

УДК 591: 597.6

## АДАПТИВНЫЕ И МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ АМФИБИЙ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
ул. 8 Марта 202, Екатеринбург, 620144 РФ  
E-mail: wow@ipae.uran.ru

**Адаптивные и микроэволюционные процессы в популяциях амфибий урбанизированных территорий.** Вершинин В. Л. — В ходе многолетних комплексных популяционных исследований амфибий проведен сравнительный анализ адаптивной стратегии 4 видов амфибий рода *Rana* на разных уровнях структурной организации: видовых сообществ, популяций, особей, тканевом. Установлены межвидовые различия в адаптивной стратегии. Выявлены показатели, отражающие генетико-топографическую дистанционность популяций и качество среды, показаны различия в канализации морфогенеза скелетных структур бесхвостых амфибий в градиенте антропогенной трансформации среды. Получены сведения об интенсивности кожного транспорта и особенностях гемопоэза амфибий, которые могут использоваться для оценки их адаптивного потенциала.

Ключевые слова: амфибии, адаптация, популяционная экология, морфогенез, урбанизация.

**Adaptive and Microevolution Processes in Amphibian Populations of Urbanized Territories.** Vershinin V. L. — During long-term investigation of amphibian populations was made comparative analysis of adaptive strategy in four species of genus *Rana*. Studying were conducted on different levels of hierarchy: communities, populations, specimens and tissues. It was discovered inter-species differences in adaptive strategy and founded characters reflecting genetic-topographic distances between populations and environmental quality. It was shown some ways of morphogenetic canalization of Anura skeleton in gradient of urbanization. Were founded new data on intensity of skin transport and haemopoiesis specifics that can be used for adaptive potential evaluation of species.

Key words: amphibian, adaptation, population ecology, morphogenesis, urbanization.

### Введение

Комплекс специфических черт популяций антропогенно преобразованных территорий складывается из следствий физиологических адаптивных реакций индивидов, иной динамики численности, ведущей к изменениям генетической структуры популяций (адаптивным в случаях селективного выживания фенотипов и негативным при инбридинговой депрессии, способствующей повышению гомозиготности популяций), особенностей онтогенеза, реализующегося в необычных условиях, изменения биоценотической роли группы в антропогенных экосистемах.

Физиологические адаптации — первая реакция индивидов популяции на динамичные изменения среды, которая, несмотря на существенную энергоёмкость (Шварц, 1980; Шмальгаузен, 1983), является первым этапом адаптивных процессов, с помощью которых поддерживаются существование и целостность популяционных систем в этих условиях.

Селективная смертность, высокая физиологическая согласованность процессов онтогенеза (Северцова, 2002), клеточной пролиферации (Вершинин, Камкина, 2001), также как и особенности репродуктивной стратегии и стратегии использования пищевых ресурсов, играют решающую роль в успешном выживании и воспроизводстве популяций при антропогенных трансформациях среды.

Адаптивный потенциал каждого конкретного вида во многом зависит от определяемых нормой реакции пределов лабильности онтогенеза с одной стороны и его скоординированности с другой, наследственно обусловленными особенностями физиологии, спецификой структуры полиморфизма видов и популяций. Индивидуальная аккомодация и пределы ее изменчивости являются основой адаптации особей в популяции, обитающей в условиях дестабилизированной среды.

Адаптация на уровне генетической структуры популяции позволяет решать проблему приспособления к новым условиям среды менее энергоёмким путем — благодаря простому изменению частот различных генотипов.

Адаптация на уровне видовых сообществ, возникающих на антропогенно преобразованных территориях взамен естественных и обладающих упрощенной структурой, выражается в поддержании устойчивости благодаря высокой скорости обмена веществом и энергией за счет изменения и укорочения трофических связей и интенсификации обменных процессов. Происходит автономизация пространственных группировок, сопровождающаяся существенным ростом популяционной эффективности на фоне снижения индивидуальной.

Анализ фенооблика популяций модифицированных территорий и размаха морфологической изменчивости позволяет заключить, что существует определенное сходство процессов синурбанизации и доместикиции, выражающееся в смене направления отбора и выпадении ряда факторов естественной смертности (Vershinin, 2002). В популяциях ряда видов наземных животных на урбанизированных территориях отмечается наличие определенных сдвигов в норме реакции.

Внутривидовое разнообразие, выражающееся в популяционном полиморфизме, — важное условие повышения толерантности популяций в условиях антропогенной дестабилизации среды. Задача нашего исследования на примере представителей рода *Rana* изучить условия и параметры, определяющие адаптивный потенциал популяций в условиях антропогенной трансформации среды, а также основные закономерности механизмов адаптациогенеза к новым условиям среды.

### Материал и методы

Проведен анализ ряда элементов жизненной стратегии 4 видов рода *Rana*: *R. ridibunda* Pallas, 1771, *R. temporaria* Linnaeus, 1758, *R. arvalis* Nilsson., 1842 и *R. amurensis* Boulenger, 1886 на разных уровнях структурной организации: видовых сообществ, популяций. Проведены исследования в области онтогенеза, морфологической изменчивости, трофологии, экологической физиологии, экологической генетики популяций, специфики структуры фауны наземных животных естественных и антропогенных ландшафтов, межвидовых отношений автохтонных видов и элементов адвентивной фауны. Остромордая лягушка — обладающий широкой нормой реакции, эвритопный и высокопластичный вид-убиквист. Травяная лягушка — вид более ограниченный в своем биотопическом распространении и находящейся на Урале у восточного предела своего распространения. Сибирская лягушка относится к дальневосточному комплексу бурых лягушек и находится на западном пределе распространения. Вероятно, *R. amurensis* сравнительно недавно проникла на территорию Свердловской области (Топоркова, 1973), где численность ее невысока, а биология не изучена. Озерная лягушка — на восточном склоне Среднего Урала — вид-вселенец. *R. ridibunda* появилась здесь около 40 лет назад, в районах термальных аномалий. Выборки сеголеток были сделаны из популяций, населяющих территории городской агломерации г. Екатеринбурга. В пределах крупного промышленного города, в зависимости от уровня антропогенного воздействия, мы выделяем четыре зоны (Вершинин, 1980 а, 1997; Vershinin, 2002), к которым приурочены места обитания земноводных, типизированные в соответствии с градиентом урбанизации и загрязнения (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, К — загородная популяция в 23 км от г. Екатеринбурга).

