 3,6 % в контроле до 48,7 % в импактной зоне (Бельский, 1996).

Увеличение доли мелких икринок в кладках городских популяций остромордой лягушки наряду с сокращением среднего ко-

Таблица 22

Средний диаметр яиц в популяциях *R. arvalis* в зависимости от степени урбанизации местообитаний

Зона	*N*	Диаметр, мм	Стадия развития
		1990 г.	
II	1460	1,71±0,004	2, 3, 6, 7, 9 ,10
III	1401	1,68±0,004	1, 2, 4, 5, 6, 7, 10
IV	1639	1,67±0,003	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10
K	1420	1,79±0,004	2, 4, 5, 6, 8, 9
		1991 г.	
II	918	1,86±0,005	5, 6, 10, 11, 16, 17
III	720	1,95±0,006	16, 17, 18
IV	1718	1,93±0,004	10, 11, 12, 13, 16, 17, 18
K	920	1,96±0,005	11, 12, 16, 17
		1993 г.	
II	620	1,75±0,006	5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 18, 19
III	440	1,79±0,007	1, 3, 4, 6, 7, 11, 12, 16, 17
IV	1252	1,80±0,004	2, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 16, 17
K	1160	1,79±0,004	2, 3, 4, 5, 6, 8
		1994 г.	
II	700	1,72±0,006	2, 5, 6, 7, 9, 12, 16, 19
III	480	1,80±0,007	9, 10, 12
IV	1880	1,83±0,004	2, 3, 6, 7, 8, 9
K	540	1,89±0,007	2, 3, 4, 5, 6, 7, 17
		1995 г.	
II	1520	1,67±0,004	2, 3, 4, 5, 6, 9, 11, 12, 13
III	500	1,78±0,007	2, 3, 6, 10, 11, 12
IV	1360	1,84±0,004	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8
K	1260	1,85±0,005	2, 3, 5, 6, 7, 8

личества икринок в кладке, вероятно, может представлять опасность для полноценного воспроизводства этих популяций, так как мелкие кладки, эмбрионы и личинки более уязвимы для поллютантов. Наши данные свидетельствуют о высокой смертности на ранних этапах развития остромордой лягушки в городских популяциях (Вершинин, 1985а) и преимущественном выживании

крупных сеголеток (Вершинин, 1985б). На головастиках травяной лягушки показано (Сурова, Черданцев, 1987), что смертность в период метаморфоза выше у личинок, вышедших из мелких яиц, а у метаморфизировавших сеголеток чаще встречаются морфологические аномалии. С другой стороны, личинки бурых лягушек, выходящие из мелких икринок, в большей степени способны к изменению исходных темпов роста и развития (например, за счет более активного питания и/или повышения уровня обмена), что приводит к эквифинальности, т.е. позволяет им ко времени метаморфоза сравняться во всех отношениях с особями крупной морфы (Сурова, Черданцев, 1987). Следовательно, увеличение доли мелких яиц в городских популяциях способствует повышению их адаптивных возможностей в быстро меняющихся условиях урбанизированных ландшафтов.

Таким образом, успешное воспроизводство при сокращении среднего числа икринок в кладке и уменьшении их диаметра, а также наличие ряда адаптивных особенностей у эмбрионов, личинок и сеголеток могут свидетельствовать об иной репродуктивной стратегии городских популяций *R. arvalis* в сравнении с естественными – в городской черте наблюдается отход от типичной R-стратегии.

В популяциях *R. temporaria* с загрязненных и нарушенных территорий среди производителей преобладают особи функционально-физиологического типа с высокой скоростью роста, ранним половым созреванием и меньшей продолжительностью жизни. Значимых различий в абсолютной плодовитости травяной лягушки из популяций зон многоэтажной и малоэтажной застройки не выявлено, но можно говорить о снижении относительной плодовитости. Выживание на эмбриональных стадиях определяется главным образом крупными размерами комка откладываемой икры, что соответствует классическому варианту R-стратегии и отражается на широте распространения вида в антропогенных ландшафтах. Таким образом, в популяциях симпатрических видов бурых лягушек, населяющих одни и те же урбанизированные ландшафты, отмечается различная репродуктивная специфика.

В нестабильной среде предпочтительны раннее созревание, одноразовое икрометание, высокая плодовитость, мелкие яйца (Ищенко, 1989). Вместе с тем в ряду синтопичных видов *Triturus* – *Rana* – *Bufo* тенденция к R-стратегии увеличивается слева направо и соответственно возрастает стохастическая вероятность исчез-

новения их популяций (Кузьмин, 1995), что подтверждают и наши данные. В этом случае степень биотопической специализации вида может иметь для его выживания большее значение, чем репродуктивные особенности. Изменение стратегии размножения и ее разнообразие обеспечивают существование пространственно ограниченных малочисленных изолятов при низкой средней плодовитости и небольших размерах яйца.

5.5. СМЕРТНОСТЬ БУРЫХ ЛЯГУШЕК В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ, ЛИЧИНОЧНЫЙ И ПОСТМЕТАМОРФИЧЕСКИЙ ПЕРИОДЫ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Успешное воспроизводство амфибий – это во многом успешное завершение метаморфоза в меняющихся условиях внешней среды (Berven, 1988; Crump, 1989б; Kaplan, Cooper, 1984). Скорость роста и дифференцировки определяет успех завершения водной фазы развития и прохождения метаморфоза в условиях временных водоемов (Wassersug, Seibert, 1975; Wilbur, 1980; Wilbur, Collins, 1973). Модель H. Wilbur и J. Collins (1973) подразумевает, что успешное прохождение метаморфоза возможно при достижении таких минимальных размеров тела, которые определяют выживания мелких особей, а максимальные размеры лимитируются невозможностью расти неограниченно долго, а также в результате аллометрических ограничений. J. Travis (1984) считает, что скорость дифференцировки закладывается на ранних этапах личиночного развития. Темпы смертности и роста обладают высокой изменчивостью и во многом зависят от температуры среды (Smith-Grill, Berven, 1979). Показано (Alford, Harris, 1988; Brockelman, 1975; Licht, 1967; Wilbur, 1977а, б), что преимущество имеют крупные личинки, особенно при ограничении ресурсов и в условиях повышенной плотности, причем смена режима питания на определенном этапе развития не влияет на скорость дифференциации. Существует также модель (Wassersug, 1994), объясняющая время наступления метаморфоза влиянием экологических факторов на эндокринологические взаимодействия в организме личинок. Скорость роста и развития у *R. arvalis* может зависеть как от средовых, так и от наследственных факторов (Ищенко, Щупак, 1979), в свою очередь скорость развития может влиять на выживаемость: у *R. temporaria* смертность личинок прямо пропорциональна скорости развития (Aebli, 1966). На *Pseudacris triseriata* установлено, что особи, про-

ходящие метаморфоз при больших размерах тела и в сжатые сроки, становятся половозрелыми на первом году жизни (Smith, 1987). У *Ambystoma talpoideum* крупные особи, проходящие метаморфоз раньше, имеют наибольшие размеры при размножении (Semlitsch et al., 1988). Более раннее половое созревание у *R. sylvatica* невозможно без достижения определенных размеров (Berven, 1988).

Так как развитие земноводных происходит во внешней среде временных водоемов, то у большинства видов наследуемость темпов роста и развития мала. Темпы развития бурых лягушек зависят главным образом от температуры воды (Сурова, 1988). Фенотипическая изменчивость ранних признаков развития зависит в основном от температуры среды. Кроме того, важную роль играют материнские влияния (Kaplan, 1994). Известно, что у *Bombina variegata* при разном температурном режиме вылупление может происходить на ранних стадиях и при разных размерах тела (Pawlowska-Indyk, 1980). На камышовой жабе установлено (Fejedo, 1992), что от времени икрометания тоже может зависеть успех метаморфоза.

Смертность эмбрионов и личинок во многом имеет плотностнозависимый характер (Северцов, Сурова, 1989). С 30-й по 53-ю стадию идет личиночный период развития. В выборе условий существования (благоприятной температуры, кормовой базы, укрытия от хищников) личинки *R. sylvatica* имеют ряд преимуществ по сравнению с эмбрионами (Herreid, Kinney, 1967). Некоторые авторы полагают, что среди неблагоприятных факторов, вызывающих гибель и регулирующих численность популяций амфибий, наиболее действенным оказывается давление достаточно многочисленных хищников (Calef, 1973; Licht, 1974). Однако А.С. Северцов и Г.С. Сурова (1979б) считают, что хищники существенно не влияют на характер динамики численности личинок. В водоемах при совокупном действии хищников и наличии разнообразных стаций обитания для головастиков травяной лягушки селективный эффект действия хищников снижается (Сурова, Северцов, 1988). В большей степени смертность зависит от плотности и определяется внутрипопуляционными механизмами (Северцов, Сурова, 1979а, б, 1988). Обнаружена зависимость гибели головастиков в популяции от их размеров и плотности (Шварц, Пястолова, 1970а, б). Пищевой конкуренции между личинками нет (Северцов, Сурова, 1989), хотя существует зависимость между обеспеченностью пищей и размерами особи

при метаморфозе (Smith, Feetwell, 1974; Hensley, 1993). При исходно высокой численности и плотности высока гибель в начальный период, низка – в дальнейшем, а при исходно низкой – наоборот. Темпы гибели головастиков бурых лягушек не зависят от пищевых ресурсов и хищников, а определяются внутрипопуляционными взаимодействиями между личинками амфибий в регулярно образующихся скоплениях – до 2000 экз/л при средней плотности на водоем 2 – 0,002 экз/л (Северцов, Сурова, 1988).

Физиологические последствия действия метаболитов подробно изучены на разных видах земноводных. Экспериментально показано изменение окислительного метаболизма и энергетической стоимости метаморфоза, активного тканевого роста и цитоморфологических процессов, морфофизиологических особенностей, гемопоэза, формирования скелета и других физиологических, биохимических и морфологических изменений (Амстиславская, 1971; Гатиятуллина, 1978; Ковальчук. 1978; Пястолова, Иванова, 1978; Сюзюмова, 1978, 1979). На головастиках *R. arvalis* обнаружено, что в условиях загрязнения эффекты плохого качества воды и повышения плотности аналогичны (Барановский, Кудокоцев, 1992). Одноклеточные водоросли также могут оказывать влияние на рост головастиков (Richards, 1962).

Размеры тела и длина личиночного периода часто, но не постоянно коррелируют (Travis, 1984). Быстро растущие личинки успешнее проходят уязвимые с точки зрения смертности стадии развития. Баланс темпов роста и развития может стабилизировать жизненные циклы амфибий (Werner, 1986).

Трансформация среды в результате человеческой деятельности приводит к существенным изменениям всех фаз жизненного цикла земноводных. Антропогенные факторы, как правило, вызывают сокращение численности популяций за счет гибели молодняка, взрослых особей и снижения плодовитости у всех видов амфибий (Попов, 1967; Лебедева, 1970; Скокова, Лобанов, 1973; Банников, 1977; Кубанцев, 1976; Бондаренко, 1977; Вершинин, 1983а). В антропогенных ландшафтах изменяется не только численность, но и структура популяций. Так, в урбанизированных районах отмечено отсутствие травяных лягушек старших возрастных групп (Ушаков и др., 1982), снижается доля половозрелых особей, изменяется половая структура в сторону численного преобладания самок. Отдельные локальные популяции амфибий характеризуются относительно стабильным средним вкладом в численность новой генерации (20–22 сего-

летка на самку). Установлена соизмеримость биомассы вносимой в водоем икры и выходящих сеголеток (Щупак, 1970а). Этот показатель принят за оптимальный уровень функционирования популяций. В нарушенных биоценозах репродуктивный потенциал составляет 42–66,1 сеголеток на самку, что обусловлено снижением величины старения популяции за счет низкой численности производителей предельных возрастов (Бобылев, 1985). От уровня смертности во многом зависит способность популяции к воспроизводству, особенности ее фенооблика и генетической структуры. В свою очередь эффективность репродукции бесхвостых амфибий определяется не численностью производителей, а факторами, действующими на биотопическую обстановку (Бобылев, 1985).

Первые 30 стадий, от яйца до вылупления и начала кровообращения в первой жабре, – эмбриональные (Дабагян, Слепцова, 1975). В этот промежуток времени смертность *R. arvalis*, по данным В.Г. Ищенко (1982), составляет 17,8 %. Эмбриональная смертность *R. ridibunda* в сточных водах – 42–76 % против 26–34 % в устойчивых экосистемах (Бобылев, 1985).

Имеется несколько мнений по поводу адаптивных возможностей разных стадий личинок и их выживаемости. По данным Е.Л. Щупак (1970б), за период эмбриогенеза численность живых икринок у остромордой лягушки снижается в 3 раза за счет гибели, связанной с внешними факторами; при выходе из икры существенных изменений не происходит, перед метаморфозом численность снижается в 10 раз, а к моменту его окончания (53 – 54-я стадии) она сокращается в 20 раз. А.С. Северцов и Г.С. Сурова (1979а) полагают, что нельзя выделять более или менее адаптивные этапы развития, так как смертность зависит от плотности личинок, а не от возраста и стадий онтогенеза. Все стадии оказываются равно приспособленными к тем экологическим условиям, в которых в данный момент находятся особи. Тем не менее авторы не отрицают критических этапов онтогенеза как таковых. Критические периоды, проявляющиеся в лабораторных условиях, в естественных популяциях нивелируются за счет высокой смертности, и метаморфоз проходят лишь наиболее устойчивые к любым нарушениям индивидуального развития особи. У разных видов *Rana* количество вышедших сеголеток составляет 4–8 % от числа отложенных икринок (Herreid, Kinney, 1966; Brockleman, 1968; Calef, 1973; Licht, 1974; Cooke, 1975). В экспериментальных условиях выживает 40 % личинок, и особенно высока смертность на

последних стадиях метаморфоза (Calef, 1973). После метаморфоза она не превышает 10 % от числа только что вышедших особей. На остромордой лягушке показано (Пястолова, Трубецкая, 1988), что при наступлении неблагоприятных условий может происходить массовая гибель только что метаморфизировавших животных, если они были ослаблены в процессе развития. Экспериментально установлено (Бугаева, 1983), что действие малых доз различных веществ повышает выживаемость личинок к метаморфозу в 2 раза по сравнению с контролем. В условиях эксперимента, имитирующего загрязнение, животные (личинки *R. arvalis*) растут до самого метаморфоза в отличие от контрольных (Бугаева, 1985). Полевые исследования показали наличие специфики динамики численности личинок и сеголеток *R. arvalis* в условиях городской черты – высокая элиминация на ранних этапах, компенсирующаяся впоследствии ее значительным снижением, что является одной из причин, способствующих возникновению особенностей генетической структуры популяции остромордой лягушки (Вершинин, 1987а, б).

Вклад каждой генерации сеголеток в половозрелую часть популяции определяется смертностью на предметаморфических стадиях, но, как правило, не ограничивается начальной численностью генерации и емкостью нерестилищ. Подобное ограничение имеет место только в небольших по площади водоемах (Ляпков, 1994). Наибольшая выживаемость характерна для крупных сеголеток, личиночное развитие которых проходит в больших хорошо прогреваемых водоемах (Ляпков, 1988). Сеголетки, вышедшие из водоема раньше, лучше выживают независимо от размеров (Ляпков, 1986). Максимальная смертность сеголеток *R. temporaria* наблюдается в первые три недели их наземной жизни, так как в это время они наиболее подвержены действию хищников: одна взрослая зеленая лягушка в террариуме при отсутствии других кормов съедает за сутки в среднем 20 сеголеток, малая бурозубка – 66, кутора – 166 (Ляпков, 1987). Зеленые лягушки выедают за все время развития 13 630 экз. головастиков бурых лягушек. Доля молоди бурых лягушек в пище зеленых в начале выхода сеголеток бурых лягушек составляет 3,0 – 66,5 %, в конце выхода – 25,4 % (Ляпков, 1987). Предполагается, что зеленые лягушки оказывают постоянное давление на численность головастиков и сеголеток бурых лягушек. Известны случаи нападения жужелиц на метаморфизирующих сеголеток австралийской лягушки (Robertson, 1989).

В крупных городах с развитой промышленностью встречаемость амфибий сравнительно низка. Одно из наиболее губительных воздействий – разрушение и загрязнение среды их обитания: происходят не только сдвиги в видовом составе экосистем, но и изменяется динамика численности популяций. Л.А. Лесников (1970), рассматривая загрязнение как фактор среды, обусловливающий продуктивные свойства популяции, выделяет три типа прямого воздействия загрязнения. Первый – гибель определенной части популяции: молодых, половозрелых самок и самцов или особей одного пола (чаще самцов). В данном случае можно усмотреть сходство с действием хищников, однако заметного влияния на темпы нарастания биомассы этот тип не оказывает. Второй – загрязнение, которое влияет на общее состояние организмов, например на обмен веществ (аналогично действию паразитов). Третий – нарушение процессов овогенеза и эмбриогенеза, приводящее к прекращению размножения или появлению нежизнеспособного потомства. Наиболее сильное воздействие он оказывает при постоянном присутствии загрязнителей в водоеме, причем действие веществ часто проявляется не в момент загрязнения, а позднее – при наступлении неблагоприятных условий.

Как известно, уровень смертности определяет способность популяции к воспроизводству. Динамика численности новой генерации характеризует специфику популяции и во многом обусловливает ее структурно-функциональные особенности (Вершинин, 1987а). В зависимости от уровня загрязненности и комплекса сопутствующих факторов может отмечаться как массовая гибель метаморфизирующих животных (Пястолова, Трубецкая, 1988), так и повышенная выживаемость (Бугаева, 1983). Исследования, проведенные на территории городской агломерации, выявили наличие определенных особенностей динамики численности личинок и сеголеток в популяциях *R. arvalis,* обитающих в условиях урбанизации (Вершинин, 1983а, 1985б, 1987а).

Данные по выживаемости личинок и сеголеток бурых лягушек, полученные в экспериментальных условиях, не позволяют раскрыть всю картину наблюдаемого процесса, так же как и результаты полевых исследований по влиянию уровня антропогенной нагрузки на особенности динамики численности личинок и сеголеток. В связи с этим была предпринята попытка сочетания полевых и экспериментальных методов для исследования смертности в процессе онтогенеза бурых лягушек (*R. arvalis* и *R. temporaria*) и популяций с разным уровнем антропогенного воздействия.

