

Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек

Т. Ф. ШКЛЯР*, В. Л. ВЕРШИНИН

*Уральский государственный университет имени А. М. Горького,

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8-го Марта, 202

АНОТАЦИЯ

В течение двух лет проводились экофизиологические исследования, направленные на изучение физиологического статуса изолированного миокарда бесхвостых амфибий (*Rana arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L.) биофизическими методами. В качестве объекта исследования выбрана сердечная мышца, поскольку известно, что миокард обладает высокой чувствительностью к воздействиям факторов, прямо или опосредованно влияющих на механизмы, контролирующие сократительный акт. Показана определенная физиологическая специфика особей из популяций, населяющих территорию городской агломерации, получены данные о зависимости ключевых характеристик контракtilльной способности миокарда от степени антропогенного воздействия. Установлено существование механизма, направленного на компенсацию сниженной сократительной функции миокарда у животных из популяций с наиболее урбанизированных территорий.

Проблемы городской экологии – квинтэссенция экологических проблем современности. Биота на территории городских агломераций подвержена наиболее мощному и глубокому преобразованию благодаря комплексной трансформации среды и различного рода загрязнениям. Изменения биогеоценозов и примеры быстрой эволюции [1, 2] свидетельствуют, что наблюдаемые процессы представляют собой естественную реакцию сообществ на изменения среды [3].

Известно, что под влиянием антропогенной нагрузки, особенно в условиях тяжелых форм промышленного загрязнения, меняются физиологические реакции организма, отмечаются изменения белкового и липидного обменов, клеточной морфологии [4], кожной проницаемости [5]. Территории городских агломераций представляют собой пространства, обладающие значительной биогеохимической спецификой, возникшей в результате промышленного загрязнения [6, 7]. Такие аномалии могут при-

водить к значительным отклонениям индексов внутренних органов [8–10] в ту или иную сторону, в зависимости от микроэлементного фона среды. В условиях измененного химизма среды у сеголеток озерной лягушки отмечается увеличение индексов внутренних органов [4, 11]. Были констатированы высокие значения относительной массы сердца у сеголеток и взрослых *R. arvalis* на территории городской агломерации [12–14].

Индивидуальная приспособляемость имеет огромные преимущества в случае быстрых изменений среды. Это – первые шаги дальнейшего преобразования вида в медленном процессе эволюции. Адаптивная модификация устанавливается при смене среды в первом же поколении у всех особей [15]. Изучение физиологической специфики животных из популяций, находящихся в экстремальных условиях трансформированной человеком среды, позволяет за небольшой (в сравнении с зоологическими методиками) срок получить сведения об адаптив-

ных и микроэволюционных процессах в популяциях, населяющих антропогенные ландшафты. 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 наблюдавшихся сдвигов.

Настоящее исследование является составной частью программы по комплексной многоуровневой оценке статуса экосистем в условиях различного рода антропогенных воздействий. Цель программы – изучение механизмов трансформации популяций, вызванных антропогенным воздействием, с использованием экофизиологического подхода. Исследования проводились на популяциях амфибий, которые, в силу целого ряда своих биологических особенностей, являются удобным объектом для подобных исследований.

МЕТОДИКА

Исследовали механическую активность 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. Высокие значения индекса сердца в популяциях на городской территории известны для сеголеток как остромордой, так и травяной лягушки. Полученные параметры сократительной активности препаратов миокарда не имеют ярко выраженной видовой специфики (для развивающего напряжения – $F = 0,004$; $p = 0,95$, для максимальной скорости развития напряжения – $F = 0,001$; $p = 0,98$). Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что значимыми являются лишь интерзональные различия между популяциями ($F = 21,88$; $p < 0,001$ и $F = 13,81$; $p < 0,001$ соответственно), обусловленные средой обитания.

Типизация городской территории [12, 16] основана на различиях в степени освоенности территории человеком (этажность застройки, ее плотность, уровень загрязненности). В контрольную группу (38 особей) вошли амфибии из

загородной популяции, во вторую группу (17 особей) – амфибии из популяций городской черты (зона многоэтажной застройки).