### Результаты и обсуждение

Распределение амфибий по городским территориям мозаично и неравномерно, поскольку под действием урбанизации происходит инсуляризация популяций на мелкие изоляты. Малые водоемы, служащие местами размножения и обитания земноводных, в большинстве случаев техногенного происхождения и колонизированы амфибиями из естественных, к настоящему времени уже исчезнувших местообитаний. Полностью исчезает с городских и пригородных территорий типично лесной вид — серая жаба (*Bufo bufo*). Этот вид оказывается наиболее уязвимым на урбанизированных и пригородных территориях (Вершинин, Топоркова, 1981; Kneitz, 1995). За 30-летний период наблюдений из 27 местообитаний амфибий в городской черте и пригороде (г. Екатеринбург) 13 уничтожены в ходе хозяйственной деятельности. Численность популяций аборигенных видов, населяющих зону многоэтажной застройки, повсеместно сократилась. При этом отмечаемые в структуре сообществ амфибий изменения произошли без смены доминантных видов (рис. 1). Отмечается снижение плотности видов, чувствительных к процессам урбанизации (рис. 2, 3). Наблюдаемые изменения представляют собой естественную реакцию сообществ на преобразование ландшафта. Новые экосистемы наиболее соответствуют сформировавшейся на урбанизированных территориях среде.

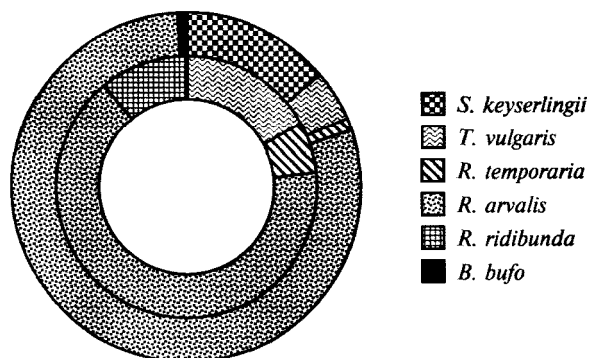


Рис. 1. Структура сообществ амфибий на лесной и урбанизированной территории (внешнее кольцо — лесное сообщество, внутреннее — урбанизированная территория).

Fig. 1. Amphibian community structure on urbanized and forest territory (external ring — forest community, internal — urbanized territory).

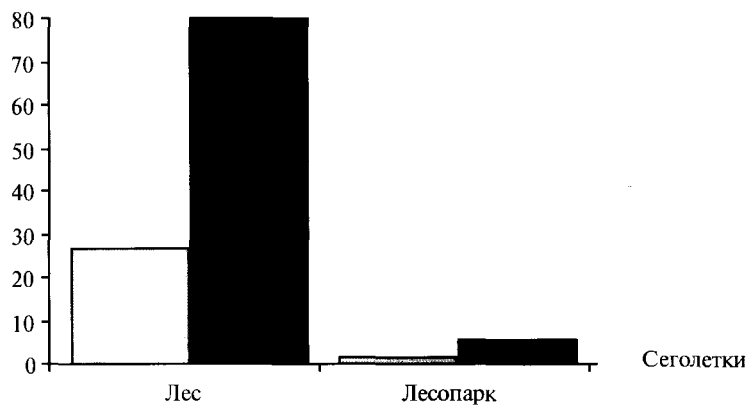


Рис. 2. Плотность *S. keyserlingii* на городской и загородной территории (ос./га).

Fig. 2. *S. keyserlingii* density on urbanized and forest territory (specimens/ha).

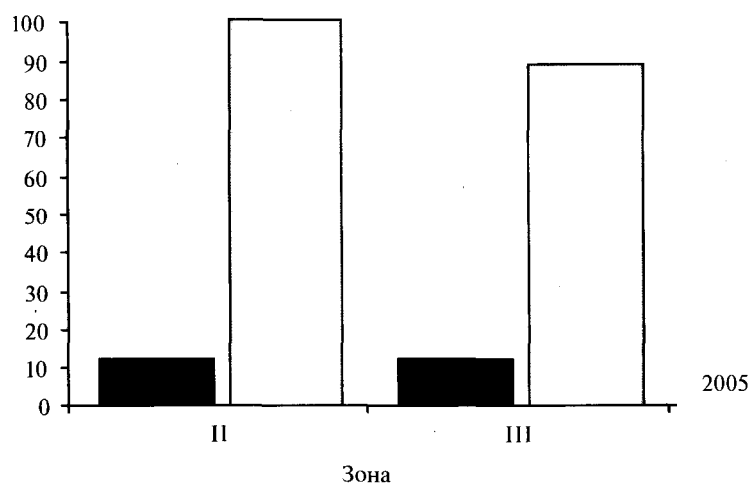


Рис. 3. Плотность *R. temporaria* на городской и загородной территории (ос./га).

Fig. 3. *R. temporaria* density on urbanized and forest territory (specimens/ha).

Территориальное распределение таких 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 (рис. 4). Такие местообитания представляют собой локальные изолированные «ячейки» с относительно небольшой по площади наземной частью. Характерной особенностью этих «ячеек» являются изоляция и направленность потоков вещества (в большей степени внутрь, чем вовне).

Эффект урбанизации выражается не только в сокращении площади местообитаний и снижении численности, но и в серьезном изменении структуры сообществ, обусловленном различиями в экологической специализации, норме реакции видов, их толерантности к быстрому изменению среды обитания.

Обнаружены различия в демографической структуре репродуктивной части популяций остромордой и травяной лягушек на урбанизированной территории. У *R. temporaria* в популяции зоны многоэтажной застройки отмечено явление акселерации (Вершинин, Волегова, 1993) — преобладание особей с ранним созреванием и достижением половозрелости (рис. 5, 6) при низкой продолжитель-

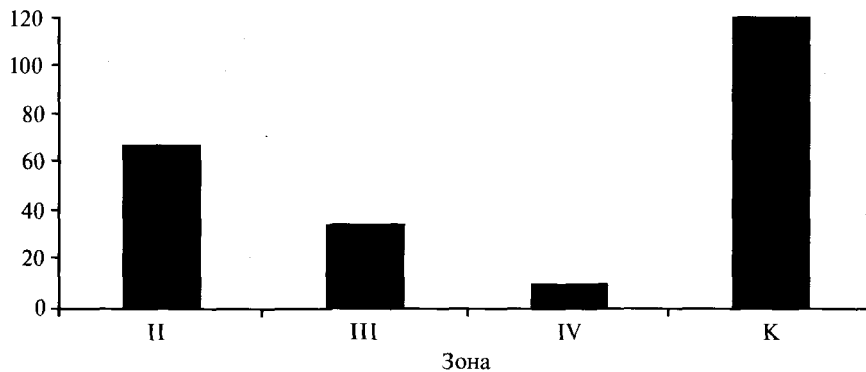


Рис. 4. Плотность *R. arvalis* на городской и загородной территории (ос./га).