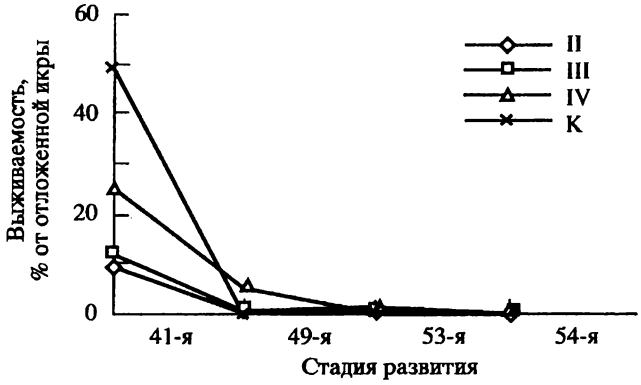


Рис. 25. Выживаемость личинок и сеголеток *R. arvalis*.
II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарк, K – загородная популяция

Полевые исследования динамики численности *R. arvalis* и *R. temporaria* показали, что в городской черте смертность личинок к 41-й стадии выше, чем в загородной популяции и лесопарковой зоне (Вершинин, 1983б). Это объясняется главным образом уровнем загрязненности водоемов города (Вершинин, 1985а), где в результате смыва и скопления талых и дождевых вод концентрируются поллютанты. К моменту окончания личиночного развития, перед метаморфозом (49-я стадия), выживаемость личинок собственно на городской территории в зонах много- и малоэтажной застройки по-прежнему ниже, чем в лесопарке и за городом (табл. 23, рис. 25). Выживаемость в период метаморфоза (53-я стадия) на городской территории компенсирует высокую смертность на ранних этапах и выше (p = 0,05), чем показатели в загородной популяции, поскольку в первом случае к этому времени сохраняются наиболее устойчивые животные. Наблюдаемые различия усиливаются к 54-й стадии (p = 0,01), когда на картину смертности в момент метаморфоза накладывается постметаморфическая смертность, складывающаяся из собственно смертности и гибели от хищников, число которых выше за городом. Картина выживаемости для *R. temporaria* во многом сходна с *R. arvalis*, но пределы изменчивости здесь уже, а выживаемость несколько меньше, чем у остромордой лягушки, что, вероятно, связано с низкой экологической пластичностью травяной лягушки (Сурова, 1988).

Таблица 23

Выживаемость в популяциях амфибий городской черты в зависимости от степени урбанизации (1980–1995 гг.), % от количества отложенных яиц

Стадия	Зона	*N**	Выживаемость	Стадия	Зона	*N*	Выживаемость
R. arvalis				*R. temporaria*			
41	II	2	9,56±1,42 (2–41)	41	II	2	10,15±3,88 (7,7–12,6)
	III	1	11,90 (0–11,9)		III	3	8,90±3,17 (2,1–14,4)
	IV	3	25,10±1,16 (4–41)	49	III	1	0,34 (0–0,34)
	K	1	48,50 (0–48,5)	53	II	5	1,20±0,29 (0,53–2,5)
49	II	2	0,54±1,42 (0,2–0,88)		III	12	0,78±0,19 (0,16–2)
	III	2	1,32±1,42 (0,84–1,8)	54	II	5	0,32±0,08 (0–0,63)
	IV	3	5,40±1,16 (1,3–10,9)		III	12	0,17±0,05 (0,005–0,45)
	K	1	0,90 (0–0,9)	*R. ridibunda*			
53	II	14	1,69±0,53 (0,45–4,5)	53 (% от 49-й)		8	33,2±10,8 (4,4–79,7)
	III	11	0,76±0,60 (0,1–2,3)	54 (% от 49-й)		4	27,8±14,0 (3,5–65,7)
	IV	14	1,01±0,53 (0,047–3,39)	54 (% от 53-й)		5	47,2±11,9 (8,45–82,5)
	K	12	0,34±0,58 (0,0028–0,699)				
54	II	13	0,55±0,55 (0,23–1,6)				
	III	11	0,29±0,61 (0,01–0,67)				
	IV	12	0,19±0,58 (0,021–0,58)				
	K	10	0,05±0,64 (0,0003–0,106)				

* *N* – количество повторностей при мечении.

Подсчет среднего количества метаморфизировавших сеголеток на самку у остромордой и травяной лягушек не выявил значимых различий между популяциями из зон с разной степенью урбанизации (зона II – 15,19±5,0; n = 32; III – 6,66±6,87; n = 17; IV – 11,4±3,9; n = 52; загородная популяция – 18,0±5,9; n = 23), но максимальные значения намного выше – 83,35 сеголеток в зоне II против 267,7 сеголеток на самку в загородной популяции. У *R. temporaria* максимальные значения для зоны II и III соответственно составили 62,5 и 66 сеголеток на самку при средних 18,47±5,7 (n = 8) в зоне II и 11,99±3,1 (n = 27) в зоне III.

В условиях лабораторного эксперимента удалось показать высокую толерантность эмбрионов *R. arvalis* из популяций зоны II, проявляющуюся при снятии эффекта загрязнения воды и выраженную в значительном ($p < 0{,}001$; $c^2 = 152{,}19$) увеличении эмбриональной выживаемости – 96,7–93,6 %, которая превышает значения для кладок из загородной популяции, (78,8–32,4 %), что, по нашему мнению (Вершинин, Трубецкая, 1992), свидетельствует о наличии адаптивных изменений в популяциях городской черты. В опыте смертность личинок в городских популяциях ниже, чем в загородных, причем у последних этот показатель сильно увеличивается между 47-й и 54-й стадиями.

Исследование действия разных концентраций додецил сульфата натрия (поверхностно-активного вещества – ПАВ) показали прямую зависимость выживаемости трех городских кладок от концентрации раствора. Смертность личинок в пригороде не подчиняется этой закономерности: их выживаемость в контроле на 8 % выше, чем в растворе сильной концентрации, и в среднем на 7–15 % ниже, чем в растворах средней и низкой концентрации. Этот результат совпадает с данными, полученными в эксперименте на личинках из популяций относительно чистых районов при воздействии на них химических веществ (Бугаева, 1983). Таким образом, ответная реакция двух групп кладок – из города и пригорода – неоднозначна. Городские личинки более устойчивы к действию детергента, и их смертность прямо пропорциональна концентрации. Для личинок из кладок естественной популяции четкой зависимости не обнаружено – при слабых концентрациях смертность ниже (Вершинин, Трубецкая, 1992; Трубецкая, 1994). Выживаемость сеголеток бурых лягушек к 54-й стадии оказалась максимальной в зоне многоэтажной застройки и минимальной – в контроле.

Рассмотрение всей картины динамики численности, начиная с момента откладки икры, позволяет нам говорить о том, что в

зоне многоэтажной застройки в условиях максимального загрязнения наиболее значительный отход наблюдается уже на ранних этапах развития (эмбриональный период). Это связано со всем комплексом условий городской среды, при снятии которого в эксперименте выживаемость резко возрастает. На более поздних стадиях уже не отмечается такой высокой смертности, даже в период метаморфического климакса (Вершинин, 1985б). Это следует и из общих положений о динамике численности личинок бурых лягушек (Северцов, Сурова, 1988).

В популяциях из других зон городской черты и пригорода резкого падения численности на ранних этапах развития не отмечается – она снижается плавно в течение всего периода развития. При снятии действия естественных факторов (в эксперименте) в эмбриональном и личиночном развитии городских головастиков не наблюдается резких всплесков смертности, в то время как у пригородных личинок она значительно повышается к 29-й стадии и на 48 – 53-й.

Пределы изменчивости выживаемости остромордой лягушки на изучаемых стадиях заметно шире в популяциях городской черты (в сравнении с загородной), что говорит как о жизнеспособности относительно большой части новой генерации, так и о значительной неоднородности условий городской среды, проявляющейся в разнообразии ответной реакции популяции.

Естественная популяция, подверженная минимальному воздействию человека, находится в состоянии динамического равновесия с биоценозом, звеном которого она является. Следовательно, уровень возможной смертности новой генерации находится в пределах, при которых осуществимо стабильное воспроизводство конкретной популяции. Поскольку число биоценотических связей и трофических уровней в естественном сообществе больше, чем в антропоценозе, то отход здесь может быть довольно высок.

Таким образом, высокая потенциальная устойчивость городских кладок, реализующаяся при возникновении благоприятных условий, на наш взгляд, – следствие адаптивных изменений, способствующих поддержанию воспроизводства популяций *R. arvalis* на территории городской агломерации в условиях урбанизации и загрязнения при уменьшении размеров яйца и плодовитости. Отмечаемые особенности эмбрионов, личинок и сеголеток отражают увеличение адаптивного потенциала популяции в быстро меняющихся условиях урбанизированных ландшафтов.

При реализации варианта R-стратегии адаптивные изменения направлены на быстрый рост, раннее созревание, повышение плодовитости, что нередко приводит к сокращению жизни и слабой приспособленности особи, как это наблюдается, например, в популяциях травяной лягушки из зоны II.

Так как чаще гибнут целые кладки, то положительное значение приобретает увеличение числа кладок, хотя бы за счет уменьшения числа яиц в одной кладке. В такой ситуации преимущество получают виды с разрозненной откладкой яиц (обыкновенный тритон) или откладкой икры порциями (зеленые лягушки).

При ограниченных ресурсах преимущество во внутривидовой конкуренции получают особи, менее истощенные процессами, связанными с размножением, т. е. менее плодовитые (Шмальгаузен, 1983). В таких условиях отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок, что и наблюдается в городских популяциях остромордой лягушки.

Сказанное выше свидетельствует о различиях в репродуктивной стратегии на межпопуляционном уровне в городских и природных популяциях *R. arvalis* и межвидовых различиях в популяциях травяной и остромордой лягушек, населяющих городские территории. Пример различной репродуктивной специфики двух видов бурых лягушек в популяциях с городских территорий говорит о низкой эффективности типичной R-стратегии в сочетании с относительно большей ролью наследственной компоненты в процессе развития у травяной лягушки в условиях антропогенных ландшафтов.

5.6. ДЕМОГРАФИЯ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Демографический ответ популяций мелких млекопитающих на факторы техногенного загрязнения определяется как интенсивностью, продолжительностью, постоянством воздействия и природой техногенных поллютантов, так и биологической спецификой видовых и популяционных систем, активно противостоящих стрессирующим воздействиям. Несмотря на значительное разнообразие демографических откликов популяций мелких млекопитающих на факторы техногенного загрязнения (Лукьянова, 1990), при эколого-популяционном исследовании даже незначительной продолжительности (порядка нескольких лет) могут быть выявлены основные техногенные эффекты – увеличе-

ние доли прибылых, повышение фактической плодовитости и интенсивности созревания сеголеток, снижение величины доимплантационных потерь.

Закономерности формирования сообществ мелких млекопитающих не находятся в простой зависимости от антропогенной нарушенности территорий, как это представлялось ранее. Обусловливающий их комплекс причин сложен и связан не только с антропогенной трансформированностью растительного сообщества, но и с процессами внутри сообществ.

Установлена разная стратегия воспроизводства сообщества несинантропных мышевидных грызунов в зависимости от типа урбанизированной среды. Она осуществляется за счет разных компонент показателя $\Sigma m_x = m_x x N_F$, где m_x – средняя плодовитость одной самки, а N_F – количество размножавшихся самок сообщества. В природных сообществах поддержание численности грызунов обеспечивается, очевидно, за счет меньшей по сравнению с лесопарками смертности молодых.

Возрастную структуру популяций *S. araneus* мы оценивали как отношение перезимовавших животных (с полностью стертыми зубами и отсутствующим тимусом) к половозрелым разновозрастным сеголеткам. Ювенильных животных не включали в анализ из-за низкой встречаемости (только эпизодически в некоторые годы в отдельных местообитаниях). Для городских популяций отмечено заметное колебание возрастного состава в разные годы. Причем доля сеголеток в популяции коррелирует с динамикой общей численности (см. рис.16), поскольку в периоды подъема численности популяции (в середине лета) она в основном состоит из особей текущего года рождения. В дендрарии в отличие от периферических популяций эта связь менее выражена.

В естественном природном сообществе относительная доля сеголеток в популяции остается примерно на одном довольно высоком уровне и не коррелирует с динамикой численности. Известно (Ивантер и др., 1985), что основной вклад в прирост численности у бурозубок вносят перезимовавшие животные, и поскольку доля перезимовавших в контроле мала, численность животных здесь почти всегда ниже, чем в периферических лесопарках. Соотношение полов определяет репродуктивный потенциал популяции. Почти всегда в изучаемых популяциях *S. araneus* при отклонении от соотношения 1:1 преобладали самцы (рис. 26). В популяции с эталонной территории доля самок всегда была ниже (за исключением 2002 г.), достигая в от-

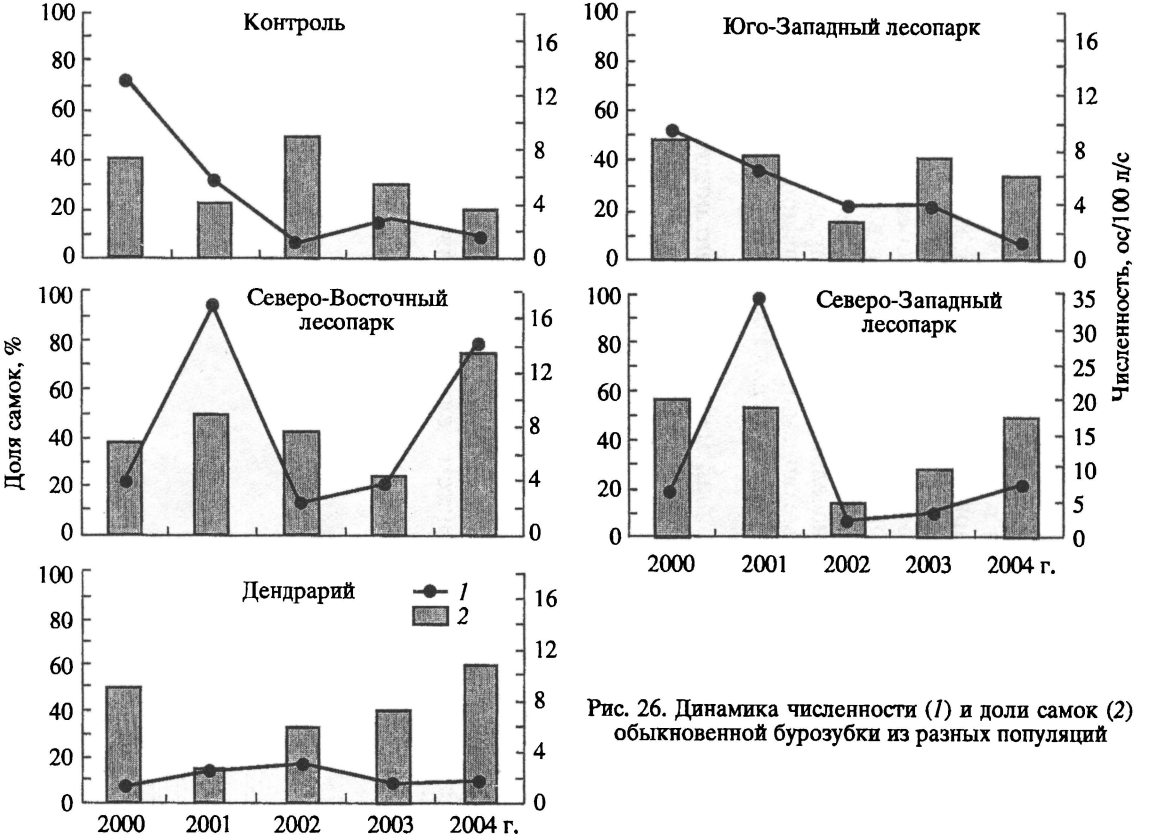


Рис. 26. Динамика численности (*1*) и доли самок (*2*) обыкновенной бурозубки из разных популяций

дельные годы 20–30 %. В дендрарии выявлена отрицательная корреляция между численностью и долей самок. Для периферических городских популяций обыкновенной бурозубки обнаружена слабая связь между численностью и долей самок: во всех обследованных популяциях максимальная доля самок приходится на годы высокой численности.

Таким образом, для городских популяций *S. araneus* в отличие от контрольной характерна корреляция между численностью и долей сеголеток. Специфика половой структуры популяций лесопарков с высокой долей самок и перезимовавших животных способствует поддержанию высокой (в сравнении с лесными экосистемами) численности обыкновенной бурозубки. Вероятно, в популяциях, населяющих урбанизированные территории, сформировались механизмы, обеспечивающие репродуктивный потенциал, необходимый для воспроизводства в этих условиях.

Устойчивость популяций мелких млекопитающих на техногенных территориях обусловлена индивидуальной адаптивной реакцией – интенсификацией процессов жизнедеятельности, приводящей к возрастанию напряженности физиологических процессов в организме и росту энерготрат на уровне особи. Данный механизм с позиций эволюционно-экологического подхода (Шварц, 1980) является первым этапом адаптивных изменений (наиболее примитивным и энергоемким), но тем не менее именно с его помощью поддерживаются существование и целостность популяционных систем мелких млекопитающих на техногенных территориях.

Глава 6

СПЕЦИФИКА ПРОЦЕССОВ МОРФОГЕНЕЗА В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ (на примере *R. arvalis*)

К настоящему времени онтогенез амфибий изучен достаточно хорошо, и для большого количества видов существует множество вариантов таблиц нормального развития. Но работ, касающихся экологической составляющей онтогенетических процессов и ее влияния на изменчивость, посвященных специфике процессов адаптации и морфогенеза в градиенте антропогенной трансформации и загрязнения, немного.

Морфогенез, ход и степень его согласованности с процессами, протекающими на цитологическом и тканевом уровнях, в популяциях, населяющих местообитания с разным уровнем антропогенной трансформации, играют важную роль в процессах адаптации и микроэволюционных преобразований в условиях современной биосферы. Земноводные, у которых весь процесс развития, начиная с зиготы, протекает во внешней среде нерестовых водоемов и в значительной степени зависит от абиотических факторов, – идеальный объект для подобных исследований.

Высокая мозаичность среды и крайнее разнообразие условий биотопов способствуют заметному расширению пределов изменчивости ряда популяционных показателей. Подобные варианты изменчивости нередко называют уродствами или аномалиями, хотя граница между нормой и патологией весьма условна (Tyler, 1989). Зачастую отклоняющиеся морфологические варианты отбрасываются исследователями как аномальные, что неверно, поскольку таким образом мы отсекаем часть общего спектра изменчивости. Если взглянуть на кривую распределения признака, то становится ясно, что множество вариантов, представляющих «норму», и множество вариантов, составляющих крайние (отклоняющиеся) варианты, являются членами единого множества, которое и представляет собой всю индивидуальную

изменчивость. Если в конечном итоге животное жизнеспособно, доживает до половозрелости, участвует в размножении и оставляет жизнеспособное потомство, то его нельзя называть «уродом» (Коваленко, 2000) и исключать из анализа изменчивости.

Только исследуя полный спектр изменчивости, можно получить адекватное представление о специфике процессов формообразования в меняющихся условиях среды современных экосистем. Сочетание подходов классической морфологии, анализа материала с позиций флуктуирующей асимметрии и современных методов учета наследственной компоненты в процессах формообразования может позволить выявить видовую и популяционную специфику, а также наиболее общие закономерности механизмов адаптациогенеза к новым условиям среды.