Из желудочка изолированного сердца каждой особи выделяли по два препарата миокарда длиной 3–5 мм и сечением менее 1 мм^2 . Более точно площадь поперечного сечения препаратов (S) рассчитывали по формуле $S = A/d \cdot l$, где A – масса мышцы, d – плотность сердечной ткани (1,1 г/ мм^3), l – длина препарата в ненапряженном состоянии. Препараты помещали в термостатируемую камеру с проточным физиологическим раствором и стимулировали сверхпороговыми импульсами тока прямоугольной формы с частотой 3 Гц. Одним концом мышцы крепили к датчику силы, а другим – к рычагу прецизионного мотора для задания механических деформаций. С помощью сервосистемы задавали исследуемым препаратам режим с физиологической последовательностью нагрузок, имитирующий характер нагрузления миокарда в интактном сердце. Перед началом исследования препараты миокарда растягивали до максимальной физиологической длины L_{\max} (длина, при которой сила изометрических сокращений максимальна). Начальную длину мышцы (L_0) определяли с помощью микрометра, а ее дальнейшие изменения – фотодатчиком перемещений. Подробно детали экспериментальной процедуры и обоснование метода приведены ранее [17, 18].

Для оценки сократимости миокарда в строго контролируемых условиях регистрировали основные параметры механической активности препаратов миокарда в изометрическом и физиологическом режимах. На рис. 1 приведен фрагмент экспериментальной регистрации механической активности изолированного миокарда в комбинированном режиме. В первом цикле в ходе физиологического сокращения мышца укорачивается при постоянной нагрузке до конечно-истолической длины, а в следующем цикле на этой длине развивает изометрическое (т. е. при постоянной длине) сокращение. Здесь же можно видеть уменьшение начального пассивного напряжения, которое снижается в соответствии с зависимостью “длина-напряжение покоя”.

Анализировали изометрическое напряжение (P – сила, нормированная на площадь поперечного сечения мышечного препарата), ко-

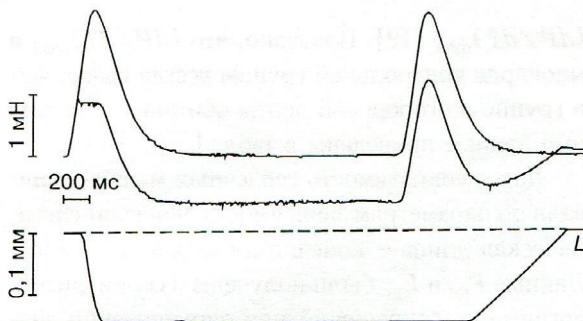


Рис. 1. Пример экспериментальной записи механической активности изолированного препарата миокарда в комбинированном режиме. Вверху – сокращение в физиологическом режиме нагрузки, внизу – в изометрическом режиме.

нечно-систолические значения длины ($L_{\text{кс}}$) и силы ($P_{\text{кс}}$) в физиологическом режиме, максимальную скорость развития напряжения (dP/dt_{max}), определяли зависимость “конечно-систолическая длина – конечно-систолическая сила” и зависимость “длина – напряжение покоя”.

Кроме того, рассчитывали выполняемую мышцами полезную работу. Фиксация величин развиваемого напряжения при соответствующей длине мышцы для каждого момента времени одного цикла сокращения позволяет построить замкнутую кривую. Площадь, ограниченная кривой, характеризующей взаимоотношение напряжения и длины, будет соответствовать полезной работе, производимой мышцей при данной нагрузке на нее. Меняя относительную нагрузку, можно получить набор кривых и, соответственно, рассчитав площадь внутри петли, – значения полезной работы при всем спектре постнагрузок.

Сравнительный анализ основных характеристик сократимости миокарда амфибий из разных мест обитания проводили при стандартных условиях и при кальциевой нагрузке, ступенчато повышая концентрацию ионов Ca^{++} в перфузате с 1 до 5 мМ.