Fig. 4. *R. arvalis* density on urbanized and forest territory (specimens/ha).

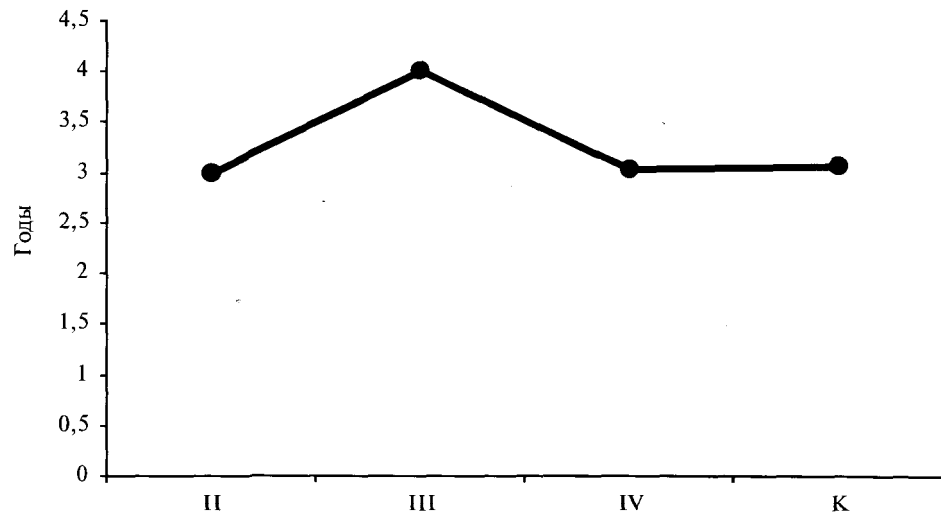
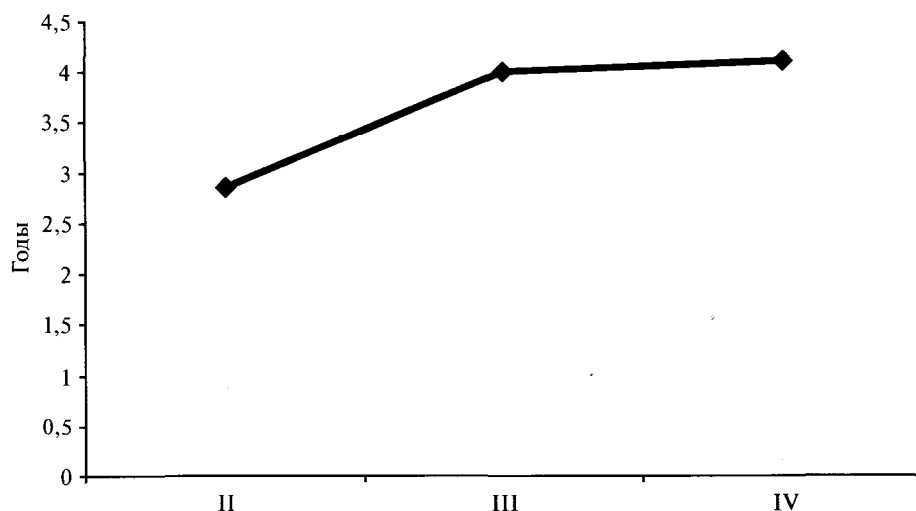


Рис. 5. Средний возраст половозрелых *R. arvalis* на урбанизированной территории.

Fig. 5. Average age of mature *R. arvalis* on urbanized territory.

Рис. 6. Средний возраст половозрелых *R. temporaria* на урбанизированной территории.Fig. 6. Average age of mature *R. temporaria* on urbanized territory.

ности жизни (2–3 года у самок и 2–4 года у самцов против 3–6 у самок и — 2–6 у самцов в лесопарковой зоне) и отсутствии различий в плодовитости (табл. 1). Это позволяет нам говорить о снижении относительной плодовитости с ростом урбанизации в популяции травяной лягушки. 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).

Значимых изменений в возрасте репродуктивного ядра популяций *R. arvalis* на урбанизированных территориях не происходит (рис. 7, 8).

Многофакторный дисперсионный анализ данных показал, что диаметр яйца остромордой лягушки за 1990–1995 гг. достоверно зависит от двух параметров — степени урбанизации (рис. 9) и стадии развития. Поскольку диаметр яйца по мере развития увеличивается, то необходимо рассчитывать зависимость диаметра от сочетания этих двух факторов. Значимость различий оказалась очень высокой для данных за все годы (1990, 1991, 1993, 1994, 1995) —  $p < 0,0001$  при изменении  $F$  от 15,278 до 334,146. Отмеченное снижение среднего количества икринок в комке в популяциях остромордой лягушки зоны многоэтажной застройки (табл. 1) может быть связано с небольшими размерами самок в этой зоне при отсутствии значимых возрастных отличий.

Таблица 1. Плодовитость в городских популяциях бурых лягушек (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, К — загородная популяция в 23 км от г. Екатеринбурга).

Table 1. Fecundity in the brown frog populations of the city

	II	III	IV	К
<b>Остромордая лягушка</b>				
Количество яиц	940,7 ± 10,7	1006,8 ± 17,7	1079,8 ± 10,8	1113,6 ± 15,1
Lim	100–2222	450–2000	100–3000	200–3000
N	816	297	801	408
<b>Травяная лягушка</b>				
Количество яиц	1326,2 ± 49,9	1277,5 ± 30,5		
Lim	490–2500	140–4000		
N	90	241		