Спектр морфологических отклонений имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида (у одних видов он у́же, у других – шире), что отражает его экологическую пластичность. Для каждого организма характерны свои формы мутаций, и отдельные мутации встречаются с различной частотой. Различные факторы влияют на частоту появления мутаций, но их специфика явно определяется самим организмом, исторически сложившейся организацией данного вида, его наследственной основой. Одни из них оказываются стойкими и дают очень мало мутаций, другие, наоборот, мутируют интенсивно. Формы с более значительной индивидуальной изменчивостью в процессе эволюции оказываются и более пластичными, они гораздо быстрее реагируют на изменение среды (Шмальгаузен, 1983).

В популяциях, населяющих урбанизированные территории, отмечается заметное расширение пределов изменчивости ряда популяционных показателей (Вершинин, 1997). В их число входят такие качественные морфологические признаки, как пигментация, особенности осевого и латерального скелетов, мышечной и покровных тканей, а также ряда органов. С одной стороны, это связано с высокой разнородностью (мозаичностью) среды городских биотопов, способствующей формированию морфологической специфики в онтогенезе, с другой – сдвигами в генетической структуре изолированных малочисленных группировок, обусловленными как сменой направленности и характера естественного отбора, так и генетико-стохастическими процессами, имеющими место в таких популяциях.

Наиболее полными данными мы располагаем по остромордой лягушке – широко распространенному в естественных и антропо-

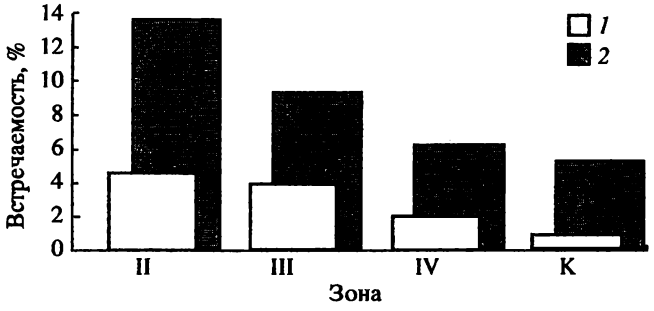


Рис. 27. Суммарная встречаемость аномалий у сеголеток (*1*) и взрослых (*2*) *R. arvalis*

генных ландшафтах виду (рис. 27). В целом по частоте встречаемости сеголетки *R. arvalis* из популяций всех зон значимо различаются от контроля и друг от друга (χ^2 = 15,8–86,0; p < 0,05–0,001), у взрослых – только животные из популяций зоны II от контроля и лесопарка (χ^2 = 4,7, p < 0,05; χ^2 = 6,7, p < 0,05).

Изменчивость спектра морфологических аномалий сеголеток и взрослых особей остромордой лягушки свидетельствует о его расширении с ростом урбанизации (с 9 типов в контроле до 13 в популяциях зоны многоэтажной застройки у сеголеток и от 4 до 8 типов – у взрослых). Возрастные изменения спектров аномалий *R. arvalis* также обладают зональной спецификой – во всех зонах, кроме второй, различие намного больше сходства. Так, в контрольной популяции степень перекрывания спектров взрослых и сеголеток составляет всего 18,5 % и во взрослом состоянии исчезает пять типов аномалий; в лесопарковой зоне спектры перекрываются на 26,8 % и у взрослых исчезает два типа аномалий; в зоне малоэтажной застройки сходство спектров аномалий – 17,3 %, к взрослому состоянию исчезает 8 типов аномалий. Только в популяциях зоны многоэтажной застройки спектры сеголеток и взрослых перекрываются почти наполовину – 45,0 % и исчезает 5 типов аномалий.

Картина дистанцированности спектров морфологических отклонений у сеголеток и взрослых животных из городских популяций говорит об их высокой специфичности, которая усиливается с возрастом (рис. 28).

Между самцами и самками установлены различия по разнообразию морфологических отклонений, их частоте и топогра-

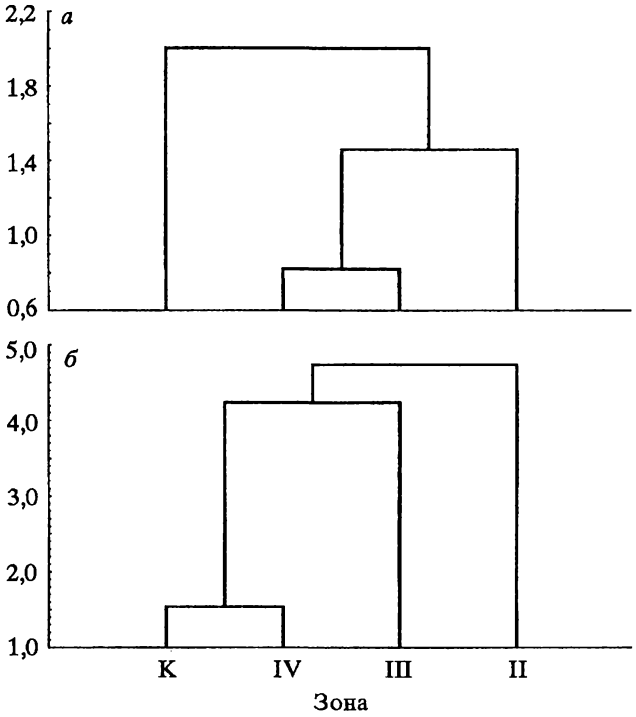


Рис. 28. Дендрограмма сходства морфологических отклонений у сеголеток (*а*) и взрослых (*б*) *Rana arvalis*

фии (χ^2 = 4,07, p < 0,05). Достоверные различия (χ^2 = 4,89, p < < 0,05) получены по количеству скелетных аномалий между самцами и самками. На наш взгляд, в связи с тем, что основной функцией самок является производство потомства, изменчивость всех основных параметров и частота отклонений у самок ниже, чем у самцов. Из общего числа отклонений 38,3 % имеют билатеральное проявление. Таким образом, использование данных по флуктуирующей асимметрии в качестве критерия стабильности онтогенеза существенно ограничено (Swaddle, Witter, 1997; Rowe et al., 1997).

Изучение пролиферативной активности (1995–1997 гг.) показало наличие (рис. 29) у сеголеток зоны II слабой, но значимой линейной зависимости между митотическим индексом и индек-

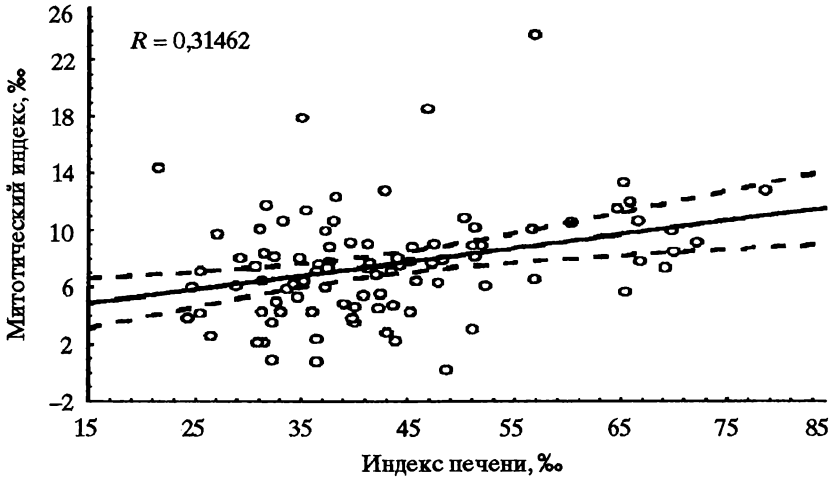


Рис. 29. Зависимость между митотическим индексом и индексом печени у *Rana arvalis*

сом печени (*p* изменяется в пределах 0,0012–0,046). Это, по нашему мнению, свидетельствует о высокой степени согласованности процессов морфогенеза в городских популяциях, что способствует снижению вероятности онтогенетических сбоев в нестабильных условиях среды.

Прослеживается определенное сходство процессов урбанизации и доместикации, что выражается в смене направления отбора и выпадении ряда факторов естественной смертности. На уровне реакций нервной системы отмечается рост доли особей с наследственно обусловленным низким порогом нервной возбудимости (особи морфы striata).

На наш взгляд, существует несколько источников расширения спектра морфологической изменчивости в популяциях *R. arvalis*, обитающих на территории городской агломерации: 1) высокая мозаичность и нестабильность среды, где протекает онтогенез животных; 2) ингибирование действия тиреоидных гормонов под действием поллютантов (Bishop, Gendron, 1997; Schlumpf, 1996); 3) наличие изоляции и повышение мутационного фона в городской черте; 4) смена гормонального фона под действием поллютантов и в связи с селективной выживаемостью животных с высокой устойчивостью нервной системы (Беляев, 1979).

Глава 7

СПЕЦИФИКА ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

7.1. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ELATERIDAE В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

Как правило, видовое разнообразие сообществ выше там, где шире диапазон доступных ресурсов. Число видов зависит от ширины ниш отдельных видов и степени их перекрывания. Весь диапазон доступных ресурсов используется большинством видов в том случае, если они специализированы в отношении своих потребностей. Преобладание межвидовой конкуренции в сообществе приводит к наиболее полному использованию ресурсов. Ресурсы крайне редко используются неполно, даже в тех случаях, когда снижается количество видов (Алимов, 1998). При анализе структуры сообществ всегда важен вопрос о пищевых связях, так как именно этот фактор может быть решающим в распространении животного населения (Гиляров, 1965; Гиляров, Чернов, 1974; Чернов, 1978).

Изменение структуры зооценозов связано с нарушением соотношения трех ценотически важных групп беспозвоночных: растительноядных насекомых – консументов первого порядка, паразитов и хищников, оказывающих стабилизирующее воздействие на численность фитотрофов, и ауэдафических сапрофагов, осуществляющих трансформацию и минерализацию органических остатков (Крауклис, Бессолицына, 1980).

В антропоценозах достаточно часто стоит проблема деструкции органического вещества, поскольку часто они представляют собой экосистемы аккумулирующего типа, где относительно меньшее количество вещества и энергии уходит на верхние трофические уровни. В этих условиях большее значение имеют редуценты, что соответствует понятию «хорошего» биогеоценоза (Шварц, 1974б, 1976б), в котором происходит увеличение роли животных как деструкторов первичного органического вещества (Шварц, 1976а).

Для наземных беспозвоночных сапрофагию рассматривают как исходный тип питания, сформировавшийся в процессе их перехода к жизни на суше (Simroth, 1891, цит. по Стриганова, 1980). Сапрофагия характерна для многих личинок жуков и как производный пищевой режим. Среди обитающих в почве личинок щелкунов много сапрофагов (Стриганова, 1966). Исходный пищевой режим личинок – хищничество с экстраинтестинальным пищеварением, что отразилось на морфологии ротовых органов. Хищничество свойственно наиболее примитивным формам личинок щелкунов, обитающим в гнилой древесине (Crowson, 1955; Долин, 1964; Гурьева, 1969). При переходе к обитанию в почве происходила смена пищевого режима – от хищничества к фито- и сапрофагии (Гиляров, 1949). У многих видов проволочников сапрофагия сочетается с хищничеством (*Melanotus*, *Limonius*, *Athous*) или фитофагией (*Selatosomus*, *Agriotes*) (Langenbuch, 1932; Гиляров, 1937; Космачевский, 1958; Долин, 1964).

Большинство видов проволочников неспособно завершить развитие без белковой пищи. Они питаются плазмой бактериальных клеток, обильно развивающихся в гумифицированных органических остатках. Кроме того, личинки некоторых видов (например, *Selatosomus costalis)* в почве таежных биотопов регулируют микробиальное разложение, стимулируя сукцессии комплекса разрушителей растительных остатков (Стриганова, 1980).

Наличие и доступность пищевых ресурсов для проволочников определяют конкретные условия местообитаний (содержание органики в почве и ее влажность). Личинки одних и тех же видов в разных районах или разные сезоны могут менять пищевую специализацию (сапрофагия, фитофагия) и переходить от одного пищевого объекта к другому (Гиляров, 1949).

К числу морфофизиологических адаптаций для большинства представителей степных ценозов относят полифагию, которая выражается в отсутствии узкой трофической специализации. В составе таких зооценозов значительно возрастает роль термофильных и менее требовательных к стабильной влажности беспозвоночных (Бессолицына, 2001).

Трофические преферендумы личинок щелкунов имеют достаточно широкий диапазон: полифаги с преимущественной фитофагией; полифаги, требующие для нормального развития животную пищу; полифаги, поедающие живые растения, но предпочитающие растительные остатки и животную пищу; хищники и некросапрофаги, способные к сапрофагии; облигатные хищни-

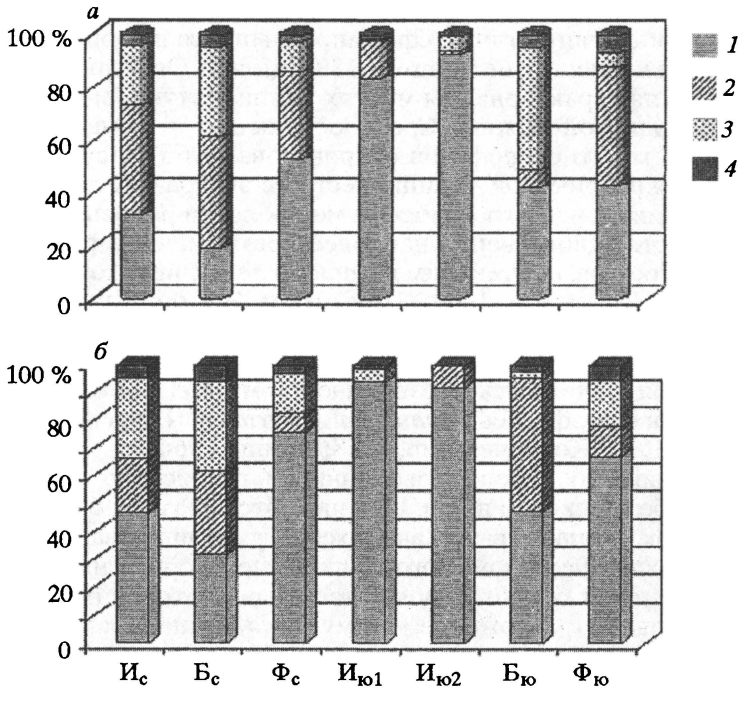


Рис. 30. Соотношение (%) различных трофических групп личинок жуков-щелкунов по обилию (*а*) и биомассе (*б*).
$И_с$, $Б_с$, $Ю_с$ – средняя тайга; $И_{ю1}$, $И_{ю2}$, $Б_ю$, $Ф_ю$ – южная тайга; *1* – полифаги, *2* – фитофаги, хищники, *3* – хищники, *4* – фитофаги

ки (Долин, 1964; Черепанов, 1957; Гурьева, 1979; Сергеева, 1983). Серологический метод изучения хищничества проволочников (Сергеева, 1983) позволил уточнить пищевые предпочтения личинок и расширить представления о спектре их пищевых объектов (моллюски, энхитреиды, люмбрициды, коллемболы, типулиды).

Мы проанализировали численность личинок различной пищевой специализации. На рис. 30 представлены данные о соотношении разных трофических групп по обилию. Так как величина зоомассы – одна из количественных характеристик структуры и ценотических отношений отдельных групп животных (Чернов, 1975), которая в значительной степени отражает активность биотических процессов (Крауклис, Бессолицына,

1980), здесь же показано соотношение трофических групп личинок элатерид по биомассе.

Вопреки распространенному мнению о преобладании фитофагии среди личинок элатерид, в целом доля форм, способных завершать развитие, потребляя живые растительные ткани, очень мала на всех исследуемых территориях (не выше 6,8 %) по обилию и биомассе (не более 6,2 %). Поэтому вряд ли можно говорить о значимом снижении их встречаемости при антропогенном преобразовании среды, кроме полного их отсутствия в импактном биотопе южнотаежной подзоны. Сокращение доли фитофагов может быть обусловлено значительным снижением количества пищевых ресурсов (Алимов, 1998). В этой ситуации более выражен рост доли обилия и биомассы личинок-полифагов при отсутствии жесткой трофической специализации (см. рис. 30) в южно-таежных биотопах импактной зоны (по обилию – 83,6–92,9 %, по биомассе – 93,8–91,9 %). О значительных изменениях в трофической структуре можно говорить только для территорий, где наличествует максимальное по продолжительности и степени воздействия преобразование коренных фитоценозов. Полученная картина соответствует общим представлениям о более широкой пластичности малоспециализированных в трофическом отношении групп животных, что позволяет им переключаться на доступные варианты пищевых ресурсов. Именно элатериды, являющиеся исходными и производными по типу питания сапрофагами (Стриганова, 1980) и хищниками с переходом на некросапрофагию, участвуют в процессах деструкции и минерализации органического вещества.

7.2. ДИНАМИКА ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК (*R. arvalis*, *R. temporaria*) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ИХ НАЗЕМНОЙ ЖИЗНИ

Вопрос о биоценотической роли земноводных достаточно глубоко изучен многими авторами в различных аспектах. Специфика роли амфибий определяется тем, что они являются связующим звеном трофических цепей суши и пресноводных водоемов, играя важную роль в переносе вещества и энергии между экосистемами разных биоциклов. Головастики в сообществах стоячих водоемов выступают регуляторами уровня первичной продукции сообществ. Биомасса личинок так высока, что их значительная

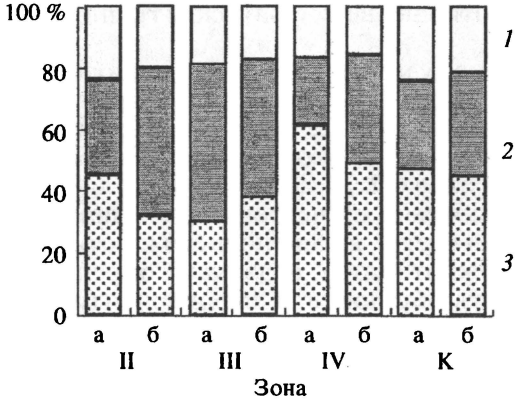


Рис. 31. Соотношение трофических групп в желудках сеголеток *R. arvalis* (суммарно за 1985–1988 гг.):
1 – хищники, *2* – фитофаги, *3* – сапрофаги; а – 53-я, б – 54-я стадии

роль в передаче вещества и энергии в биогеоценозах бесспорна (Шварц, 1973).

Через две недели после метаморфоза в спектре питания *R. arvalis* отмечаются качественные и количественные изменения, наиболее ярко проявляющиеся в группировках, подверженных значительному антропогенному воздействию (зона II). В группировках сеголеток из зон II и III доля фитофагов с возрастом увеличивается с 30,8 % на 53-й стадии до 51,2 % на 54-й (рис. 31). В лесопарке и контроле значительных изменений в соотношении трофических групп не происходит.