Полученные данные обрабатывались общепринятыми статистическими методами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ параметров изометрических сокращений показал, что напряжение, активно развиваемое препаратами изолированного миокарда, для амфибий контрольной группы было значимо выше, чем амфибий городской зоны обитания. Так, например, F_{max} в контроле при начальных условиях эксперимента составляло в среднем $(126,3 \pm 15,3)$ мг/мм², а в группе амфибий городской черты – $(83,3 \pm 6,3)$ мг/мм² ($p < 0,05$).

При добавлении дополнительного количества ионов кальция в перфузат в обеих группах наблюдался достоверный рост силы изометрических сокращений (табл. 1). Для сравнения эффекта повышения концентрации ионов кальция в разных группах амфибий 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. 2 представлена диаграмма, отражающая прирост силы изометрических сокращений при изменении содержания ионов кальция в перфузате. Превышение значений изометрического напряжения миокарда амфибий контрольной группы над значениями изометрических напряжений миокарда амфибий из городской черты обитания сохранялось при повышении содержания ионов Ca^{++} в перфузате и было статистически достоверным.

В качестве другого показателя сократимости миокарда обычно используют максимальную скорость развития изометрического напряжения

Таблица 1
Параметры изометрических сокращений миокарда амфибий разных зон обитания

Зона	Параметр	Концентрация ионов Ca^{++} , мМ				
		1	2	3	4	5
Контроль	F_{max}	$1126,3 \pm 15,3$	$334,1 \pm 37,2$	$469,7 \pm 50,0$	$521,1 \pm 49,2$	$556,1 \pm 58,6$
	dP/dT_{max}		$5,2 \pm 1,1$	$7,2 \pm 1,5$	$8,2 \pm 1,7$	$9,2 \pm 1,8$
Городские популяции	F_{max}	$83,3 \pm 6,3$	$155,8 \pm 18,3^{**}$	$210,4 \pm 34,4^{**}$	$294,7 \pm 47,7^{**}$	$373,2 \pm 60,3^{*}$
	dP/dT_{max}		$2,7 \pm 0,4^{*}$	$3,2 \pm 1,2^{*}$	$4,0 \pm 1,3^{*}$	$5,1 \pm 1,2^{*}$

Примечание: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.



Рис. 2. Изменение изометрического напряжения миокарда амфибий в ответ на увеличение концентрации ионов Ca⁺⁺. По оси ординат – прирост активно развиваемого напряжения в процентах к напряжению при 1 мМ Ca⁺⁺. * – загородная популяция, ** – городская популяция. $p < 0,05$.

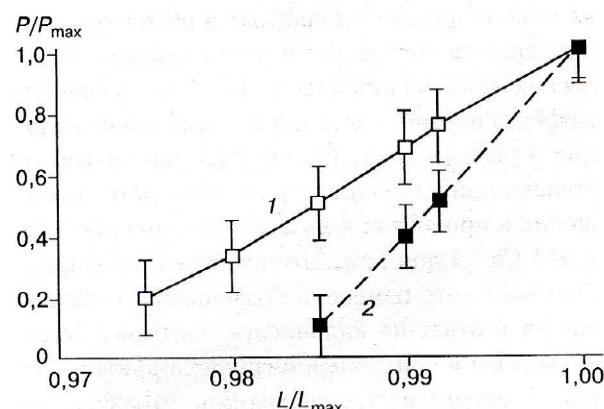


Рис. 3. Зависимость “длина–сила” для двух групп амфибий из разных мест обитания при 3 мМ Ca⁺⁺ (объяснения в тексте). 1 – загородная популяция, 2 – городская популяция.

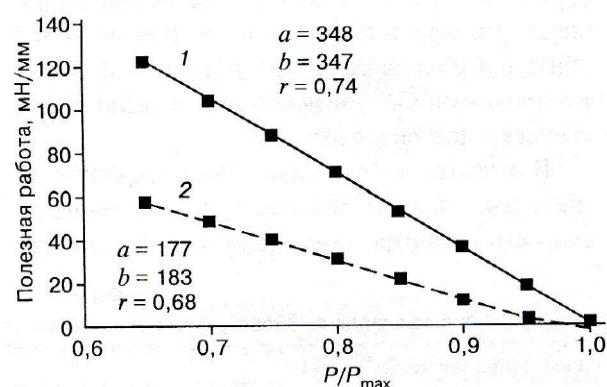


Рис. 4. Линии регрессии зависимости величины полезной работы, производимой препаратами изолированного миокарда, от величины относительной нагрузки. По оси абсцисс – относительная нагрузка, по оси ординат – полезная работа.