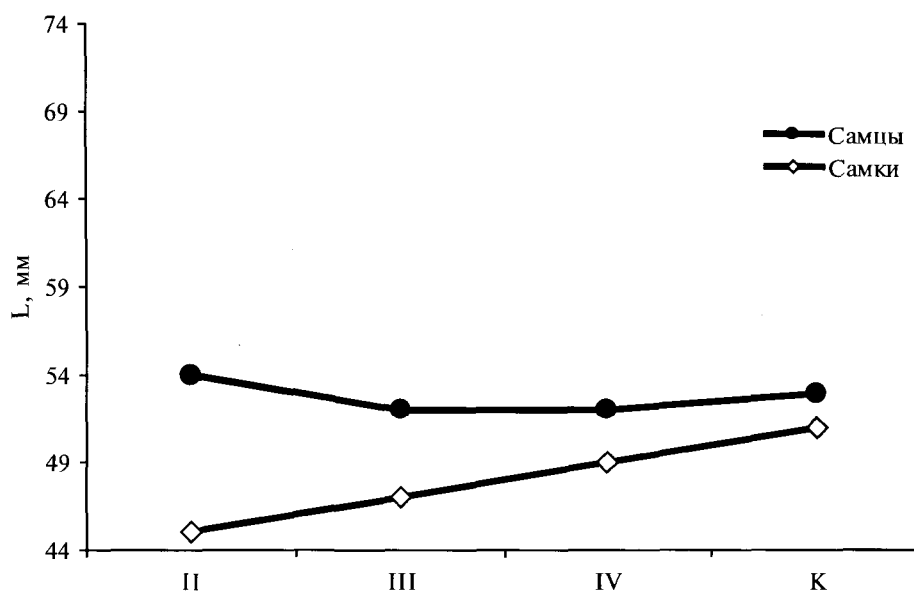


Рис. 7. Средняя длина тела половозрелых *R. arvalis* на урбанизированной территории.  
 Fig. 7. Average body length of mature *R. arvalis* on urbanized territory.

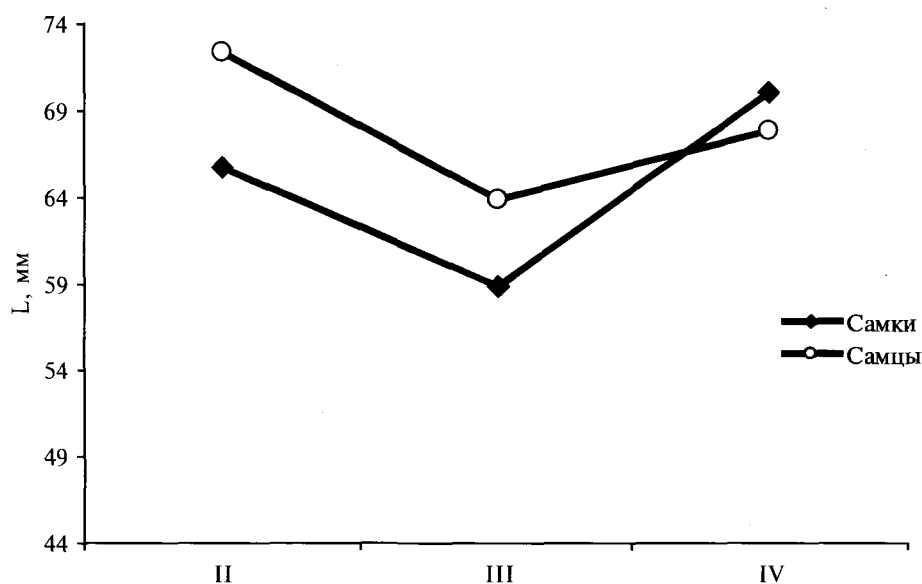


Рис. 8. Средняя длина тела половозрелых *R. temporaria* на урбанизированной территории.  
 Fig. 8. Average body length of mature *R. temporaria* on urbanized territory.

Успешное воспроизводство при сокращении среднего количества 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 воспроизводстве остромордой лягушки 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 продолжитель-

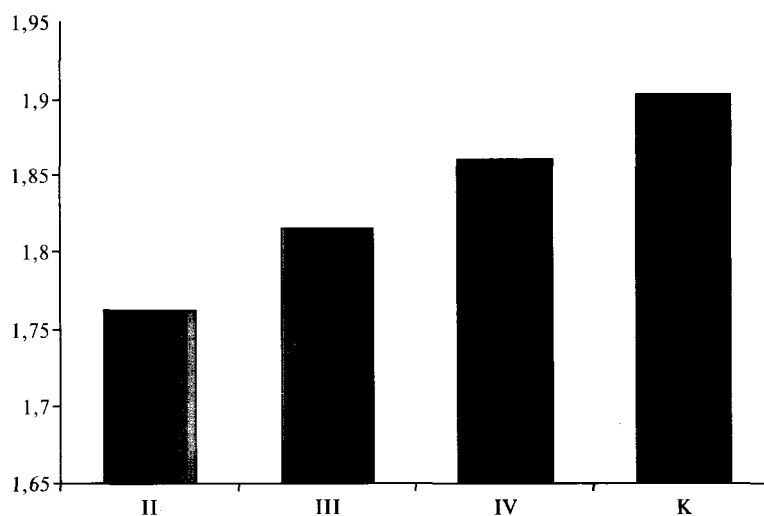


Рис. 9. Диаметр яйца *R. arvalis* (мм) в зависимости от степени урбанизации.

Fig. 9. Egg diameter of *R. arvalis* (mm) in dependence with urbanization degree.

ностью 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.

Репродуктивный успех озерной лягушки во многом обусловлен высокой толерантностью данного вида к промышленному загрязнению, а также тем, что икра откладывается порциями по мере созревания в яичниках в течение всего активного периода жизни, что, безусловно, повышает вероятность выживания потомства и снижает внутривидовую конкуренцию на личиночной стадии.

В силу имеющихся биологических различий, заложенных в норму реакции, виды по-разному реагируют на антропогенные модификации среды. Так, максимальная выживаемость (в процентах от отложенной икры) в период метаморфоза (53-я стадия) на городской территории снижается в ряду *R. ridibunda* — *R. arvalis* — *R. temporaria*. Показана высокая толерантность эмбрионов *R. arvalis* из популяций зоны II, проявляющаяся в значительном ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 152,19$ ) увеличении эмбриональной выживаемости — 96,7–93,6% в лабораторных условиях в сравнении с загородной популяцией (78,8–32,4%), что, по нашему мнению, свидетельствует о наличии адаптивных изменений в популяциях городской черты.

Сравнение нормы физиологической реакции системы крови различных видов бесхвостых амфибий (табл. 2) на антропогенную дестабилизацию среды различной этиологии позволяет провести сравнительную оценку адаптивного потенциала видов (Вершинин, 2004; Силс, Вершинин, 2004).