Оценка сходства спектров питания метаморфизировавших и растущих сеголеток *R. arvalis* и *R. temporaria* показала их значительное перекрывание и близость независимо от уровня антропогенной нагрузки. Наиболее существенны изменения в содержимом желудка только у сеголеток загородной популяции, которые соответствуют изменениям природного спектра беспозвоночных. Степень перекрывания содержимого желудочно-кишечного тракта с естественным спектром беспозвоночных у метаморфизировавших сеголеток в зоне II меньше в сравнении с росшими сеголетками, что прямо противоположно результатам, полученным в других зонах и контроле. Аналогично выглядят данные по сеголеткам *R. temporaria*.

Среднее количество пищевых объектов на один желудок к 54-й стадии в сравнении с 53-й значительно увеличивается (с 0,6–11,9 до 2,9–19,5 экз.), причем в городской черте степень воздействия сеголеток на беспозвоночных, несмотря на снижение численности, в большинстве случаев остается на достоверно более высоком уровне ($p < 0{,}001$–$0{,}005$), чем в естественных сообществах. Сходные данные получены и для травяной лягушки, хотя выживаемость ее сеголеток в городской черте ниже.

По учетам почвенной микро- и мезофауны в изученных местах обитания сеголеток установлено, что с момента выхода на сушу до достижения 54-й стадии в 62,5 % случаев в популяциях отмечается увеличение общего числа объектов на единицу площади. В местообитаниях городской черты такое увеличение отмечается лишь в 25 % случаев, возможно, вследствие того, что эффективность изъятия беспозвоночных в городских изолятах в среднем в 2,1 раза больше.

Уменьшение давления сеголеток на беспозвоночных в естественных группировках земноводных следует связывать с гибелью значительной доли сеголеток каждой конкретной микропопуляции в силу большего числа трофических связей и уровней (велико количество хищников). На городских территориях большинство популяций пространственно разобщены и не контактируют друг с другом. При этом количество таких группировок и их численность малы. Поэтому неудача в воспроизводстве для каждой конкретной группировки имеет более серьезные последствия (вплоть до полного ее исчезновения) из-за отсутствия притока мигрантов. Возможно, численность беспозвоночных в местообитаниях городской черты через две недели после метаморфоза увеличивается медленнее вследствие более эффективного их изъятия (так как смертность сеголеток низка, а их размеры крупнее), о чем косвенно свидетельствуют большие различия в спектре почвенных беспозвоночных в этот период. Специфика динамики численности и особенности пространственной организации рассматриваемых сообществ обусловливают рост экологической эффективности новой генерации бурых лягушек к началу их наземной жизни в городских изолятах с высоким уровнем антропогенного воздействия.

Увеличение доли фитофагов в спектре питания сеголеток в начальный период жизни на суше от 53-й к 54-й стадии (Дабагян, Слепцова, 1975) свидетельствует об укорочении трофических цепей и увеличении скорости обмена веществом и энергией в городских экосистемах (Вершинин, 1997). У сеголеток остромордой лягушки в группировках зоны многоэтажной застройки при высокой эффективности изъятия, ограниченности наземной территории и высокой плотности, крупных размерах сеголеток и низкой смертности в период метаморфоза пищевые ресурсы относительно ограничены. В таких условиях растут потребление наиболее массовых видов (в городской черте – это фитофаги) и сходство содержимого желудка с естественным спектром беспозвоночных в отличие от естественных группировок (Вершинин, 1997).

7.3. ТРОФОЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Реакция мелких млекопитающих на техногенные загрязнители зависит от трофоэкологической специфики видов: консументы более высокого порядка обладают большей чувствительностью к техногенным загрязнениям (Лукьянова, 1990). Например, ключевая роль в закономерностях формирования структуры населения и динамики численности красной и красно-серой полевок на Среднем Урале принадлежит трофическим условиям (Добринский и др., 1994). По этой причине динамика численности в сочетании с индексом упитанности позволяет точнее оценивать состояние животных в разных по степени трансформации сообществах.

Для определения влияния урбанизации на физическое состояние грызунов нами изучен индекс упитанности (отношение веса к длине тела) у двух массовых видов мышевидных грызунов (*M. arvalis* и *Cl. glareolus)* и обыкновенной бурозубки (*S. araneus*) на разных фазах динамики численности. Установлено, что и в естественных, и в городских популяциях в фазу депрессии индекс состояния был достоверно меньше в сравнении с фазой высокой численности. У обыкновенной полевки в природе он снижается значимо больше, чем в лесопарках города. В годы высокой численности индекс состояния животных лесопарков и природных популяций различался несущественно. Для рыжей полевки установлены сходные закономерности, но различия между урбанизированными и природными популяциями менее контрастны. Как известно (Черноусова, 2002), в лесопарковой зоне наблюдается сглаживание флуктуаций численности грызунов, даже в период общей депрессии их в регионе, в сравнении с природными сообществами. Возможно, это связано с высоким уровнем упитанности грызунов лесопарков города.

Бурозубки как активно, так и пассивно формируют эдафотоп. Ведущую роль в их питании занимают беспозвоночные, следовательно, численность бурозубок может косвенно свидетельствовать о численности мелких беспозвоночных, населяющих данный биотоп. В их рационе также присутствуют паукообразные, многоножки, моллюски и черви. Бурозубки питаются и растительными кормами, роль которых особенно возрастает в зимний период (Докучаев, 1980, 1990; Ивантер, Ма-

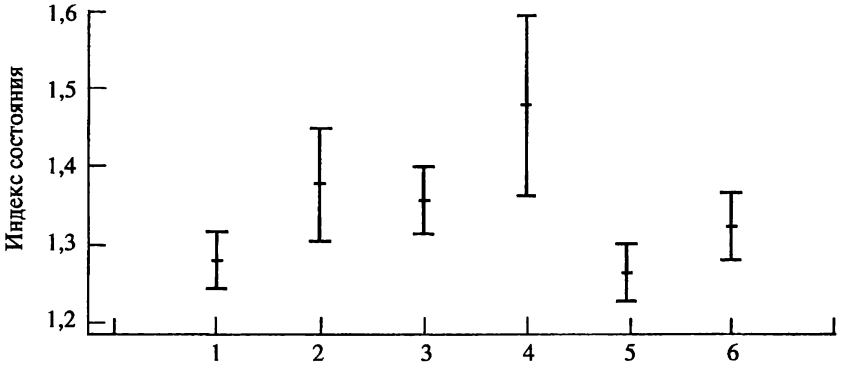


Рис. 32. Усредненный за три года индекс состояния (фактор «местообитание»). Местообитание: 1 – контроль, 2 – дендрарий, 3 – Северо-Восточный, 4 – Южный, 5 – Северный, 6 – Юго-Западный лесопарки

каров, 2001). Однако в случаях существенного отклонения качества корма от оптимального землеройка погибает даже при видимом обилии пищи.

Наблюдаемые отличия упитанности особей *S. araneus* из разных локалитетов статистически незначимы (возможно, из-за малых размеров выборки). Поэтому к настоящему времени мы можем говорить лишь о слабо выраженной связи упитанности с относительной численностью зверей в данном местообитании (рис. 32).

По-видимому, ведущее значение трофических условий для формирования структуры и динамики численности характерно только для мышевидных грызунов, в то время как численность мелких насекомоядных определяется другими параметрами.

Глава 8

ИНАДАПТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ В АНТРОПОЦЕНОЗАХ И ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Уровень развития производства и человеческой деятельности уже давно достиг глобальных масштабов. Еще В.И. Вернадский (1977) писал, что «впервые в истории человечества мы находимся в условиях единого исторического процесса, охватившего всю биосферу планеты». Биосфера стала глобальным переносчиком последствий этого процесса. Самые удаленные биоценозы испытывают воздействие антропогенного пресса из-за фонового загрязнения, выпадения химически активных дождей, колебаний климата и т. д. В связи с этим растет осознание социальной значимости «первичных» условий человеческого существования (Яницкий, 1987).

В настоящее время, чтобы избежать избыточной нагрузки на биогеоценоз, зачастую расширяют ареал данного воздействия, что не снимает проблемы, а лишь откладывает ее решение. С.С. Шварц (1976а) подчеркивал, что тезис «назад к природе» был всегда реакционен и природу можно сохранить не вопреки, а благодаря урбанизации. Чтобы разобраться в том, какое воздействие оказывает человек на биосферу и отдельные биогеоценозы, необходимо понять, что такое «хороший» биоценоз и «хорошая» экосистема. «Хороший» биогеоценоз должен отвечать следующим требованиям: высокой продукции всех основных звеньев трофической цепи должна соответствовать высокая продуктивность (что обеспечивает высокую восстановительную способность); структурная разнородность и разнородность отдельных трофических уровней обеспечивают высокую стабильность биогеоценоза (закон Эшби – система из большого числа разнородных элементов наиболее устойчива); высокая скорость обмена веществом и энергией дают высокую скорость самоочистки, так как за короткий срок вся биомасса вовлекается в круговорот; способность к быстрому изменению структуры сообщества и популяций доминирующих видов. Если биогеоценоз от-

вечает перечисленным требованиям, его можно считать «хорошим» независимо от того, развивается он в естественной или урбанизированной среде.

Наблюдаемые нами трансформации биогеоценозов в измененной человеком среде и примеры быстрой эволюции популяций показывают, что происходящие процессы, строго говоря, нельзя называть деградацией, так как они представляют собой естественную реакцию сообществ на флуктуации среды. Новые сообщества наиболее соответствуют созданной среде, и наша задача состоит в том, чтобы облегчить формирование продуктивных и стабильных биогеоценозов с необходимыми свойствами при антропогенных изменениях среды. Значит, чтобы некоторая часть видов могла существовать в антропогенном ландшафте, нам также придется менять свои традиционные приемы хозяйствования (Шварц и др., 1977). В идеале – это безотходное производство и полное включение в биотический круговорот Земли всех отходов общества, обезвреженных в технических устройствах (Камшилов, 1979). Данный принцип положен в основу концепции биотехносферы, созвучной с концепцией ноосферы (Вернадский, 1944). Такой подход ускорит процесс создания продуктивных и стабильных биогеоценозов в измененной среде, что в свою очередь требует развития системы наблюдений за изменениями, происходящими в природе под действием антропогенных факторов.

Предвидение возможных изменений в природной среде предполагает контроль за отклонениями системы от исходного состояния на всех ее уровнях (Щукин, 1980). В антропогенных ландшафтах уже сейчас на громадных территориях господствует несколько видов-убиквистов, выполняющих ведущую роль в поддержании природного баланса, т. е. в функционировании современной биосферы популяционные механизмы поддержания биогеоценологического равновесия играют бóльшую роль, чем в нетронутой природе. Это и определяет главные направления научных исследований (Шварц, 1976а).

Задача экологического мониторинга – обнаружение в экосистемах изменений антропогенного характера (на фоне естественных флуктуаций). Наиболее широко используется и удобен экологический мониторинг на уровне популяций и экосистем, который включает в себя исследования на клеточном и организменном уровнях, на уровне видовых сообществ и их связей.

Как известно, в условиях пространственной изоляции, низкой численности, измененной химии среды и других ее параметров многие закономерности популяционной динамики приобретают ярко выраженный рельефный характер. Скорость этих процессов нередко выше, чем в естественных сообществах. В наблюдаемых изменениях наличествуют адаптивная и негативная составляющие. Первая способствует выживанию и успешному воспроизводству популяций в новых условиях среды. Вторая отражает последствия низкой численности, близкородственных скрещиваний, роста генетического риска в условиях антропогенно преобразованной среды, действия поллютантов и разного рода иных стрессорных воздействий. Диапазон вариабельности морфологических показателей может свидетельствовать об экологической ригидности видов, не переносящих антропогенной трансформации местообитаний (у таких видов изменчивость резко снижается).

Известно, что оптимальное соотношение полов и возрастной состав группы производителей – один из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания, влияет на особенности и успех размножения. Снижение доли самок в популяции может быть ярким свидетельством потенциальной угрозы ее успешному воспроизводству и существования такой популяции в будущем. В крайних случаях морфофизиологические особенности животных из популяций, населяющих антропогенные ландшафты, отражают интоксикацию организма при резких изменениях химического фона.

Для цитологических показателей характерны нарушения цитоядерного соотношения гепатоцитов (относительный размер ядер увеличивается на 14,7 %; $t = 4{,}69$, $p = 0{,}001$) и сокращение в них жировых включений (Пястолова и др., 1996; Пястолова, Вершинин, 1999), а также изменение митотической активности и возрастание частоты хромосомных аномалий в клетках роговицы (Гатиятуллина, 1990). Например, митотическая активность эпителия роговицы глаза у обыкновенных полевок, отловленных в 4 – 5 км от Карабашского медеплавильного комбината, значительно ниже, чем у контрольных животных (32,32±6,0 и 50,22±6,0 соответственно при уровне значимости 0,05). Известно, что интенсивность клеточного деления зависит от физиологического состояния: у животных из загрязненной зоны по сравнению с контрольными она значительно выше – количество аномальных митозов 11,8% и 7,4% соответственно. У сеголеток

R. arvalis с территории, загрязненной радионуклидами, в анафазе обнаружены массивные хромосомные повреждения в виде мостов и нерасхождений хромосом (0,08 % от общего числа делящихся клеток), что заметно выше, чем у сеголеток вблизи Карабашского медеплавильного комбината (0,0063 % от общего числа просмотренных делящихся клеток), где уровень загрязнения продуктами медеплавильного производства близок к катастрофическому (Гатиятуллина, 1990).

Удлинение сроков эмбриогенеза в популяциях амфибий антропогенных ландшафтов может быть связано с ингибирующим действием поллютантов (Бугаева, 1982; Лебединский, 1984а; Грефнер, Слепян, 1989; Данилова, 1992; Baker, Waights, 1994). Особенности пространственной организации городских популяций (резкое сокращение наземной части биотопов) могут служить причиной возникновения поведенческой специфики у *T. vulgaris*. В популяциях травяной лягушки, населяющих зону многоэтажной застройки, реализуется классический вариант R-стратегии – адаптивные изменения направлены на быстрый рост, раннее созревание, повышение плодовитости, что нередко приводит к сокращению жизни и слабой приспособленности особей.

В условиях антропогенного прессинга в популяциях могут наблюдаться нарушения в формировании нормальных половых продуктов: резорбция и появление аномальных эмбрионов у млекопитающих (Лукьянова, 1990), аномальные яйцекладки у птиц (Бельский, 1996), аномалии и резорбция икры у рыб и амфибий. Увеличение числа аномальных кладок в популяциях амфибий свидетельствует о начальных стадиях негативных изменений в организме производителей, которые в будущем могут иметь более серьезные последствия. Увеличение доли аномального потомства в популяциях городской черты отражает наличие определенных негативных изменений в наиболее важной их функции – репродуктивной, представляет собой крайнее выражение этих процессов и может способствовать их ранней диагностике.

В популяциях всегда можно обнаружить некоторое количество особей, морфологически отличающихся от среднестатистической нормы. Наряду с естественными причинами многочисленны примеры, когда появление девиантных особей индуцируется такими побочными следствиями человеческой деятельности, как загрязнение среды сточными водами различного состава (Hazelwood, 1970; Rose, Harshbarger, 1977; Mizgireuv et al., 1984;

Harshbarger, Rose, 1989), пестицидами (Cooke, 1973а, б; Brooks, 1981; Osborn et al., 1981; Alvarez, 1995), изменения pH (Флякс, 1986; Andren, Nilsson, 1988; Gosner et al., 1957), радиоактивного фона (Okawa, 1994), появление генетических изолятов в результате фрагментации естественных биотопов (Simberloff, 1983) и изменение генетической структуры популяций в связи с их сокращением (Flindt, 1985; Cunningham et al., 1994). Трофическая ниша и специфика жизненного цикла амфибий, относительно долгоживущих животных, делают их чувствительными к хроническим воздействиям различных поллютантов (Gendron et al., 1994). Следовательно, увеличение частоты и разнообразия аномалий в популяциях на городской территории можно объяснить, с одной стороны, ростом их генетического своеобразия, обусловленного изоляцией и адаптивными процессами, с другой – резким расширением спектра изменчивости, вызванного ростом возможных путей реализации формообразовательной потенции в условиях нестабильной среды городских местообитаний.

Возникновение отклонений в результате необычных изменений среды свидетельствует о появлении новых факторов на территории городских агломераций. Рост встречаемости морфологических отклонений говорит об усиливающейся антропогенной трансформации, хотя важно не только изменение суммарной частоты. Спектр этих отклонений имеет генетическую основу и отражает экологическую пластичность вида. Так, сравнение спектров аномалий у остромордой лягушки из популяций с разным уровнем урбанизации показало наличие определенных сдвигов в норме реакции в популяциях зон много- и малоэтажной застройки относительно естественных.

Анализируя встречаемость различных типов морфологических аномалий, их спектр и его возрастные изменения в популяциях, обитающих на территориях городских агломераций, можно не только определить степень трансформированности среды, загрязненности ее мутагенами, канцерогенами и другими поллютантами, но и судить об экологической пластичности исследуемых видов, а также о наличии инбридинговой депрессии и интенсивности мутационного процесса.

Одной из серьезных проблем ортодоксальной системы экологического мониторинга и биоиндикации является наличие адаптивных процессов в целом в биоте, подверженной антропогенным воздействиям, и у так называемых «видов-индикаторов», в частности.

Тем не менее именно адаптивные преобразования на всех структурных уровнях организации биоты, представляя собой одно из основных, неотъемлемых свойств живого, могут стать одним из наиболее объективных параметров, отражающих степень произошедших в экосистемах изменений. Поэтому необходимы новые биоиндикационные показатели, отражающие степень антропогенной преобразованности сообществ, а также выявление естественных и искусственных биогеохимических аномалий через процессы адаптациогенеза.

Использование биофизической методики исследования контрактильной функции миокарда (Шкляр, Вершинин, 2001) позволило не только объяснить ряд феноменологических данных, полученных традиционными методами, но и использовать специфику механики сокращения для выявления геохимических аномалий как искусственного, так и естественного происхождения.

Сравнительный анализ основных характеристик сократимости миокарда амфибий из разных мест обитания проводили в стандартных условиях и при кальциевой нагрузке, ступенчато повышая концентрацию ионов Ca^{++} в перфузате с 1 до 5 мМ. Для сравнения полученных данных рассчитывали степень прироста силы изометрического сокращения в процентах к начальной величине (при 1 мМ Ca^{++}) для каждого препарата миокарда. Отмечено, что изменения развиваемого напряжения в ответ на кальциевую нагрузку более выражены в контрольной группе амфибий. На рис. 33 представлена диаграмма, отражающая прирост силы изометрических сокращений при изменении содержания ионов кальция в перфузате (Шкляр, Вершинин, 2002).