Здесь и на рис. 5: 1 – загородная популяция, 2 – городская популяция; a , b – коэффициенты линейной регрессии, r – коэффициент корреляции.

$(dP/dT)_{\max}$ [19]. Показано, что $(dP/dT)_{\max}$ в миокарде контрольной группы всегда выше, чем в группе из городской черты обитания. Численные данные приведены в табл. 1.

Далее сократимость сердечных мышц оценивали по параметрам зависимости “конечно-истолическая длина – конечно-истолическая сила”. Данные P_{kc} и L_{kc} были получены в серии физиологических сокращений при варьировании значений постнагрузок от 0,2 до 1,0 P_{\max} . За P_{\max} принято механическое напряжение, активно развиваемое мышцами при $L = L_{\max}$. На рис. 3 представлены графики $P_{\text{kc}} - L_{\text{kc}}$ зависимости для сердечных мышц амфибий различных мест обитания, например при 3 мМ Ca⁺⁺. Для сопоставления экспериментальных данных из двух различных групп животных приведены графики в нормированном виде. Конечно-истолическая длина изолированной мышцы представлена в виде доли от L_{\max} , а конечно-истолическая сила – в виде доли от P_{\max} . Видно, что при каждой фиксированной относительной нагрузке мышцы из контрольной группы способны укорачиваться в большей степени, достигая меньших значений конечно-истолической длины. Другими словами, мышцы контрольной группы способны перемещать один и тот же груз на большее расстояние.

Соотношение между изменениями длины мышц и развиваемым напряжением можно представить с помощью графического отображения производимой мышцами работы. На рис. 4 представлена зависимость работы, производимой мышцами, от нагрузки. Видно, что в контрольной группе при всех одинаковых относительных нагрузках производимая мышцей полезная работа всегда выше, чем в группе амфибий городской черты обитания. Выявленная закономерность сохранялась при всех концентрациях ионов кальция в перфузирующем растворе.

Выбранный режим регистрации физиологических сокращений (комбинированный режим) позволяет также оценить изменения пассивного напряжения препаратов миокарда в ответ на изменение длины. В каждом конкретном случае мы экспериментально регистрируем падение напряжения покоя в соответствии с изменением длины мышцы в результате ее укорочения в ходе физиологического сокращения. Сопоставив величины изменения длины и соот-

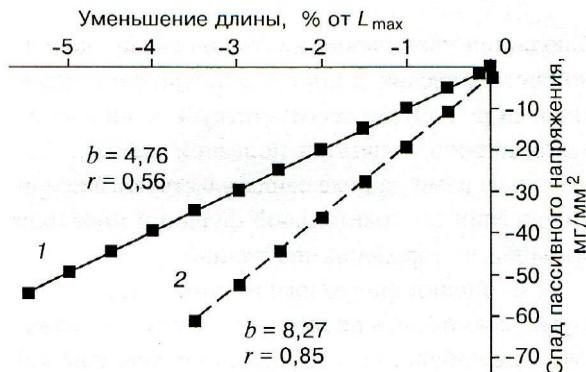


Рис. 5. Линии регрессии связи "изменение длины – изменение пассивного напряжения" для двух групп амфибий.

ветствующего пассивного напряжения, можно графически представить их связь. На рис. 5 изображены зависимости "изменение длины – изменение пассивного напряжения" для сердечных мышц двух групп животных. Видно, что угол наклона линии регрессии этой зависимости для амфибий городской черты больше по сравнению с амфибиями контрольной группы. То есть при укорочении на одну и ту же величину изменение пассивного напряжения в группе амфибий городской черты выражено сильнее. Этот факт свидетельствует о большей жесткости препаратов миокарда амфибий этой группы.