Наряду с общей для всех населяющих городскую территорию видов земноводных тенденцией к росту встречаемости морфологических девиаций в зависимости от степени урбанизации (размах морфологической изменчивости видов становится шире, растет частота уклоняющихся от «дикого типа» вариантов) отмечаются межвидовые различия. Спектр морфологических отклонений обладает значительной видоспецифичностью, имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида

Таблица 2. Максимальная выживаемость в момент метаморфоза и некоторые показатели крови сеголеток  
 Table. 2. Maximal froglets survivalship at metamorphosis and some of their blood parameters

Показатель	<i>R. temporaria</i> (n = 128)	<i>R. arvalis</i> (n = 378)	<i>R. ridibunda</i> (n = 76)
Максимальная выживаемость к 53-й стадии, %	2,5	4,5	57,9
Нейтрофилы, %	10,2 ± 0,8	11,1 ± 0,5	13,8 ± 1,0
Лимфоциты, % малые	29,4 ± 1,7	33,4 ± 1,0	42,8 ± 2,1
Эритроидные предшественники, %	52,2 ± 2,1	54,2 ± 1,2	66,1 ± 3,2
Эритроциты	84747,4 ± 17116,4 (n = 97)	186793,5 ± 10726,3 (n = 247)	146045,5 ± 29345,4 (n = 33)

(у одних видов он уже, у других — шире), что отражает их экологическую пластичность.

Дистанцированность спектров отклонений сеголеток из популяций, населяющих одну урбанизированную территорию, личиночное развитие которых проходит в сходных геохимических условиях, отражает различия в норме реакции видов, связанные с их филогенетическими различиями (рис. 10).

Анализ встречаемости морфологически уклоняющихся вариантов скелета среди сеголеток *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria* выявил межвидовые различия по частоте и спектру скелетных отклонений (табл. 3).

Спектр скелетных девиаций в целом шире у сеголеток из популяций, населяющих антропогенно-преобразованные территории, и представлен у остромордой лягушки 15 типами, у травяной — 13 и у озерной — 6 типами.

В процессе адаптации к длительному техногенному стрессу в городских популяциях экологически пластичной остромордой лягушки выживают особи с высокой степенью онтогенетического гомеостаза (Северцова, 2002; Вершинин, 2004).

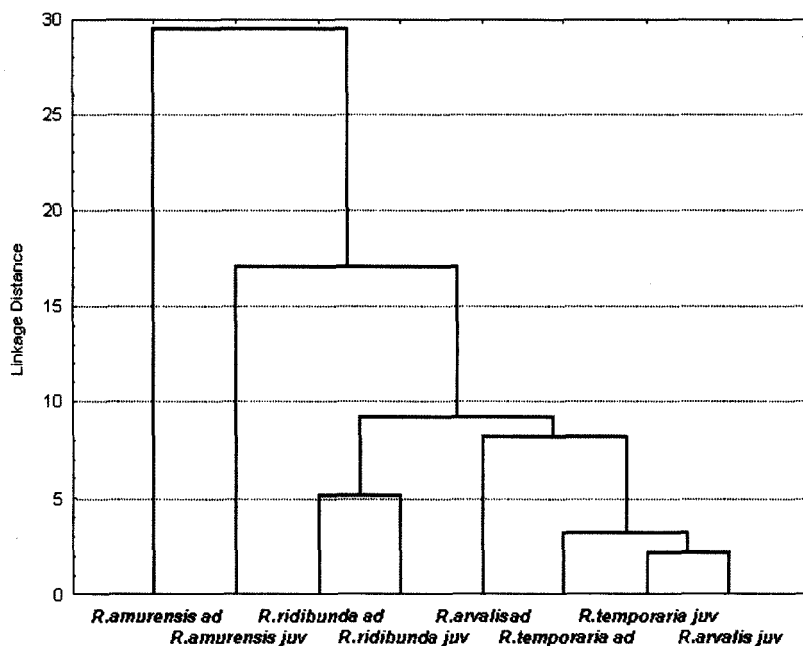


Рис. 10. Дистанцированность видовых спектров морфологических отклонений (ad — взрослые, juv — сеголетки).

Fig. 10. Interspecies distances by spectrums of morphological deviations (ad — adult, juv. — juveniles).



Таблица 3. Встречаемость различных типов нарушений онтогенеза скелета у сеголеток 3 видов рода *Rana*, %  
 Table 3. Frequency of different types of ontogenetic skeletal deviations in froglets of three species of *Rana* genus, %

Аномалия	Тип	<i>R. temporaria</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>R. ridibunda</i>
Мандибулярная гипоплазия	1	0,56	0	0
Разрыв тела позвонка	2	5,59	20,30	18,97
Ассиметрия тела позвонка	2	3,35	19,31	22,41
Ассиметрия отростков позвонка	2	0	0,50	0
Клиновидная форма позвонка	2	0,56	0	0
Фрагментация тела позвонка	2	0	1,98	0
Нарушение приращения таза к позвоночнику	3	0	0,50	0
Срастание позвонков	3	0	0,50	1,72
Отклонения в строении уростиля	4	0	0,99	0
Частичное окостенение позвонка	5	0	0,50	0
Эктромелия	5	0,56	0,50	0
Брахимелия	5	0,56	0	0
Выпадение фаланга	5	0	0,50	0
Эктродактилия	5	0,56	1,49	1,72
Клинодактилия	5	0	0	5,17
Олигодактилия	5	0,56	0,50	0
Утолщение фалангов стопы	5	0,56	0,50	1,72
Ассиметрия длины ступни	5	0	0,50	0
Ассиметрия толщины фалангов кисти	5	0	0,50	0
Ассиметрия пропорций бедра	5	0,56	0,00	0
Ассиметрия диаметра костей конечностей	5	0,56	0	0
Искривление фалангов	5	0,56	0	0
Деформация костей конечностей	5	0,56	0	0
Суммарный %	49,01	15,08	51,72	

Примечание: 1 — редукция мандибулы, 2 — синдром нарушения сегментации; 3 — отклонения на основе нарушения временных или размерных соотношений в развитии; 4 — отклонения на основе изменения общих темпов развития; 5 — фоновые аномалии.

Remarks: 1 — mandible reduction, 2 — segmentation breaking syndrom, 3 — deviation on the basement of temporary and dimensioned proportions breaking, 4 — deviation on the basement of the general speed of development, 5 — background anomalies)

Выживаемость молоди травяных лягушек существенно ниже, чем у остромордой (Ляпков и др., 2002; Hitchings, Beebe, 1997), и *R. temporaria* в целом наиболее чувствительна к антропогенной трансформации среды из-за ее низкой экологической пластичности (Банников, Исаков, 1967). Озерная лягушка, как известно, проявляет исключительную стойкость к загрязнению и антропогенной трансформации среды (Мисюра, 1989). Этими различиями, по нашему мнению, обусловлено то, что по вариантам канализации онтогенеза скелета сеголеток 3 изученных видов при антропогенной дестабилизации среды выделяют следующие типы реагирования: пластичный у *R. arvalis*, консервативный у *R. temporaria* и толерантный у *R. ridibunda*.