Превышение значений изометрического напряжения миокарда амфибий контрольной группы по сравнению с животными из популяций городской черты сохранялось с ростом содержания ионов Ca^{++} в перфузате и было статистически значимым ($p < 0,05$). Анализ данных по сократимости миокарда бурых лягушек вне антропогенно-трансформированных территорий показал, что при обитании амфибий на территориях с локальным естественным высоким фоном содержания кальция (Красноуфимский район) не наблюдается прироста силы изометрического сокращения при повышении концентрации ионов кальция в эксперименте. Установленные эффекты дают возможность быстро выявлять наличие изменений в макро- и микроэлементном фоне среды естественных и техногенно-преобразованных территорий.

Рис. 33. Изменение изометрического напряжения миокарда в городской (*1*) и загородной (*2*) популяциях амфибий в ответ на увеличение концентрации ионов Ca^{++} (прирост активно развиваемого напряжения в % к напряжению при 1мМ Ca^{++})

Сравнительная оценка механических параметров, характеризующих контрактильные свойства мышцы сердца амфибий двух групп (Шкляр, Вершинин, 2002), в целом показала снижение механической функции миокарда животных из городских популяций (рис. 34). Об этом свидетельствует уменьшение максимально развиваемого напряжения, замедление максимальной скорости развития напряжения, уменьшение крутизны связи «длина – сила» и соответственно выполняемой мышцами работы. Кроме того, обнаружено увеличение жесткости препаратов миокарда амфибий городских популяций, а также рост относительного индекса сердца, связанный с процессом компенсаторной гипертрофии, развивающейся в ответ на изменение контрактильных свойств сердечной мышцы.

С помощью гематологических методов проведено обследование выборки остромордых лягушек из популяции, обитающей на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (с начальной плотностью загрязнения по ^{90}Sr 1000–500 Ки/км^2). Выявлено значительное ($F = 18{,}2$, $p << 0{,}00001$) увеличение доли моноцитов – 7,5±0,59 ($n = 8$) против 2,7±0,25 ($n = 79$) в загородной популяции (рис. 35). У обследованных особей не обнаружено признаков лейкоза – доля большинства форм лейкоцитов оказалась в пределах среднестатистической нормы. Рост общего количества лейкоцитов 305250,0±33607,6, ($n = 8$) против 145418,8 ± 13181,9, ($n = 79$); $F = 6{,}69$, $p << 0{,}00001$) происходит за счет высокого процента моноцитов, который можно объяснить усилением фагоцитоза продуктов распада тканей, вызванного действием радионук-

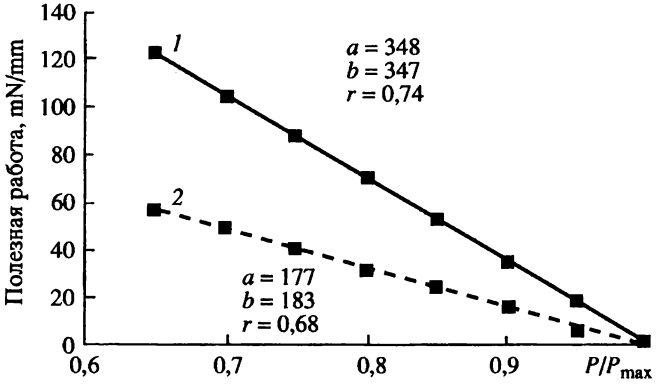


Рис. 34. Зависимость величины полезной работы миокарда амфибий из загородной (*1*) и городской (*2*) популяций от относительной нагрузки

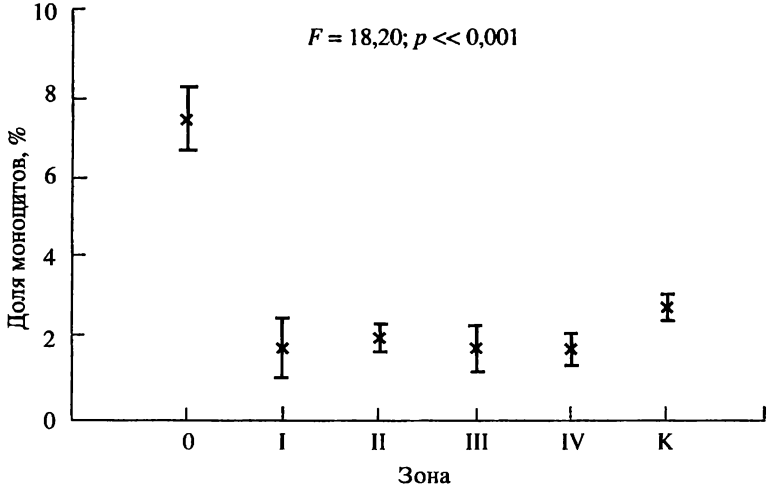


Рис. 35. Доля моноцитов в крови сеголеток *R. arvalis*.
0 – ВУРС (500–1000 Ки/км^2), I – ВУРС, Каменский р-н, II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарк, K – загородная популяция

лидов. Сходная реакция (моноцитоз) отмечена у озерных лягушек в условиях химического загрязнения (Исаева, Вязов, 1997).

Таким образом, эффект резкого наращивания лейкоцитов моноцитарного ряда – хороший показатель радиационного неблагополучия среды.

В результате изучения сообществ элатерид, амфибий и мелких млекопитающих обнаружены изменения в видовом составе. Ход этого процесса во многом определяется различиями в эволюционном возрасте систематических групп, пределами нормы реакции видов, диапазоном изменчивости ряда показателей и исторически сложившейся спецификой внутрипопуляционного полиморфизма. Одна из сторон направленного изменения видового состава – появление видов-вселенцев, не характерных для природных экосистем данной ландшафтно-климатической зоны, существование которых становится возможным только благодаря возникновению новых условий среды.

Территориальное распределение видовых комплексов адекватно локальному состоянию среды и соответствует наличию местообитаний с микроклиматическими и трофическими условиями, необходимыми для поддержания воспроизводства популяций. На территории антропогенных ландшафтов возникают компактные изоляты с высокой плотностью и низкой численностью. Такие местообитания представляют собой локальные изолированные «ячейки» с относительно небольшой по площади наземной частью. Характерная особенность этих «ячеек» – изоляция и направленность потоков вещества (в большей степени внутрь).

Таким образом, специфика территориального распределения, численность и плотность животных на антропогенно преобразованных территориях полностью соответствуют выявленным популяционным особенностям изучаемых видов. Изучение ряда систематических групп на городской территории в течение длительного периода показало, что часто наиболее уязвимы примитивные, древние по происхождению виды. Видовой состав новых сообществ указывает на тенденцию к преобладанию эволюционно молодых, наиболее эвритопных форм с высокой толерантностью, полиморфизмом и широкой нормой реакции (которые часто доминируют в естественных экосистемах). Рост встречаемости морфологических аномалий в популяциях видов становится шире, увеличивается частота отклоняющихся от «дикого типа» вариантов.

Структура морфологической фенотипической изменчивости отражает более глубокие процессы, протекающие в популяциях, воспроизводящихся в условиях преобразованной среды, демонстрируя их адаптивный потенциал или его отсутствие. Эти черты на фоне возникающих на разных иерархических уровнях адаптаций и имеющихся преадаптаций, вносящих значимый вклад в устойчивость популяций вида к процессам загрязнения и урбанизации, определяют его способность к существованию в антропогенном ландшафте.

В ответ на новые условия среды появляются различные физиологические и физиолого-функциональные адаптации. На примере земноводных установлено изменение кожной проницаемости, аккомодационных способностей нервной ткани, рост порога возбуждения мышц, изменение контрактильных функций миокарда, увеличение скорости обменных процессов, специфика процессов гемопоэза.

В ходе исследований разных стадий онтогенеза выявлена высокая толерантность эмбрионов из городских популяций *R. arvalis* (Вершинин, Трубецкая, 1992), а также увеличение степени согласованности (скоррелированности) процессов морфогенеза, что способствует снижению вероятности онтогенетических сбоев в нестабильных условиях среды (Вершинин, Камкина, 2001). Это, на наш взгляд, свидетельствует о наличии определенных адаптивных изменений на разных стадиях онтогенеза в городских популяциях.

Исследование физиологических адаптаций показало, что нельзя недооценивать наличие определенных преадаптаций как необходимого условия для успешной быстрой эволюции популяций в условиях сильного загрязнения и антропогенного преобразования среды.

На уровне популяций происходит ряд адаптивных изменений, касающихся демографической структуры и репродуктивной стратегии. Это выражется в преобладании одного физиолого-функционального типа особей – быстро растущих, раньше начинающих участвовать в размножении и имеющих низкую продолжительность жизни. У элатерид, амфибий и мышевидных грызунов складывается специфическая динамика численности: высокая смертность на ранних этапах развития компенсируется ее резким снижением в завершающий период онтогенеза. Высокая неизбирательная элиминация на определенных этапах онтогенеза приводит к формированию генетической и морфофункциональной специфики новых генераций.

Репродуктивная стратегия может различаться у разных видов амфибий: увеличение плодовитости и рост энерготрат на воспроизводство (*R. temporaria*), либо уменьшение затрат на размножение благодаря снижению плодовитости, уменьшению диаметра икринок и росту эмбриональной выживаемости (*R. arvalis*). Сокращение диаметра яиц в условиях антропогенного воздействия характерно также для популяций Elateridae.

Изменения в структуре биогеоценозов на территориях, преобразованных человеком, влекут за собой изменения в структуре трофических связей и стратегии использования пищевых ресурсов в видовых сообществах элатерид, земноводных и мелких млекопитающих. Биоценотическая специфика трофических связей на преобразованных человеком территориях – аккумуляция и преобладание деструктивной компоненты, когда относительно меньшее количество вещества и энергии уходит на верхние трофические уровни. Число хищников в сравнении с естественными экосистемами, мало и преобладающие причины смертности иные. В таких системах растет роль организмов-редуцентов, что отвечает представлениям о «хорошем» биогеоценозе, в котором происходит увеличение роли животных, участвующих в процессах минерализации первичного органического вещества, и свидетельствует об его эволюции в новых условиях (Шварц, 1974б, 1976а, б).

Упрощение структуры сообществ ведет к сокращению числа трофических уровней и звеньев. Ускоряется (как было отмечено выше) обмен веществ, повышается роль нисходящих потоков вещества, т. е. роль редуцентов, так как антропогенные экосистемы – аккумулирующие. В этих новых условиях некоторые группы организмов, продолжая номинально существовать, перестают выполнять свою биоценотическую функцию равномерного рассеяния по поверхности планеты органического вещества (Вернадский, 1928; Шварц, 1980; Chew, 1974; May, 1983) либо она «работает» не в полной мере. Кроме того, нередко происходит изменение стратегии использования пищевых ресурсов – снижается индивидуальная эффективность воздействия на кормовую базу и растет популяционная.

Крупнейший эколог XX в. академик С.С. Шварц в 1972 г. предполагал, что в последующее двадцатилетие произойдет синтез идей популяционной экологии и биоценологии, что позволит «...разработать общую стратегию поведения человека эпохи всеобщей индустриализации в природе». Он считал это главной за-

дачей, которой должны быть подчинены все частные экологические исследования. Основное внимание следует уделять популяционному уровню, так как популяционные механизмы являются определяющими в динамике современных биоценозов.

Традиционные экологические исследования сейчас не могут осуществляться плодотворно без сочетания и дополнения их новыми методами обработки материала, и по этой причине неизбежно утрачивают свою актуальность и значение. Известно, что именно на стыке различных дисциплин в результате синтеза возникают такие наиболее интересные и перспективные новые научные направления, как, например, экологическая биология развития (Гилберт, 2004) или популяционная экофизиология (Вершинин, Терешин, 1999; Шкляр, Вершинин, 2002; Вершинин, 2005). С.С. Шварц (1972) видел одну из весьма важных задач современных экологов в творческом развитии методов экологических исследований и их совершенствовании через адаптирование новых нетрадиционных методик при решении актуальных проблем экологии. Введение таких инноваций в практику экологических исследований позволяет установить не только внешнюю феноменологию, но и вскрыть биологический смысл изучаемых процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамова О.С. Пространственно-экологическая обусловленность репродукционных способностей полуводных амфибий // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. Днепропетровск, 1978. С. 184–185.

Аврамова О.С., Бобылев Ю.П., Булахов В.Д. Влияние различных биохимических показателей организма на репродуктивные особенности амфибий // Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 4–5.

Алимов А.Ф. Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1998. № 4. С. 434–439.

Амстиславская Т.С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевый рост // Экология, 1971. № 6. С. 12–14.

Астрадамов В.И. Роль антропогенных факторов в изменении природных комплексов и их компонентов (на примере Мордовской АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1973. 24 с.

Банников А.Г. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся и их охрана // Природа, 1977. № 12. С. 99–102.

Банников А.Г., Даревский И.С., Денисова М.Н., Дроздов Н.Н., Иорданский Н.Н. Жизнь животных. М.: Изд-во АН СССР, 1969. Т. 4, ч. 2. 488 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

Банников А.Г., Исаков Ю.А. О земноводных в г. Москве // Животное население Москвы и Подмосковья. М., 1967. С. 92–96.

Барановский А.Э., Кудокоцев В.П. О влиянии плотности популяций на интеграцию регенерирующего организма у личинок бесхвостых амфибий // Экология, 1992. № 3. С. 45–50.

Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1984. Т. 124. С. 12–54.

Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. Озерная лягушка в водоемах г. Якутска // Вестн. зоол., 1980. № 3. С. 74–75.

Бельский Е.А. Размножение и ранний онтогенез воробьиных птиц при техногенном загрязнении среды обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 18 с.

Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа, 1979. № 2. С. 36–45.

Бессолицына Е.П. Изменение структуры зооценозов почв подтаежного ландшафта в условиях техногенного воздействия // География и природные ресурсы, 1990. № 4. С. 104–108.

Бессолицына Е.П. Ландшафтно-экологический анализ структуры зооценозов почв юга Сибири. Иркутск: Изд-во Института географии СО РАН, 2001. 166 с.
Бессолицына Е.П. Структура и динамика почвенных зооценозов в ландшафтах юга Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск, 2003. 54 с.
Бешков В. Изследоване на влиянието на индустриалното замърсяване върху земноводните и влечугите в района на МДК «Г. Дамянов» край Пирдоп // Екология, 1978. № 4. С. 4–5.
Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
Бикбаева Э.В. Плодовитость и размеры икры сибирского углозуба // Экологические системы Урала: изучение, охрана, эксплуатация. Свердловск, 1987. С. 8.
Бобылев Ю.П. Изучение роли роющих форм амфибий в рекультивации шахтных отвалов Западного Донбасса // Биоценотические аспекты лесной рекультивации нарушенных земель Западного Донбасса. Днепропетровск, 1980. С. 132–138.
Бобылев Ю.П. Охрана местообитаний и адаптивные особенности бесхвостых амфибий антропогенных ландшафтов Приднепровья // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск, 1985. С. 124–130.
Бобылев Ю.П. Особенности формирования герпетофауны в техногенных ландшафтах центрального степного Приднепровья // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 32–33.
Болотников А.М., Шураков А.И., Хазиева С.М. О видовом составе, границах распространения и плодовитости амфибий Пермской области // Вопросы герпетологии. Л., 1977. Вып. 3. С. 39–40.
Большаков В.Н., Бердюгин К.И. Грызуны Урала // Экология млекопитающих горных территорий: популяционные аспекты: Мат-лы Всерос. совещ. Нальчик–Майкоп, 1997. С. 143–144.
Большаков В.Н., Пястолова О.А., Вершинин В.Л. Специфика формирования видовых сообществ животных в техногенных и урбанизированных ландшафтах // Экология, 2001. № 5. С. 343–354.
Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Проблемы динамики полового состава популяций у млекопитающих // 5-й съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 136–137.
Бондаренко Д.А. Влияние антропогенного фактора на видовое разнообразие и обилие рептилий в долине р. Куры // Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 40–41.
Бугаева Е.А. Влияние химических веществ на рост и развитие остромордой лягушки // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Т. 5. С. 32.
Бугаева Е.А. Влияние антропогенных факторов на рост, развитие и выживаемость личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.
Бугаева Е.А. Экспериментальное исследование влияния некоторых химических веществ на рост и развитие личинок остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 99–105.
Буяновская А.А. Об установлении ПДК в водной среде // Водные ресурсы, 1973. № 4. С. 124–127.

Вернадский В.И. Эволюция видов и живое вещество // Природа, 1928. № 3. С. 227–262.
Вернадский В.И. Несколько слов о ноосфере // Усп. соврем. биол., 1944. Т. 18, вып. 2. С. 113–120.
Вернадский В.И. Размышления натуралиста. Кн. 2: Научная мысль как планетарное явление. М.: Наука, 1977. С. 18–63.
Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980а. С. 5–6.
Вершинин В.Л. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980б. С. 117–118.
Вершинин В.Л. *Rana ridibunda* в черте города Свердловска // Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 32–33.
Вершинин В.Л. Городские группировки земноводных как критерий оценки состояния мелких водоемов // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982а. Ч. 1. С. 19–22.
Вершинин В.Л. Состояние группировок амфибий в черте Свердловска // Вопросы экологии животных. Свердловск, 1982б. С. 34.
Вершинин В.Л. Смертность личинок и сеголеток бурых лягушек *Rana arvalis* Nilss., *R. temporaria* L. в зависимости от степени урбанизации // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983а. С. 89.
Вершинин В.Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983б. 24 с.
Вершинин В.Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985а. С. 61–75.
Вершинин В.Л. Динамика численности личинок и сеголеток остромордой лягушки в условиях промышленного города // Вопросы герпетологии. Л., 1985б. С. 46–47.
Вершинин В.Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города // Экология, 1987а. № 1. С. 46–50.
Вершинин В.Л. Некоторые особенности фенетической структуры группировок остромордой лягушки в условиях промышленного города // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987б. С. 74–79.
Вершинин В.Л. Уровень рекреационной нагрузки и состояние популяций сибирского углозуба // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Свердловск, 1990а. С. 10–18.
Вершинин В.Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология, 1990б. № 2. С. 67–71.
Вершинин В.Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного города // Экология, 1995а. № 4. С. 299–306.
Вершинин В.Л. Плодовитость остромордой лягушки в зависимости от степени антропогенного воздействия // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. Днепропетровск, 1995б. Т. 2. С. 50.

Вершинин В.Л. Обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (L.)) в экосистемах города // Экология, 1996. № 2. С. 58–62.
Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.
Вершинин В.Л. Экологическая физиология амфибий – популяционный подход // Матеріали Першої конференції Украинського Герпетологічного Товариства. Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украіни, 2005. С. 35–39.
Вершинин В.Л., Волегова Э.В. Анализ размерно-возрастного состава производителей *Rana temporaria* (L.) на территории промышленного города // Зооиндикация и экотоксикология животных в техногенных ландшафтах: Тез. междунар. симп. Вестн. Днепропетров. ун-та, 1993. Вып. 1. С. 113.
Вершинин В.Л., Гатиятуллина Э.З. Популяционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки в зависимости от уровня урбанизации // Экология, 1995. № 1. С. 95–100.
Вершинин В.Л., Ильина О.В. Взаимоотношения озерной лягушки (*Rana ridibunda* L.) с автохтонными видами (*R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L.) на территории городской агломерации // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. Днепропетровск, 2003. С. 193–194.
Вершинин В.Л., Камкина И.Н. Пролиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // Экология, 2001. № 4. С. 293–297.
Вершинин В.Л., Криницын С.В. Плотность в группировках остромордой лягушки в зависимости от степени урбанизации // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. Свердловск, 1985. С. 9–10.
Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. О возможности использования теста на функциональное состояние возбудимых тканей амфибий для контроля качества среды // Актуальные проблемы экологии: Экол. системы в естествен. и антропоген. условиях. Свердловск, 1989. С. 15–16.
Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Влияние загрязнения городской среды на потребление кислорода амфибиями // Новые методы теоретической и практической физиологии. Екатеринбург, 1992. С. 9–10.
Вершинин В.Л., Топоркова Л.Я. Амфибии городских ландшафтов // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981. С. 48–56.
Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 12–20.
Власенко В.Э., Менщиков С.Л., Махнев А.К. Состояние и устойчивость хвойных лесов в условиях аэротехногенного загрязнения на Среднем Урале // Экология, 1995. № 3. С. 193–196.
Воробейчик Е.Л. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.
Воронин А.Г. Сезонная динамика соотношения полов в популяциях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Среднего Урала // Экология, человек и проблемы охраны природы: Обл. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов. Свердловск, 1983. С. 90.

Воронин А.Г. Некоторые итоги изучения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) учлесхоза «Предуралье» // Пермский университет – науке и производству. Пермь, 1991. С. 247–250.
Гаранин В.И. Материалы по распределению и численности амфибий Волжско-Камского края // Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. М.: Наука, 1964. С. 127–133.
Гаранин В.И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 63–64.
Гаранин В.И. О некоторых аспектах роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте// Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 35–36.
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.
Гатиятуллина Э.З. Влияние плотности экспериментальных популяций и температуры на митотическую активность и размеры клеток эпителия роговицы у амфибий // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978. С. 92–111.
Гатиятуллина Э.З. Митотическая активность покровного эпителия обыкновенной полевки и остромордой лягушки в условиях техногенного загрязнения // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1990. С. 91–99.
Гашев С.Н. Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1991. 26 с.
Гершензон М.С. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол., 1941. Т. 2, № 1. С. 85–107.
Гилберт С.Ф. Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез, 2004. Т. 35, № 6. С. 425–438.
Гиляров М.С. Факторы, определяющие вредоносность почвенных вредителей, и их значение в культуре каучуконосов // Защита растений, 1937. № 13. С. 41–53.
Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 279 с.
Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи // Тр. Центр.-Чернозем. госзаповедника, 1960. Т. 5. С. 283–320.
Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.
Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Некоторые итоги почвенно-зоологических исследований в СССР в плане Международной биологической программы // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1974. № 4. С. 563–579.
Гиляров М.С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М., 1976. С. 9–18.
Гниненко Ю.И. Муравьи в населенных пунктах Урала // Проблемы промышленных городов Урала. Свердловск, 1975. С. 49–50.
Гоголева Н.П. Некоторые закономерности линейного и весового роста амфибий // Экология, 1985. № 1. С. 61–66.
Година Л.Б., Сытина Л.А. Вариации в росте зародышей сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) // Вопросы герпетологии. Л., 1985. С. 59–60.

Голутвин Г.И., Селиховкин А.В., Поповичев Б.Г. Воздействие атмосферных промышленных выбросов на некоторых хвое- и листогрызущих вредителей // Экология и защита леса. Л., 1981. Вып. 6. С. 60–64.

Голутвин Г.И., Селиховкин А.В., Токмаков А.В. Насекомые как индикаторы загазованности окружающей среды // Экология и защита леса: Патология леса и охрана природы. Л., 1983. С. 34–39.

Гончаренко А.Е. Численность и распределение лягушки травяной в бассейне реки Южный Буг // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1988. С. 127–128.

Грефнер Н.М., Слепян Э.И. Явление ретардации личиночного развития у амфибий и дисхемия пресных вод // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 68–69.

Гурьева Е.Л. Щелкуны // Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. С. 396–398.

Гурьева Е.Л. Жуки-щелкуны (Elateridae): подсемейство Elaterinae. Трибы Ctenocerini, Megapenini, Physorhini, Anpedinii, Elaterini, Pomachiliini // Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1979. Т. 12, вып. 4. 452 с.

Гурьева Е.Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство Athoinae. Триба Ctenicerini. Л.: Наука, 1989. 295 с. (Фауна СССР. Нов. сер., № 136. Жесткокрылые. Т. 12, вып. 3).

Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442–462.

Данилова М.Н. Экспериментальное изучение влияния нефти на ранние этапы онтогенеза амфибий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1992. 22 с.

Добринский Н.Л., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Экспериментальная оценка роли кормового фактора в динамике населения красной полевки на северной границе ареала // Экология, 1994. № 3. С. 76–87.

Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология, 1974. № 1. С. 73–78.

Добролюбова Т.В. Пространственное распределение ногохвосток в горных сосновых лесах Тебердинского заповедника // Антропогенное воздействие на фауну почв: Межвуз. сб. научных трудов. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1982. С. 25–42.

Докучаев Н.Е. Реакция землероек-бурозубок на приманку и ее связь с содержанием бурого жира // Экология, 1980. № 1. С. 102–105.

Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.

Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964. 207 с.

Долин В.Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. Киев: Урожай, 1978. 126 с.

Егина К.Я. Определение возрастного состава и установление прогноза окукливания личинок стройного щелкуна // Прогноз в защите растений от вредителей и болезней. М., 1964. С. 115–25.

Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биол., 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.

Жукова Т.И. Влияние антропогенных воздействий на численность и структуру популяций озерной лягушки // Антропогенное воздействие на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1978. С. 93–104.
Жукова Т.И., Кубанцев Б.С., Пескова Т.Ю. Морфологическая характеристика краснобрюхой жерлянки в Западном Предкавказье в связи с антропогенным влиянием на среду ее обитания // Фауна и экология позвоночных животных в антропогенных условиях. Волгоград, 1990. С. 38–45.
Захаров В.М. Асимметрия животных: Популяционно-фенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
Захаров И.А., Сергиевский С.О. Популяционный меланизм двуточечной божьей коровки как пример техногенной эволюции // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 74–76.
Зубакин В.А., Абоносимова Е.В., Лавринович Т.Е. и др. Фауна наземных позвоночных г. Пущино и его окрестностей // Экология малого города. Пущино, 1981. С. 118–124.
Иванова Н.Л. Об использовании личинок амфибий в качестве биологических индикаторов состояния водоемов // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Ч. 5. С. 79–80.
Иванова Н.Л. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология, 1995. №. 6. С. 473–476.
Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 2001. 271 с.
Исаева Е.И., Вязов С.О. Общая оценка иммунного статуса // Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биологическая индикация. Тольятти, 1997. С. 292–296.
Ищенко В.Г. Некоторые вопросы биологии сибирского углозуба // Тез. III Всесоюз. конф. молодых ученых-биологов. М., 1961. Ч. 1. С. 52.
Ищенко В.Г. О роли изоляции и конкретных условий среды в формировании особенностей популяций обыкновенного тритона // IV межвуз. зоогеограф. конф: Тез. докл. Одесса, 1966. С. 115–116.
Ищенко В.Г. О численности сибирского углозуба на Среднем Урале // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968. С. 56–57.
Ищенко В.Г. О влиянии деятельности леспромхозов на численность земноводных // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск, 1978а. Ч. 3. Животный мир. С. 53–54.
Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978б. 147 с.
Ищенко В.Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяций остромордой лягушки и ее возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23–50.
Ищенко В.Г. Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся: Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. М., 1989. Т. 17: С. 5–51.
Ищенко В.Г., Берман Д.И. Структура популяций // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М., 1995. С. 141–157.

Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 11–21.
Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 40–51.
Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 49–60.
Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 230 с.
Катаев О.А., Голутвин Г.И., Селиховкин А.В. Загрязнение растений атмосферными поллютантами и развитие насекомых // Проблемы фитогигиены и охрана окружающей среды. Л., 1981. С. 173–176.
Кириллова М.Н. Активация развития хлопковой совки как следствие применения ДДТ в малых концентрациях // Тр. ВИЗР, 1972. Вып. 35. С. 170–172.
Коваленко Е.Е. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий *(Amphibia, Anura)*: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 117 с.
Ковальчук Л.А. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Anura, Amphibia*) // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978. С. 72–85.
Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.
Косарева Н.А., Васюков И.Л. Изменения в состоянии половой системы озерных лягушек как следствие антропогенного воздействия на среду их обитания // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 84–93.
Космачевский А.С. К вопросу о питании личинок жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Энтомол. обозр., 1958. Т. 34, № 4. С. 798–806.
Кошелев В.В. Особенности адаптивных преобразований популяций, кинетика рыбных сообществ и изменение индивидуального развития особей в разных условиях обитания // Экология популяций. Новосибирск, 1988. Ч. 2. С. 159–161.
Крауклис А.А., Бессолицына Е.П. Сукцессионно-возрастные смены таежных биогеоценозов // Изучение состояния таежных геосистем. Иркутск, 1980. С. 37–71.
Крауклис А.А., Бессолицына Е.П., Кремер Л.К. Опыт экологического исследования геосистем в целях мониторинга // География и природ. ресурсы, 1985. № 3. С. 14–26.
Кремер Л.К. Микроклиматические закономерности // Природные режимы и топогеосистемы приангарской тайги. Новосибирск, 1975. С. 71–108.
Криволуцкий Д.А. Почвенные животные как биоиндикатор при экологическом нормировании нарушений природной среды // Проблемы почвенной зоологии. Минск, 1978. С. 123–124.
Кубанцев Б.С. О роли антропогенных факторов в экологических процессах // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 3–16.

Кубанцев Б.С., Жукова Т.И. Антропогенные воздействия на среду обитания земноводных и половая структура их популяций // Экологическая и морфологическая изменчивость животных под влиянием антропогенных факторов. Волгоград, 1994. С. 64–74.
Кузьмин С.Л. Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов // Усп. соврем. биол., 1995. Т. 115, вып. 2. С. 141–155.
Куранова В.Н. Особенности биологии амфибий и рептилий крупного города // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 132–133.
Ларионов Л.Ф. Земноводные окрестностей города Тюмени // Изв. Томского ун-та, 1923. Т. 72. С. 1–4.
Ларионов П.Д. Размножение сибирского углозуба в окрестностях Якутска // Зоол. журн., 1976. Т. 55, вып. 8. С. 1259–1261.
Лебедева Г.Д. Определение токсичности загрязнения пресных вод в отношении некоторых гидробионтов // Вопросы водной токсикологии. М., 1970. С. 61–66.
Лебединский А.А. Особенности размещения амфибий на урбанизированной территории // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1981. С. 49–56.
Лебединский А.А. Земноводные в условиях урбанизированной территории (на примере г. Горького): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984а. 23 с.
Лебединский А.А. Об адаптациях амфибий к условиям урбанизированной территории // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск, 1984б. С. 106.
Леденцов А.В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.
Лесников Л.А. Особенности действия загрязнения на популяции водных организмов // Вопросы водной токсикологии. М., 1970. С. 61–66.
Лукьянова Л.Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.
Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Пястолова О.А. Трансформация сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов (на примере таежной зоны Среднего Урала) // Экология, 1994. № 3. С. 69–76.
Ляпков С.М. Факторы, обусловливающие изменчивость размеров и сроков выхода сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн., 1986. Т. 65, вып. 1. С. 88–89.
Ляпков С.М. Выедание сеголеток травяной лягушки землеройками и зелеными лягушками в условиях эксперимента // Проблемы современной биологии. М., 1987. Ч. 3. С. 27–31.
Ляпков С.М. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни // Зоол. журн., 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1519–1529.
Ляпков С.М. Выедание зелеными лягушками головастиков и сеголеток бурых лягушек // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области: Тез. докл. М., 1989. С. 156–162.
Ляпков С.М. Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн., 1994. Т. 73, вып. 1. С. 97–111.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
Макунина Г.С. Антропогенная модификация низкогорного южно-таежного ландшафта в сфере влияния медеплавильного производства // Вестн. МГУ. Сер. География, 1978. № 3. С. 61–68.
Махнев А.К., Трубина М.Р., Прямоносова А.С. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–40.
Мелешина Н. Влияние атмосферных загрязнений завода холодного асфальта на флору лишайников Ботанического сада Уральского госуниверситета // Проблемы промышленных городов Урала. Свердловск, 1975. С. 57–58.
Меньшиков Г.И. О рекультивации дражных отвалов в черте населенных пунктов и в пригородных зеленых зонах // Там же. С. 32–33.
Мильков Н.Ф. Рукотворные ландшафты. М.: Мысль, 1978. С. 83–85.
Мильков Н.Ф. Человек и ландшафты. М.: Мысль, 1973. 224 с.
Мисюра А.Н. Сравнение некоторых показателей обмена веществ озерной лягушки (*Rana ridibunda*) как показатель экологического состояния данного вида в антропогенных системах // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Ч. 5. С. 53.
Мисюра А.Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.
Мицкевич М.С. Гормональные регуляции в онтогенезе животных. М.: Наука, 1978. 222 с.
Монахов В.Г. Географическая изменчивость и демографическая характеристика аборигенных и интродуцированных популяций соболя России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 48 с.
Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн., 1971. Т. 50, вып. 7. С. 965–978.
Некрасова Л.С., Середюк С.Д. К изучению проволочников (Elateridae) на техногенных территориях // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. Екатеринбург, 1992. С. 102–103.
Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М., 1991. С. 93–108.
О статье А.В. Смурова «Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях» / С.С. Герзон, А.Н. Анкилов, А.И. Бородулин и др. // Зоол. журн., 1976. Т. 55, вып. 10. С. 1552–1557.
Пескова Т.Ю. Краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* L.) как тест-объект биоиндикации пестицидного загрязнения водоемов в западном Предкавказье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1995. 18 с.
Петров В.С., Шарыгин С.А. О возможности использования амфибий и рептилий для индикации загрязнения окружающей среды // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1981. С. 41–48.
Петрова Л.А. Изменчивость бесхвостых амфибий в условиях Тульской области // Экология и охрана окружающей среды. Пермь, 1995. Ч. 2. С. 97–98.

Пикулик М.М. Скорость роста и развития личинок *R. esculenta* и *R. arvalis* при совместном обитании с личинками *R. temporaria* // Докл. АН БССР, 1976. Т. 20, № 11. С. 1048–1050.

Пикулик М.М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок в природе // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 169–170.

Плисс Г.Б., Худолей В.В. Онкогенез и канцерогенные факторы у низших позвоночных и беспозвоночных животных // Экологическое прогнозирование. М., 1979. С. 167–185.

Попов Ю.К. О влиянии химических обработок леса на птиц и землероек // Уч. зап. Перм. пед. ин-та, 1967. Вып. 1. С. 34–41.

Почвенные беспозвоночные – индикаторы состояния рекреационных ельников Подмосковья / А.А. Захаров, Ю.Б. Бызова, А.Я. Друк и др. // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М., 1982. С. 40–52.

Пучков А.В. Некоторые особенности пространственного распределения жесткокрылых на пшеничном поле // Экология, 1988. № 6. С. 66–69.

Пястолова О.А., Вершинин В.Л. Некоторые цитологические особенности остомордой лягушки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология, 1999. № 1. С. 30–35.

Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А., Гатиятуллина Э.З. Использование амфибий в биоиндикационных исследованиях территории ВУРСа // Экология, 1996. № 5. С. 378–382.

Пястолова О.А., Иванова Н.Л. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. С. 13–31.

Пястолова О.А., Трубецкая Е.А. Некоторые особенности энергетики метаморфоза *R. arvalis* в техногенном ландшафте // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 105–117.

Пястолова О.А., Трубецкая Е.А. Некоторые морфологические и цитологические особенности печени сеголеток *Rana arvalis* в условиях техногенного ландшафта // Экология, 1989. № 5. С. 57–63.

Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. 460 с.

Рункова Г.Г. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биохимических исследованиях // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск, 1975. С. 18–104.

Сабанеев Л.П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: МОИП, 1874. 206 с.

Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (*Anura, Amphibia*) // Журн. общ. биол., 1998. Т. 59, № 3. С. 279–301.

Северцов А.С., Сурова Г.С. Гибель личинок травяной лягушки и факторы, ее определяющие // Зоол. журн., 1979а. Т. 58, вып. 3. С. 393–403.

Северцов А.С., Сурова Г.С. Влияние хищников на популяцию травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Там же, 1979б. Т. 58, вып. 9. С. 1374–1379.

Северцов А.С., Сурова Г.С. Факторы, ограничивающие численность бурых лягушек // Экология популяций. Новосибирск, 1988. С. 109–110.

Северцов А.С., Сурова Г.С. Динамика численности бурых лягушек в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области: Мат-лы совещ. по герпетофауне Москвы и Моск. обл. М., 1989. С. 110–120.

Селиховкин А.В. Воздействие некоторых атмосферных поллютантов на развитие непарного и соснового шелкопрядов // Экология и защита леса. Л., 1981. Вып. 6. С. 60–64.
Сергеева Т.К. Изучение хищничества почвообитающих проволочников серологическим методом // Зоол. журн., 1983. Т. 62, вып. 10. С. 1510–1513.
Серов С.И., Терешин С.Ю. Влияние сапропеля озера Молтаево и его фракционных компонентов на аккомодацию нерва и мышцы // Тез. докл. IV Всерос. съезда физиотерапевтов и курортологов. М., 1984. С. 39–40.
Скокова Н.Н., Лобанов В.А. Влияние бутилового эфира 2,4 Д на земноводных // Научные основы охраны природы. М., 1973. Вып. 2. С. 79–86.
Смуров А.В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоол. журн., 1975а. Т. 54, вып. 2. С. 283–289.
Смуров А.В. Статистические методы в исследовании пространственного размещения организмов // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975б. С. 217–239.
Смуров А.В., Романовский Ю.Э. Новое трехпараметрическое статистическое распределение и более общее выражение индекса агрегированности КА, имеющего экологический смысл // Журн. общ. биол., 1976. Т. 37, № 1. С. 141–149.
Степанов А.М. Биоиндикация на уровне экосистем // Биоиндикация и биомониторинг. М., 1991. С. 59–64.
Стриганова Б.Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М.: Наука, 1966. 128 с.
Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
Сурова Г.С. Средовая и наследственная компонента темпов онтогенеза личинок травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн., 1988. Т. 67, вып. 3. С. 396–405.
Сурова Г.С., Северцов А.С. Действие хищников на личинок бурых лягушек в условиях эксперимента // Там же, 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1509–1518.
Сурова Г.С., Черданцев В.Г. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек: размеры яиц и темпы роста личинок у подмосковных *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Там же, 1987. Т. 66, вып. 12. С. 1864–1872.
Сюзюмова Л.М. Влияние экологических факторов на устойчивость личинок амфибий к ядам // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978. С. 57–71.
Сюзюмова Л.М. К вопросу о роли популяционных механизмов в формировании групповых морфофизиологических особенностей у амфибий // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 75–88.
Сюзюмова Л.М., Гребенникова С.И. Особенности эритропоэза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978. С. 32–47.
Тагирова В.Т. Земноводные и пресмыкающиеся культурных ландшафтов Приамурья // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1978. С. 31–33.
Тарасенко С.Н., Тарасенко С.В. Сравнительная характеристика показателей крови бесхвостых амфибий различных по степени антропогенной освоенности экосистем // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1988. С. 137–138.