Выполнен анализ многолетней динамики фенотипического маркера генетической структуры популяций *R. ridibunda* Pall., *R. arvalis* Nilss — морфы *striata*. Признак определяется доминантным аллелем аутосомного диаллельного гена *striata* при его полном доминировании (Щупак, 1977; Berger, Smielowski, 1982). Носители мутации (как гомо- так и гетерозиготы) благодаря низкой эффективности работы калий-натриевого насоса, ответственного за кожный транспорт, обладают физиологическими особенностями, дающими преимущество в условиях геохимических аномалий. Это обуславливает существенное увеличение встречаемости признака в городских популяциях остромордой и озерной лягушки (рис. 11, 12).

Отсутствие данного генетического варианта у симпатричного вида — травяной лягушки — одна из причин ее исчезновения при антропогенных преобразованиях среды.

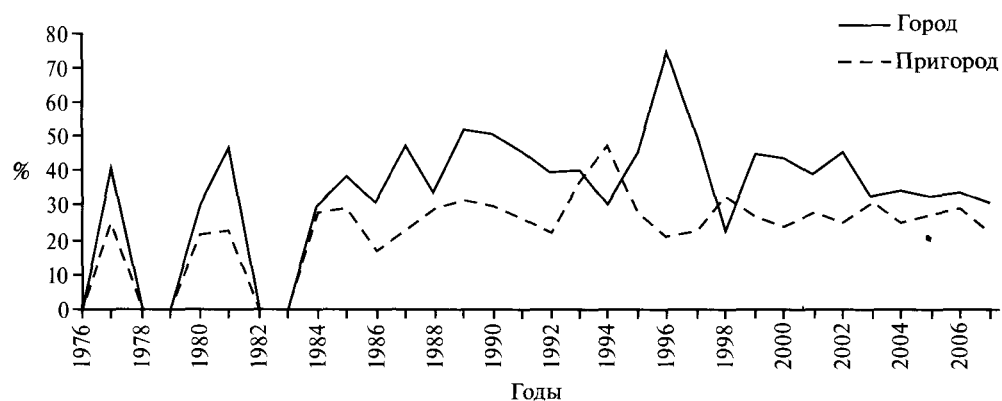


Рис. 11. Динамика встречаемости морфы striata у сеголеток *R. arvalis* в городских и пригородных популяциях, %.

Fig. 11. Dynamic of striata morph frequency in froglets of *R. arvalis* in the city and suburb populations, %.

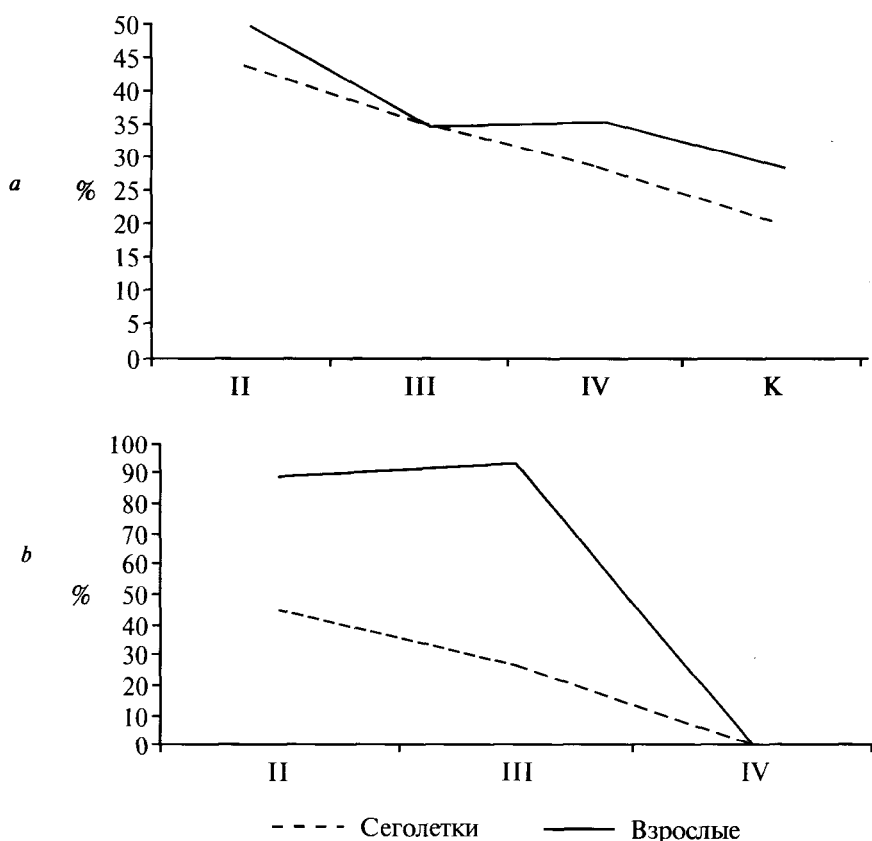


Рис. 12. Возрастные изменения частоты морфы striata в популяциях *R. arvalis* (а) и *R. ridibunda* (б).

Fig. 12. Age changes of striata morph frequency in *R. arvalis* (a) and *R. ridibunda* (b) populations.

Таким образом, доминантные мутации могут способствовать быстрому адаптивному успеху их носителей.

Сравнительный анализ натриевой проницаемости кожи 4 видов *Rana* отражает их физиологический преадаптивный потенциал к возможности существования в условиях естественных и искусственных геохимических аномалий (рис. 13).

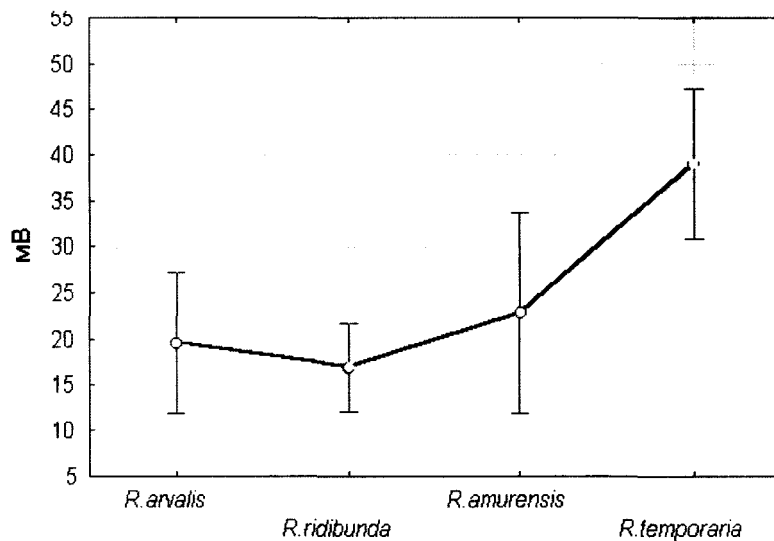


Рис. 13. Видовые различия в натриевой проницаемости кожи.

Fig. 13. Interspecies differences in sodium penetration of skin.

Одна из сторон антропогенного преобразования среды — появление видов-вселенцев, нехарактерных для природных экосистем данной ландшафтно-климатической зоны (Вершинин и др., 2006). Примечательно, что ярким представителем этой группы в батрахокомплексах восточного склона Уральских гор (Топоркова, 1978), осуществляющим успешную экспансию в техногенных водоемах (Вершинин, 2005), является озерная лягушка (*Rana ridibunda*) — часть сложного гибридогенного комплекса — *R. esculenta* complex, находящегося в стадии становления, для которого характерны гибридизация, полуклональное (или мероклональное) наследование, полиплоидия и разнообразие состава популяционных систем (Vinogradov et al., 1990). Исследование С. Н. Литвинчука и И. Плетнера (личн. сообщ.) позволило установить, что источником интродукции данного вида послужили *R. ridibunda* из Украины (такой же гаплотип по гену ND3, как у Екатеринбургских лягушек, найден в Харьковской, Киевской, Житомирской, Херсонской, Одесской и Воронежской областях).

Интерес к тому, как происходит «встраивание» вида-вселенца в батрахокомплексы Урала обусловлен потенциальной угрозой для аборигенных видов амфибий (Vershinin, Kamkina, 1999). В нашем распоряжении имелись сборы, позволяющие проанализировать этот процесс с 1980 г. Изучение перекрытия спектров питания сеголеток остромордой и озерной лягушки по индексу Мориситы составило в 1986 г. — 44,6%, 1988 г. — 35,7%, а у сеголеток травяной и озерной лягушки — 7,6%.

Как известно, *R. ridibunda* обладает способностью потреблять водные корма, доля которых в их рационе питания составляет в различных биотопах от 0,85 до 14,2; 30,5; 40–50%, в отличие от аборигенных бурых лягушек, питающихся только наземными беспозвоночными. Эта особенность дает возможность *R. ridibunda* в любое время года, пока позволяет температурный режим, активно питаться в исключительно водных условиях.

Анализ спектров питания взрослых особей *R. ridibunda* из городских популяций не выявил ни одного случая хищничества взрослых озерных лягушек в отношении молоди (головастиков и сеголеток) бурых или озерных лягушек даже в период массового выхода сеголеток. Потребление таких необычных кормов, как другие виды амфибий (личинки, сеголетки, взрослые), рыба, мышевидные грызуны, насекомоядные и каннибализм в отношении личинок, сеголеток и более мелких

взрослых особей (Писаренко, 1987) наблюдается исключительно у озерных лягушек, населяющих такие искусственные сооружения, как выростные пруды, отстойники и т.п. По нашим данным, озерная лягушка, появившаяся на Восточном склоне Среднего Урала, в настоящее время не представляет реальной угрозы для аборигенных видов земноводных (Вершинин, Иванова, 2006). В условиях рыбо-разводных хозяйств широкая встречаемость в желудках (до 55%) при высоких локальных плотностях мальков рыб еще не означает существенного процента их изъятия (от общей численности). *R. ridibunda* — высокотолерантный и экологически пластичный вид — способна сохраняться там, где другие виды земноводных уже не могут нормально существовать, питаться и воспроизводиться. Таким образом, в условиях урбанизированной среды Среднего Урала можно говорить не о вытеснении, а о замещении местных видов амфибий озерной лягушкой после их исчезновения.

Положительный экспорт обуславливает постоянное накопление веществ на городской территории. В этих условиях в биогенном круговороте важным звеном становятся нисходящие потоки вещества. Особую важную роль приобретают минерализующие мертвую органику организмы-деструкторы. С этой компонентой биогеоценоза и связаны сеголетки амфибий в начальный период наземной жизни, что приобретает особую значимость в экосистемах города. В начале метаморфоза в спектре питания в этот период преобладают микроартроподы — коллемболы, нематоды, тли, почвенные клещи — редуценты, играющие большую роль в ускорении минерализации растительного опада, и консументы первичной продукции, основная роль которых в экосистемах — регуляция (Chew, 1974). Уже в начале наземной жизни сеголетки из популяций зоны многоэтажной застройки имеют крупные размеры и большой радиус индивидуальной активности. Спектр их питания менее сходен со спектром почвенных беспозвоночных, чем в других зонах, поскольку крупные сеголетки потребляют более широкий таксономический спектр микроартропод, и в одном желудке у них содержится в среднем в 3,5 раза больше пищевых объектов.

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 много- и малоэтажной застройки). При этом в группировках сеголеток этих зон доля фитофагов с возрастом увеличивается от 30,8% на 53-й стадии до 51,2% на 54-й, а доля хищников и сапрофагов уменьшается или не изменяется. В лесопарке и контроле значительных изменений в соотношении трофических групп не происходит.

По учетам почвенной микро- и мезофауны в местах обитания сеголеток установлено, что с момента выхода на сушу до достижения 54-й стадии в 62,5% случаев в популяциях отмечается увеличение общего количества объектов на единицу площади.

В местообитаниях городской черты такое увеличение отмечается лишь в 25% случаев, что, возможно, является следствием эффективности изъятия беспозвоночных в городских изолятах (в среднем в 2,1 раза).

Крупные размеры метаморфизирующих сеголеток, низкая смертность и ограниченная площадь местообитаний в городе способствуют интенсивному прессингу новой генерации на беспозвоночных в целом и на фитофагов в частности, доля которых в спектре питания заметно увеличивается с возрастом, что свидетельствует об укорочении трофических цепей и способствует ускорению обмена вещества и энергии в городских экосистемах.