Терентьев П.В. Лягушка, М.: Сов. наука, 1950. 345 с.
Терешин С.Ю., Дацун Л.Б., Волкова Н.А. О биологической активности сапропеля // Проблемы использования сапропелей в народном хозяйстве. Минск, 1981. С. 32–34.
Терешин С.Ю. Сравнительная характеристика компонентов озера Молтаево // Актуальные вопросы физиотерапии и курортологии в условиях Западной Сибири. Тюмень, 1979. С. 41–42.
Терешин С.Ю., Вершинин В.Л. Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий // Актуальные проблемы экологии: Экол. системы в естеств. и антропоген. условиях. Свердловск, 1989. С. 91–92.
Тестов Б.В. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1993. 48 с.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
Топоркова Л.Я. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973. С. 84–117.
Топоркова Л.Я. Влияние деятельности человека на распространение амфибий // Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 204–205.
Топоркова Л.Я. Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск, 1978. Вып. 2. С. 63–65.
Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Г. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1979. С. 108–115.
Трубецкая Е.А. Экспериментальное исследование эмбриональной и личиночной выживаемости двух видов бурых лягушек в среде, загрязненной детергентами // Экология, 1994. № 3. С. 87–93.
Усачев В.Л., Тарасов О.В., Семенов Д.В. Популяции рептилий и амфибий на территории ВУРС // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М., 1993. С. 192–194.
Ушаков В.А., Лебединский А.А., Грефнер Н.М. Анализ размерно-возрастной структуры популяции травяной лягушки на урбанизированной территории // Вестн. зоол., 1982. № 2. С. 67–68.
Фирсова В.П. Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М.: Наука, 1977. 176 с.
Флякс Н.Л. Влияние pH среды на выживаемость и развитие бесхвостых амфибий Сахалина // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 157. С. 152–165.
Ходоров Б.И. Проблема возбудимости. Л.: Медицина, 1969. 301 с.
Ходоров Б.И. Общая физиология возбудимых мембран. М.: Наука, 1975. 406 с.
Хотько Э.И., Ветрова С.Н., Матвеенко А.А., Чумаков Л.С. Почвенные позвоночные и промышленные загрязнения. М.: Наука и техника, 1982. 264 с.
Циновский Я.П., Егина К.Я. Определение возраста и установление прогноза окукливания личинок щелкунов (*Agriotes obscurus* L., *Selatosomus aeneus* L.) // Труды Ин-та биол. АН Латв. ССР, 1961а. Т. 20. С. 33–59.
Циновский Я.П., Егина К.Я. Экология щелкунов (*Selatosomus aeneus* L., *Agriotes obscurus* L., *A. lineatus* L., *Limonius aeruginosus* Ol.) в условиях Латвийской ССР // Труды Ин-та биол. АН Латв. ССР, 1961б. Т. 20. С. 7–32.

Черепанов А.И. Материалы об энтомовредителях сельскохозяйственных растений Тувы // Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол. Новосибирск, 1951. Т. 4, вып. 1. С. 5–7.
Черепанов А.И. Жуки-щелкуны Западной Сибири (Coleoptera, Elateridae) / Новосибирск: Кн. изд-во, 1957. 382 с.
Черепанов А.И. Проволочники Западной Сибири: Определитель. М.: Наука, 1965. 192 с.
Черненькова Т.В. Методика комплексной оценки состояния лесных биогеоценозов в зоне влияния промышленных предприятий // Пограничные проблемы экологии: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 116–127.
Черненькова Т.В., Степанов А.М., Гордеева М.М. Изменение организации лесных фитоценозов в условиях техногенеза // Журн. общ. биол., 1989. Т. 50, № 3. С. 388–394.
Чернов Ю.И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши // Зоол. журн., 1971. Т. 50, вып. 6. С. 1079–1093.
Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975а. 222 с.
Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975б. С. 160–216.
Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.
Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Усп. соврем. биол., 1993. Т. 113, вып. 5. С. 515–531.
Чернова Н.М. Распределение микроартропод в пахотной почве // Антропогенное воздействие на фауну почв: Межвузовский сб. научных трудов. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1982. С. 3–10.
Чернова Н.М., Чугунова М.Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации // Pedobiologia, 1967. Bd 7. S. 67–87.
Черноусова Н.Ф. Влияние урбанизации на сообщества мелких млекопитающих лесопарков крупного промышленного центра // Экология, 1996. № 4. С. 286–292.
Черноусова Н.Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 1. Динамика видового состава и численности грызунов // Экология, 2000. № 2. С. 137–141.
Черноусова Н.Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 2. Воспроизводство численности // Экология, 2002. № 1. С. 27–31.
Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксп. биол., 1926. Сер. А, № 2. С. 3–54.
Чумаков Л.С. Изменения мезофауны почв в условиях воздействия выбросов предприятий искусственного волокна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 26 с.
Шагаева В.Г., Семенов Д.В., Сытина Л.А. К размножению и развитию сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* // Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 152–153.
Шаманаев Ш.Ш., Браяловский Б.С. Синтетические поверхностно-активные вещества – специфические загрязнители городских водных бас-

сейнов // Проблемы промышленных городов Урала. Свердловск, 1975. С. 115–116.
Шарлеманъ Э.В. Заметки о фауне пресмыкающихся и земноводныхъ окрестностей Кіева // Материалы къ познанію фауны юго-зап. Россіи. Кіев, 1917. Т. 2. С. 1–17.
Шарыгин С.А. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 24 с.
Шарыгин С.А., Ушаков В.А. Амфибии и рептилии в крупных городах // Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне РСФСР. Саранск, 1979. Вып. 2. С. 83–96.
Шварц С.С. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля // Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 1954. Т. 10. С. 76–81.
Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы) // Зоол. журн., 1965. Т. 44, вып. 10. С. 10–13.
Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск: Урал. фил. НА СССР, 1969. 200 с.
Шварц С.С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972. № 6. С. 822–835.
Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР, 1973. Вып. 9. С. 35–45.
Шварц С.С. Эволюционная биология // Вестн. АН СССР. 1974а. № 9. С. 11–21.
Шварц С.С. Проблемы экологии человека // Вопросы философии, 1974б. № 9. С. 102–110.
Шварц С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976а. № 2. С. 61–71.
Шварц С.С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976б. С. 181–191.
Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
Шварц С.С., Ищенко В.Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968. Т. 73, № 4. С. 127–134.
Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса. М.: Наука, 1992. С. 127.
Шварц С.С., Колесников Б.П., Рябинин Б.С. Диалог о природе. Свердловск: Среднеуральское кн. изд-во, 1977. 216 с.
Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных // Экология, 1970а. № 1. С. 77–82.
Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных // Там же, 1970б. № 2. С. 38–54.
Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 387 с.
Шкляр Т.Ф., Бляхман Ф.А., Вершинин В.Л. Специфика сократимости миокарда в популяциях амфибий урбанизированных территорий // Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности: Сб. докл. 4-й Всерос. научно-практич. конф. СПб., 1999. Т. 3. С. 52.

Шкляр Т.Ф., Вершинин В.Л. Физиологическая специфика популяций амфибий урбанизированных территорий // Экополис-2000. Экология и устойчивое развитие города. М., 2000. С. 182–183.
Шкляр Т.Ф., Вершинин В.Л. Экофизиологическая специфика популяций бесхвостых амфибий антропогенных ландшафтов // Вопросы герпетологии: Мат-лы 1-го съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. Пущино–Москва, 2001. С. 345–347.
Шкляр Т.Ф., Вершинин В.Л. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек // Сиб. экологич. журн., 2002. № 6. С. 721–728.
Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
Щукин В.Ф. Возможность прогнозирования взаимодействия общества и природы в условиях научно-технического прогресса // Человек и природа. М.: Наука, 1980. С. 214–229.
Щупак Е.Л. Экология и биологическая продуктивность популяций остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1970а. 21 с.
Щупак Е.Л. Динамика биологической продуктивности популяций остромордой лягушки // Экология, 1970б. № 1. С. 83–86.
Щупак Е.Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977. С. 36.
Щупак Е.Л., Гатиятуллина Э.З. Внутрипопуляционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 65–73.
Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
Яковлев В.А. К экологии озерной лягушки на Алтае // Экология, 1990. № 1. С. 67–71.
Яницкий О.Н. Экологическая перспектива города. М.: Мысль, 1987. 278 с.
Aebli H. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Talern des Kantons Glarus (Schweiz) // Rev. Suisse. Zool., 1966. Bd 73, № 1. S. 1–36.
Alford R.A., Harris R.N. Effects of larval growth history on anuran metamorphosis // Amer. Natur., 1988. V. 131, № 1. P. 91–106.
Alvarez R. Skeletal Malformations Induced by the Insecticides ZZ-Aphox and Folidol During Larval Development of *Rana perezi* // Arch. Environ. Contam. and Toxicol., 1995. V. 28, № 3. P. 349–356.
Andren C., Marden M., Nilson G. Tolerance to low pH in a population of moor frogs, *Rana arvalis*, from an acid and neutral environment: A possible case of rapid evolutionary response to acidification // Oikos, 1989. V. 56, № 2. P. 215–223.
Andren C., Nilson G. Effects of acidification on Swedish brown frogs // Mem. Soc. fauna et flora fenn. 1988. V. 64, № 3. P. 139–141.
Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in population of Apodemus agrarius. I.Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta theriologica, 1978. V. 23. P. 341–358.
Arano B., Llorente G., Garcia-Paris M., Herrero P. Species translocation menaces iverian waterfrogs // Conserv. Biol., 1995. V. 9, № 1. P. 196–198.

Arnold A. Zur Veranderung des pH-warters Lacihgewasser einheimischer Amphibien // Arch. Naturschutz und Landschaftforsch., 1983. Bd 23, № 1. S. 35–40.
Baker J.M., Waights V. The effects of nitrate on tadpoles of the tree frog (*Litoria caerulea*) // Herpetol. J., 1994. V. 4, № 3. P. 106–108.
Banks B., Beebee T.J.C. A comparison of the fecundities of two species of toad (*Bufo bufo* and *B. calamita*) from different habitat types in Britain // J. Zool., 1986. A 208, № 3. P. 325–337.
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.
Beachy C.K. Egg size variation and habitat variability in several species of salamanders // 1st World Congr. Herpetol., Canterbury, 11–19 sept., 1989: Abstr. Canterbury, 1989.
Beebee T.J.C. Observation conserning the decline of the British amphibia // Biol. Conserv., 1973. V. 5, № 1. P. 20–24.
Beebee T.J.C. Habitats of the British amphibians (2): suburban parks and gardens // Ibid, 1979. V. 15, № 4. P. 241–257.
Beebee T.J.C. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements // Ibid, 1981. V. 21, № 2. P. 127–139.
Beebee T.J.C. Habitat selections by amphibians across an agricultural land-heathland transect in Britain // Ibid, 1983. V. 27, № 2. P. 111–124.
Bell G. The life of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) after metamorphsis // Ecol. monogr., 1977. V. 47. P. 279–299.
Bengtsson G., Rundgren S. Gusum case: a brass mill and the distribution of soil Collembola // Can. J. Zool., 1988. V. 66. P. 1518–1526.
Berger L., Smielowski J. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia, 1982. V. 3. P. 145–151.
Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planctonic Evraminifera in deepsea sediments // Science, 1970. V. 168, № 3937. P. 145–1347.
Berven K.A. Factors affecting variation in reproductive traits within a population of wood frog (*Rana sylvatica*) // Copeia, 1988. № 3. P. 605–615.
Bishop C.A., Gendron A. Impacts of chemical pollutants on amphibian populations // Herpetol.'97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. Prague, 1997. P. 1–2.
Boutilier R.G., Donohoe P.H., Tattersall G.J., West T.G. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians // J. Exp. Biol., 1997. V. 200, № 2. P. 387–400.
Bretag A.H., Stampfl R. Differences in action potentials and accomodation of sensory and motor myelinated nerve fibres as comuted on the basis of voltage clamp data // Pflugers Arch., 1975. V. 354. P. 257–271.
Brockelman W.Y. Natural regulation of density in tadpoles of *Bufo americanus* // Ph. D. Tesis. Univ. of Michigan, 1968. P. 78.
Brockelman W.Y. Competition, the fitness of offspring and optimal clutch size // Amer. Natur., 1975. V. 109, № 970. P. 677–699.
Brooks J.A. Otolith abnormalities in *Limnodynastes tasmanensis* to depoles after embryonic exposure to the pesticide dieldrin // Environ. Pollut., 1981. V. 25, № 1. P. 19–25.
Browder L.W., Underhill J.C., Merrell D.C. Mid-dorsal stripe in the wood frog // J. Heredity, 1966. V. 57, № 2. P. 65–67.
Bullock T.H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikiloterms // Biol. Rev., 1955. V. 30. P. 311–342.

Burton J.A. The decline of the common frog in the London area // The London Naturalist, 1976. № 55. P. 16–18.
Calef G.W. Natural mortality of tadpoles in population of *Rana aurora* // Ecology, 1973. V. 54, № 4. P. 741–758.
Chernousova N.F. Transformation of small mammal communities in the urban envifonment // Sustainable Development; System Analysis in Ecology. Ucraine, Sevastopol, 1996. P. 136.
Chernousova N.F., Tolkach O.V. Effect of urbanisation on some forest ecosystem components // Ecology in a Changing World: Proc. of the Intern. Congr. of Ecology. Seoul, 2002. P. 34–35.
Chew R.M. Comsumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics // Ohio J. Sci., 1974. V. 74, № 6. P. 359–370.
Cooke A.S. Selective predation by newts on frog tadpoles treated with DDT // Nature, 1971. V. 229, № 5282. P. 275–276.
Cooke A.S. Indications of resent changes in British Isles of the frog *Rana temporaria* and the toad *Bufo bufo* // J. Zool. Lond., 1972. V. 167. P. 161–178.
Cooke A.S. The effects of DDT, when used as a mosquito larvicide, on tadpoles of the frog *Rana temporaria* // Environ Pollut., 1973a. №.5. P. 259–273.
Cooke A.S. Response of *Rana temporaria* tadpoles to cronic doses of p.p.-DDT // Copeia, 1973б. № 4. P. 647–652.
Cooke A.S. Spawns clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // Brit. J. Herpetol., 1975. V. 5, № 5. P. 505–509.
Cooke A.S. Effects of field applications of the herbicides diaquat and dichlobenil on amphibians // Environ. Pollut., 1977. V. 12. P. 43–50.
Cooke A.S. The deposition and fate of spawn clumps of the common frog *Rana temporaria* at a site in Cambrigeshire, 1971-1983 // Biol. Conserv., 1985. V. 32, № 2. P. 165–187.
Cooke A.S., Arnold H.R. National changes in status of the commoner British amphibians and reptiles before 1974 // Brit. J. Herpetol., 1982. V. 6, №. 6. P. 206–207.
Cooke A.S., Frazer J.F.D. Characteristics of newt breeding sites // J. Zool., 1976. V. 178. P. 223–236.
Crowson R.A. The natural classification of the families of Coleoptera // London, 1955.
Crump M. Ontogenetic changes in vulnerability to predation in tadpoles of *Hyla pseudopuma* // Herpetologica, 1984a. V. 40, № 3. P. 265–271.
Crump M. Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura, Hylidae) // Copeia, 1984б. № 2. P. 302–308.
Crump M. Egg size variability: consequences to tadpoles // 1st World Congr. Herpetol., Abstr. Canterbury, 1989a.
Crump M. Life history consequences of feeding versus non-feeding toad larva // Oecologia, 1989б. V. 78, № 4. P. 486–489.
Cummins C.P. Individual growth, survival and breeding site-fidelity in a cohort of common frog (*Rana temporaria* L.) // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury. Abstr. Canterbury, 1989a.
Cummins C.P. Assymmetry in the influence of egg size on length of larval period and size at metamorphosis in *Rana temporaria* // 1st World Congr. Herpetol. Abstr. Canterbury, 1989б.
Cunnigham M., Moritz K., McDonald K. Substitutions, transitions and translocations: a survey of genetic variation for the active management of declining frog populations // Second World Congr. of Herpetology. Adelaide, 1994. P. 65.

Debauche H.R. The structural analysis of animal communities in the soil // Progress in soil zoology / Ed. P.W. Murphy. L.: Butterworths, 1962. P. 1–25.
Dolmen D. Hazards to Norwegian amphibians // Proc. 4th Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur Herpetol. Nijmegen, 1987. P. 119–122.
Duellman W.E., Trueb L. Biology of amphibians. N.Y.: McGrow-Hill, 1986. 670 p.
Fejedo M. Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female naterjack toads (*Bufo calamita*) // J. Zool. 1992. V.228, № 4. P. 545–555.
Feldmann R. Herpetologische bevertungekriterien fur denkleingewasser schutz // Salamandra, 1978. V. 14, № 4. S. 172–177.
Flindt R. Untersuchungen zum Auftretein von misgeildeten wechselkroten (*Bufo viridis*) in einen Steinbruch in Vathingen Roswag // Jahresh. Ges. Naturk. Wurttemberg, 1985. № 140. S. 213–233.
Frazer J.F.D. Newts in the New Forest // Brit. J. Herpetol., 1978. V. 5, № 10. P. 695–699.
Fry P.E. Temperature compensations // Ann. Rev. Physiol., 1958. V. 20. P. 207–244.
Gendron A., Hontela A., Bishop C.A., Fortin R. Multilevel detection of toxic sterss in the mudpuppy: an ecotoxicological approach // Second World Congr. of Herpetology. Adelaide, 1994. P. 96–97.
Giacoma C., Castellano S., Marzona E., Colombo L. Sexual selection in *Rana temporaria*: Seasonal variation in male mating success // Second World Congress of Herpetology. Adelaide, 1994. P. 97.
Gosner K.L., Black J.H. The efffects of acidity on the development and hatching of New Jersey frogs // Ecology, 1957. V. 38, №. 2. P. 256–262.
Griffith R.A. Seasonal behaviour and intrahabitat movements in an urban population of a Smooth newts, *Triturus vulgaris* (Amphibia: Salamandridae) // J. Zool., 1984. V. 5, № 2. P. 241–251.
Griffith R.A. The effects of acidity on newt eggs and larvae // Okologie und Stammesgeschiehte der Schwanzlurche: Symp. anlasslich 50 Todestages von Dr. Willy Wolterstorff, Zusammenfassungen. Magdeburg, 1993. S. 11–12.
Gulve P.S. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog *Rana lessonae* // Ecology, 1994. V. 75, № 5. P. 1357–1367.
Harshbarger J.C., Rose F. Histhology of skin, connective tissue, pigment cell and liver neoplasms from a sewage lagoon // Herpetopathologia, 1989. V. 1, № 1. P. 19–27.
Hayward G.F., Phillipson J. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems // Ecology of Small mamals. London, et al.: Halsted P., 1979. P. 135–211.
Hazelwood E. Frog pond contaminated // Brit. J. Herpetol, 1970. V. 4, № 3. P. 177–184.
Henderson C.C. Jr. Reproductive potential of *Microhyla olivacea* // Texas J. Sci., 1961. № 13. P. 355–356.
Hensley F.R. Ontogenetic loss of phenotypic plasticity of age at metamorphosis in tadpoles // Ecology, 1993. V. 74, № 8. P. 2405–2412.
Herreid C.F., Kinney S.T. Survival of Alaskan woodfrog (*Rana sylvatica*) larvae // Ecology, 1966. V. 47, № 6. P. 1039–1041.
Herreid C.F., Kinney S.T. Temperature and development of the wood frog *Rana sylvatica* in Alaska // Ecology, 1967. V. 48, № 4. P. 579–590.
Hickey J.J. Death and reproductive rate in relation to flack culling and selection // New Zealand J. Agric. Res., 1960. V. 3. P. 332–344.