Селективная смертность, высокая физиологическая согласованность пролиферации, гемопоэза, также, как и особенности репродуктивной стратегии и стра-

тегии использования пищевых ресурсов, играют решающую роль в успешном выживании и воспроизводстве популяций некоторых видов амфибий при антропогенных трансформациях среды.

Адаптивный потенциал каждого конкретного вида во многом зависит от определяемых нормой реакции пределов лабильности онтогенеза, с одной стороны, и его скоординированности — с другой, наследственно обусловленными особенностями физиологии, спецификой структуры полиморфизма видов и популяций. Индивидуальная аккомодация и пределы ее изменчивости являются основой адаптации особей в популяции, обитающих в условиях дестабилизированной среды.

Адаптация на уровне генетической структуры популяции позволяет решать проблему приспособления к новым условиям среды менее энергозатратным путем — благодаря простому изменению частот различных генотипов.

Адаптация на уровне видовых сообществ, возникающих на урбанизированных территориях взамен естественных и обладающих упрощенной структурой, выражается в поддержании устойчивости благодаря высокой скорости обмена веществом и энергией за счет изменения и укорочения трофических связей и интенсификации обменных процессов. Происходит автономизация пространственных группировок, сопровождающаяся существенным ростом популяционной эффективности на фоне снижения индивидуальной.

## Выводы

На основании вышеизложенного можно заключить, что внутривидовое разнообразие, выражающееся в популяционном полиморфизме, — одно из важных условий повышения гомеостатичности видов — устойчивости в меняющихся условиях среды.

В ходе антропогенной трансформации популяция претерпевает процесс деградации или адаптивной специализации.

Микроэволюционные преобразования, отмечаемые в популяциях антропогенных ландшафтов, — реальность, максимальным результатом которой является адаптациогенез.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект №07-04-96107.

- Банников А. Г., Исаков Ю. А. О земноводных в г. Москве // Животное население Москвы и Подмосковья. — М., — 1967. — С. 92–96.
- Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. — Свердловск, 1980. — С. 5–6.
- Вершинин В. Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Екатеринбург, 1997. — 47 с.
- Вершинин В. Л. Гемопозз бесхвостых амфибий — специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журн. — 2004. — 83, — № 11. — С. 1367–1374.
- Вершинин В. Л. Ретроспектива экспансии *Rana ridibunda* Pall. на территории Екатеринбурга — естественный эксперимент // Популяции в пространстве и времени: Тез. VIII Всерос. популяц. семина., апр. 2005 г. — Нижний Новгород, 2005. — С. 51–53.
- Вершинин В. Л., Волегова Э. В. Анализ размерно-возрастного состава производителей *Rana temporaria* (L.) на территории промышленного города: Тез. междунар. симп. Зооиндикация и экотоксикология животных в техногенных ландшафтах // Венстн. Днепропетров. ун-та. — 1993. — Вып. 1. — С. 113.
- Вершинин В. Л., Гилева Э. А., Готов Н. В. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: методические аспекты // Экология. — 2007. — №1. — С. 75–77.
- Вершинин В. Л., Иванова Н. Л. Специфика трофических связей вида-вселенца — *Rana ridibunda* Pall. в зависимости от условий местообитаний // Поволжск. экол. журн. — 2006. — № 2/3. — С. 119–128.
- Вершинин В. Л., Камкина И. Н. Проллиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // Экология. — 2001. — № 4. — С. 297–302.
- Вершинин В. Л., Середюк С. Д., Черноусова Н. Ф. и др. Пути адаптациогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов. — Екатеринбург: УрО РАН. — 2006. — 183 с.
- Вершинин В. Л., Топоркова Л. Я. Амфибии городских ландшафтов // Фауна Урала и Европейского севера. — Свердловск, 1981. — С. 48–56.

- 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.
- Ляков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. — 2002. — **81**, — №10. — С. 1251–1259.
- Мисюра А. Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1989. — 16 с.
- Писаренко С. С. Канныализм у бесхвостых земноводных (экологические и природоохранные аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1987. — 23 с.
- Северцова Е. А. Адаптивные процессы и изменчивость эмбриогенеза бесхвостых амфибий в городских популяциях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2002. — 24 с.
- Силс Е. А., Вершинин В. Л. Гематологическая специфика озерной лягушки и ее роль в процессах расселения за пределы естественного ареала // Александр фон Гумбольдт и проблемы устойчивого развития Урало-сибирского региона: Материалы междунар. конф. — Тюмень: Экспресс, 2004. — С. 264–267.
- 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. 137–38.
- Топоркова Л. Я. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. — Свердловск, 1973. — С. 84–117.
- Топоркова Л. Я. Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна и экология животных УАССР и прилегающих районов. — Ижевск, 1978. — Вып. 2. — С. 63–65.
- Ушаков В. А., Лебединский А. А., Грефнер Н. М. Анализ размерно-возрастной структуры популяции травяной лягушки на урбанизированной территории // Вестн. зоологии. — 1982. — №2. — С. 67–68.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.
- Шварц С. С., Колесников Б. П., Рябинин Б. С. Диалог о природе. — Свердловск: Среднеуральск. кн. изд-во, 1977. — 216 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса // Избранные труды. — М.: Наука, 1983. — 360 с.
- Шупак Е. Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. — Свердловск, 1977. — С. 36.
- Berger L., Smielowski J. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia, 1982. — 3. — P. 145–151.
- Chew R.-M. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics // Ohio J. Sci. — 1974. — 74, — №6. — P. 359–370.
- Hitchings S. P., Beebee T. J. C. Genetic substructuring in urban *Rana temporaria* populations relates to barriers to migration // Herpetol. '97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug., 1997. — Prague, 1997. — P. 99.
- 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., Bonn, 23–27 Aug. 1995 / Soc. Eur. Herpetol. — Bonn, 1995. — P. 72–73.
- 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. — Vol. 7. — Moscow; Sophia: Pensoft Publishers, 2002. — P. 1–161.
- Vershinin V. L. Morphological deviations in population *Rana arvalis* Nilss. on urbanized territories: spectrum, topography, frequency // Herpetologica Petropolitana: Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg, Russ. J. Herpetol. — 2005. Suppl. 12 — P. 235–237.
- Vershinin V. L., Kamkina I. N. Expansion of *Rana ridibunda* in the Urals — a danger for native amphibian? // Froglog. — 1999. — № 34. — P. 3.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Gunter R., Rosanov J. M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. — 1990. — **33**, — N 5. — P. 619–627.