Hildmann C., Kronshage A. Verbeitung und Siedlungsdichte von *Rana temporaria* in Schwelm // Jahrb. Feldherpetol., 1988. Bd 2. S. 89–107.
Honegger R.E. Threatened amphibians and reptilies in Europe // Collect. sauvegarde nature: Cons.Eur. nature and Environ. Ser., 1978. № 15. P. 1–123.
Ilosvay G. Effect of urbanization on the herpetofauna of a settlement at the Tisza (Szeged) // Tiscia, 1977. V. 12. P. 123–130.
Ishchenco V.G. Life span and growth in populations of the common frog, *Rana temoraria* L. // 7th. Ord Gen. Meet. Eur. Herpetol. Barcelona, 1993. P. 81.
Jacobs J. Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities // Unifying concepts in ecology / Ed. van Dobben W.H. et al. The Wageningen: Hague and Centre for agricultural publishing and documentation, 1975. P. 187–207.
Jorgensen C.B. Factors controlling the ovarian cycle in a temperate zone Anuran, the toad *Bufo bufo*: food uptake, nutritional state and gonadotropin // J. Exp. Zool., 1982. V. 224, №. 3. P. 437–443.
Kaplan R.H. The implications of ovum size variability for offsping fitness and clutch size within several populations, of salamanders (*Ambystoma*) // Evolution, 1980a. V. 34, P. 51–64.
Kaplan R.H. Ontogenetic energetics in Ambystoma // Physiol. Zool., 1980b. V. 53, № 1. P. 43–56.
Kaplan R.H. Maternal influences on offspring development in the California newt, *Taricha torosa* // Copeia, 1985. №. 4. P. 1028–1039.
Kaplan R.H. Amphibian life histories: a model for the study of the evolution of developmental plasticity and maternal effects // Second World Congr. of Herpetology. Adelaide, South Australia. Adelaide, 1994. P. 137–138.
Kaplan R.H., Cooper W.S. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the «adaptive coin-flipping» principle // Amer. Natur., 1984. V. 123, № 3. P. 394–410.
King P.W. Amphibia and Reptilia in the London Area // London. Natur. 1979. № 68. P. 69–70.
Kneitz S. An eight-year study of the population dynamics of seven coexisting amphibian species south of Bonn, Germany // Progr. and Abstr. 8th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. Soc. Eur. Herpetol. Bonn, 1995. P. 72–73.
Köhler G. Жber den Einfluss von Luftverunreinigungen auf Ekosysteme. VI. Untersuchungen zur Einwirkung von Industriebestaub auf Fedelheuschrecken (Orthoptera: Acrididae) // Wiss.Z. Univ. Jena. Naturwiss. R., 1984. Jg. 33, H. 3. S. 321–327.
Krawczyk A. Wrazliwość mszyc na dwutlenek siarki, Cz. I. Wplyw SO_2 na plodnosanszyc *Macrosiphoniella oblonga* (Mordv.) i *Macrosiphoniella artemisiae* (B. De F.) (Homoptera: Aphididae) // Pr. nauk USl. Katowicach: Acta biol., 1985. V. 17. S. 103–113.
Langenbuch R. BeitrKge zur Kenntnis der Biologie von *Agriotes lineatus* und *Agriotes obscurus L.* // Z. angew. Entomol., 1932, Bd 19, № 1, S. 286–300.
Lardner B. Larval ecology of *Rana arvalis*: an allopatric island population compared with a sympatric mainland population // Amphibia-Reptilia, 1995. V. 16, № 2. P. 101–111.
Licht L.E. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects // Ecology, 1967. V. 48, № 5. P. 736–745.
Licht L.E. Survival of embryos tadpoles and adult of the frogs *Rana aurora aurora* and *Rana prettiosa prettiosa* sympatric in southwestern British Columbia // Can. J. Zool., 1974. V. 52, № 5. P. 613–627.

Linnenbach M., Gebhart H. Untersuchungen zu den Auswirkungen der Gewasserversauerung auf die Ei und Larvalstadien von *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Anura; Ranidae) // Salamandra, 1987. Bd 23, № 2–3. S. 153–158.
Loman J. Metamorphosis strategy in tadpoles *Rana temporaria*) from different ponds – microevolutionary effects // Second World Congr. of Herpetology. Adelaide, 1994. P. 157.
MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. N.Y.: Princeton Univ. Pres., 1967. 203 p.
Mathias J.H. A survey of amphibians in Leicestershire gardens // Transactions of the Leicestershire Literary and Philos. Soc., 1975. V. 6, № 11. P. 61–62.
May R.M. The structure of food webs // Nature, 1983. V. 301, № 5901. P. 566–568.
McCoid M.J., Fritts T.H. Growth and fatbody cycles in feral populations of the african clawded frog, *Xenopus laevis* (Pipidae), in California with comments on reproduction // Southwest. Natur., 1989. V. 34, № 4. P. 499–505.
Mizgireuv I.V., Flax N.L., Borkin L.J., Khudoley V.V. Dysplastic lesions and abnormalities in amphibians assotiated with environmental conditions // Neoplasma, 1984. V. 31, № 2. P. 175–181.
Morin D.J., Johnson E.A. Experimental studies of asymmetric competition among anurans // Oikos, 1988. V. 53, № 3. P. 398–407.
Moriwaki T. The inheritance of the dorsal-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1 (zool.), 1952. V. 14/ Art. 1–19. P. 159–164/
Moyle P.B. Effects of introduced Bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of San joaquin Valley, California // Copeia, 1973. № 1. P. 18–22.
Okawa H. Hachu ryoseiruigaku zasshi // Jap. J. Herpetol., 1994. V. 15, № 4. P. 147–148.
Oplinger C.S. Sex ratio, reproductive cycles, and time of ovulation in *Hyla crucifer* Wied // Herpetologica, 1966. V. 22, № 4. P. 276–283.
Orser P.N., Shure D.J. Effects of urbanization on the salamander *Desmognathus fuscus fuscus* // Ecology, 1972. V. 53, № 6. P. 1148–1154.
Osborn O., Cooke A.S., Freestone S. Histology of a teratogenic effect of DDT on *Rana temporaria* tadpoles // Environ. Pollut., 1981. Ser. A. V. 25. P. 305–319.
Pawlowska-Indyk A. Effect of temperature on the embryonic development of *Bombina variegata* L. // Zoologica polonae, 1980. V. 27, № 3. P. 397–408.
Pianka E.R. On «r» and «k» selection // Amer. Natur., 1970. № 104. P. 592–597.
Porter K.R. Herpetology. Philadelphia–London–Toronto, 1972. 524 p.
Pramoda S., Saidapur S.K. Effect of cadmium chloride on the ovary of the frog *Rana tigrina* // Curr. Sci. (India), 1986. V. 55. P. 206–208.
Preest M.R. Feeding perfomance of acid-exposed larval salamanders: mechanism of growth rate reduction // Amer. Zool., 1992. V. 32, № 5. P. 43.
Rahmel U., Eikhorst R. Untersuchungen an der Laichplatzen von Moorfrocsch (*Rana arvalis*) und Grasfrosch (*Rana temporaria*) auf den Nordfriesischen Geestinselnn Amrum, Fohr und Sylt // Jahrb. Feldherpetol. Bd 2. Duisburg-Rheinhansen, 1988. S. 47–65.
Richards C.M. The control of tadpole growth by alga-like cells // Physiol. Zool., 1962. V. 31. P. 138–151.
Richards S.J., McDonald K.R., Alford R.A. Declines in populations of Australia's endemic tropical rainforest frogs // Second World Congr. of Herpetology. Adelaide, 1994. P. 215–216.

Robertson J.G.M. Predation by a carabid beetle on Australian frogs // Herpetol. Rev., 1989. V. 20, № 1. P. 7–8.
Rose F.L., Harshbarger J.C. Neoplasmic and possibly related skin lesions in neothenic Tiger salamanders from a sewage lagoon // Science, 1977. V. 196, № 4287. P. 315–317.
Rowe L., Repasky R.R., Palmer A.R. Size-dependent asymmetry: Fluctuating asymmetry versus antisymmetry and its relevance to condition-dependent signaling // Evolution (USA), 1997. V. 51, № 5. P. 1401–1408.
Saidapur S.K., Prasadmurthv Y.S. Effects of feeding and starvation on follicular development (ovarian cycle) in the frog *Rana cyanophlyctis* (Schn.) // Indian J. Exp. Biol., 1988. V. 26, № 7. P. 520–524.
Schlue W.R. Sensory neurons leech central nervous system: changes in potassium conductance and exiation treshold // J. Neurophysiol., 1976. V. 39, № 6. P. 1184–1192.
Schlumpf M. Hormonaktive Umweltchemikalien: Ihre Rolle beim Artenverlust der Fauna Lichtensteiger Walter // Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zurich., 1996. V. 141, № 4. P. 161–171.
Schmid T.D. Survival of frogs in low temperature // Science, 1982. V. 215, № 4533. P. 697–698.
Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // Ecology, 1988. V. 69, № 1. P. 184–192.
Simberloff D. What a species needs to survive // Nature Conserv. News., 1983. V. 33, № 6. P 18–22.
Simms C. Indications of the decline of breeding amphibians at an isolated pond in marginal land 1954–1967 // Brit. J. Herpetol., 1969. V. 4, № 4. P. 93–96.
Sinsch U., Sommersberg W., Neumann D. Die amphibien der sudlichen Drever Heide im Kreis Duren // Decheniana, 1980. V. 133. P. 144–148.
Smith D.C. Factors affecting tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan // Ecology, 1983. V. 64, № 3. S. 501–510.
Smith D.C. Adult requitments in chorus frogs: effects of size and dose at metamorphosis // Ibid, 1987. V. 68, № 2. P. 344–350.
Smith D.C., Fretwell S.D. The optimal balance between size and number of offspring // Amer. Natur., 1974. V. 108. P. 499–506.
Smith-Gzill S.J., Berven K.A. Predicting amphibian metamorphosis // Amer. Natur., 1979. V. 113. P. 563–585.
Steinmetzger K., Tietze F. Verteilungsmuster und PhKnologie von Staphylinidae (Coleoptera–Insecta) in einem Transekt unterschiedlich imissionsbelasteter Kiefernforste der Dübener Heide // Hercynia, 1980. N. F. Bd 17, H. 4. S. 436–454.
Straalen N.M.van, Wensen J.van. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body size and trophic level // Environ. Pollut., 1986. V. 42. P. 209–221.
Swaddle J.P., Witter M.S. On the ontogeny of developmental stability in a stabilized trait // Proc. Roy. Soc. London. B., 1997. V. 264, № 1380. P. 329–334.
Takahashi H., Iwasawa H. Clutch size and egg size variations in salamanders: traits of the variations in some levels of biological organization // Curr. Herpe-tol.East Asia: Proc. 2nd Jap.-China Herpetol. Symp. Kyoto, 1989. P. 282–291.
Tarnawski D. Sprezykowate (Coleoptera, Elateridae). 1. Agrypninae, Negastriinae, Dimiinae i Athoinae. Fauna Polski. 21. Warszawa, 2000. 401 p.

Taylor D.H., Steele C.W., Strickler-Shaw S. Responces of green frog (*Rana clamitans*) tadpoles to lead-polluted water // Environ. Toxicol. and Chem., 1990. V. 9, № 1. P. 87–93.
Travis J. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific completion // Ecology, 1984. V. 65, № 4. P. 1155–1160.
Tyler M.J. Australian frogs. Penguin Books Australia Ltd., 1989. P. 163–187.
Van Gelder J.J., Grooten P.H. The use of small landscape elements by newts // Proc. Sixth Ord. Meet. Eur. Herpetol. Budapest, 1991. Budapest, 1992. P. 177–181.
Vershinin V.L. Experience in restoration of *Rana arvalis* Nilss. local population on the territory of Ekaterinburg by means re-introduction) // Biodiversiry and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Intern. conf. Novosibirsk, 2000. V. 1, pt. 1/2. P. 126–127.
Vershinin V.L. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union, 2002. Vol. 7. P. 1–161.
Viegas A.M., Rei M.A., Vasconcolos S. et al. Lipids and their relationship with the reproductive cycles in two species of *Rana* // 7-th Ord. Gen. Meet.Soc. Eur.Herpetol. Barcelona, Spain: Progr. and Absr. Barcelona, 1993. P. 130.
Wassersug R.J. Ecological versus endocrinological factors influencing amphibian metamorphosis // Second World Congr. of Herpetology. Adelaide, 1994. P. 267–268.
Wassersug R.J., Seibert E.A. Behavioral responces of amphibia larvae to variation in dissolved oxygen // Copeia, 1975. № 1. P. 86–103.
Werner E.E. Amphibian metamorphosis growth rate, predation risk, and optimal size at transformation // Amer. Natur., 1986. V. 128, № 3. P. 319–341.
Wilbur H.M. Propagule size, number and dispersion pattern in *Ambistoma* and *Asclepias* // Amer. Natur., 1977a. V. 111. P. 43–68.
Wilbur H.M. Interaction of food level and population density in *Rana sylvatica* // Ecology, 1977б. V. 58, № 1. P. 206–209.
Wilbur H.M. Complex life cycles // Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980. V. 11. P. 67–93.
Wilbur H.M., Collins J.P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis // Science, 1973. V. 182. P. 1305–1314.
Williamson I., Bull C.M. The significance of egg size variation in a population of the frog *Ranidella signifera* // 1st World Congr. Herpetology. Abstr. Canterbury, 1989a.
Williamson I., Bull C.M. Life history variation in a population of the Australian frog *Ranidella signifera*: Egg size and early development // Copeia, 1989б. № 2. P. 349–356.
Yoon J.S., Bullion P., Nobl R.D. Mutagenic effects of sulfur dioxide in animals and plants // 3rd Int. Conf. Environ, Mutagens: Tokyo, Michima, Kyoto, sept. 21–27. Tokyo, 1981. Vol. 1. P. 79.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. Ландшафтная типизация изучаемых территорий и объекты исследования 5

Глава 2. Видовой состав и специфика пространственного распределения наземных животных на атропогенно преобразованных территориях 15

2.1. Видовое богатство и видовое разнообразие жуков-щелкунов (сем. Elateridae) 16

2.2. Динамическая плотность личинок щелкунов 23

2.3. Пространственная структура Elateridae 27

2.4. Видовой состав, численность и распределение амфибий на урбанизированных территориях 34

2.5. Видовой состав, численность, территориальное распределение мелких млекопитающих в антропогенных ландшафтах 48

Глава 3. Структурно-функциональные особенности видовых сообществ в условиях антропогенных воздействий 57

3.1. Адаптивные изменения физиологических показателей амфибий в условиях урбанизации 57

3.1.1. Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий 58

3.1.2. Потребление кислорода амфибиями в условиях урбанизации и загрязнения городской среды 60

3.1.3. Особенности функционального состояния возбудимых тканей остромордой лягушки в условиях урбанизации 62

3.1.4. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек 67

3.2. Морфофизиологические особенности сеголеток бурых лягушек на городских территориях 71

3.3. Основные морфометрические признаки амфибий и их изменчивость 76

Глава 4. Особенности генетической структуры (на примере городских популяций амфибий) 84

Глава 5. Демографические особенности популяций 89
5.1. Возрастная структура популяций щелкунов 89
5.2. Соотношение полов и изменение репродуктивного потенциала Elateridae 90
5.3. Соотношение полов, продолжительность жизни амфибий и степень урбанизации 93
5.4. Плодовитость амфибий и изменчивость размеров яиц 96
5.5. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический периоды при разном уровне антропогенного воздействия 119
5.6. Демография и репродуктивные особенности мелких млекопитающих 129

Глава 6. Специфика процессов морфогенеза в условиях антропогенного воздействия (на примере *R. arvalis*) 133

Глава 7. Специфика трофической структуры 138
7.1. Трофическая структура сообществ Elateridae в антропогенных ландшафтах 138
7.2. Динамика трофических связей сеголеток бурых лягушек (*R. arvalis, R. temporaria*) в начальный период их наземной жизни 141
7.3. Трофоэнергетическая зависимость динамики численности и структуры населения мелких млекопитающих 144

Глава 8. Инадаптивные процессы в антропоценозах и вопросы экологического мониторинга 146

Список литературы 158

Научное издание

Вершинин Владимир Леонидович
Середюк Светлана Дмитриевна
Черноусова Нина Федоровна
Толкачев Олег Владимирович
Силс Евгения Андрисовна

ПУТИ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА НАЗЕМНОЙ ФАУНЫ К УСЛОВИЯМ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН

Редактор *К.И. Ушакова*
Технический редактор *Е.М. Бородулина*
Корректор *В.А. Гукаленко*
Компьютерная верстка *Г. П. Чащиной*

ЛР № 020764 от 24.04.98 г.
Изд. лиц. ИД № 04401 от 26.03.01.
НИСО УрО РАН № 41(06)-219. Сдано в набор 03.07.06.
Подписано в печать 20.10.06. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$.
Бумага *Гознак Сору*. Гарнитура *PetersburgC*.
Усл. печ. л. 11,5. Уч.-изд. л. 12,5. Тираж 150.
Оригинал-макет изготовлен в РИО УрО РАН,
620219, Екатеринбург, ГСП-19, ул. Первомайская, 91.

Банк культурной информации
620026, Екатеринбург, ул. Р.Люксембург, 56.
Тел/факс.: (343) 251-65-26