ОБСУЖДЕНИЕ

В эксперименте на препаратах изолированного миокарда оценивали механическую функцию миокарда амфибий, обитающих на территориях с разным уровнем урбанизации и загрязнения. Сократимость миокарда, т. е. способность его к развитию напряжения и укорочению, была оценена по ряду общепринятых показателей [19]. Сравнительная оценка механических параметров, характеризующих контрактильные свойства мышцы сердца амфибий двух групп, показала в целом снижение механической функции миокарда животных городской черты. Об этом свидетельствуют снижение максимально развиваемого напряжения, замедление максимальной скорости развития напряжения, уменьшение крутизны связи "длина–сила" и, соответственно, снижение выполняемой мышцами работы. Кроме того, показано увеличение жесткости препаратов миокарда амфибий городских популяций.

Полученные результаты говорят о том, что урбанизация и сопутствующее ей загрязнение окружающей среды вызывают изменение физиологических параметров организма. Известно, что под влиянием антропогенного пресса существенно меняются не только видовой состав, численность, изменчивость, но и норма реакции особей [20, 21]. Как свидетельствуют медико-биологические исследования, процессы, протекающие в городской биоте, затрагиваю и человеческие популяции. Подтверждением этого служат клинические наблюдения за лицами, подвергающимися хроническому воздействию высоких концентраций тяжелых металлов. У них отмечаются нарушение электрической функции сердца, изменения в ЭКГ, обнаружены признаки гипертрофии различных отделов сердца, развитие клинических признаков сердечной недостаточности [22, 25]. Это означает, что сердечно-сосудистая система чутко реагирует на воздействия неблагоприятных факторов внешней среды.

В ряде работ в различных экспериментах изучали влияние целого спектра тяжелых металлов на сердечную мышцу. Показано, что кардиотокическое действие проявляется в виде возникновения очаговых некрозов миокарда, развивающихся в многочисленные рубцы, или выявляются диффузные дегенеративные и дистрофические изменения сердечной мышцы [26, 27]. Более тонкие исследования показывают, что в основе кардиотокического действия большинства тяжелых металлов лежит повреждение клеточных мембран, изменение их проницаемости, ингибиция АТФ систем саркоплазматического ретикулума и поверхностных мембран [28, 29]. В значительной степени эти эффекты обусловливают нарушение молекулярных процессов, обеспечивающих сократительный акт миокарда [30, 31]. Приведенные литературные данные показывают высокую чувствительность миокарда к тяжелым металлам как к одной из существенных составляющих фонового загрязнения антропогенных ландшафтов. Именно поэтому нами в качестве объекта исследования была выбрана сердечная мышца. Но, в отличие от цитируемых работ, мы сделали попытку, во-первых, оценить влияние не отдельно взятого фактора, а комплексное действие антропогенных факторов, и,

во-вторых, оценить изменение контрактильной функции сердечной мышцы.

Показанное нами снижение максимума изометрического напряжения миокарда амфибий городской черты свидетельствует об изменении способности кардиомиоцитов генерировать силу. Поскольку P_{\max} в целом отражает максимальное число мест генерации силы, т. е. число образовавшихся актин-миозиновых мостиков на пике активации, то при данной длине (определенной степени перекрытия актина с миозином) снижение величины P_{\max} говорит о нарушениях на уровне актин-миозиновых взаимодействий. Возможно, это связано с уменьшением количества поступающего к контрактильным белкам ионов Ca^{++} , ключевого иона для инициации и реализации акта сокращения. Причинами такого явления могут быть как уменьшение входа ионов Ca^{++} в кардиомиоциты извне во время возбуждения, нарушение внутриклеточного метаболизма Ca^{++} , так и нарушение метаболических процессов, определяющих кинетику мостиков. В результате мы наблюдали выраженное снижение чувствительности актомиозиновой системы сердечных мышц амфибий городской черты к внешнему Ca^{++} . То есть происходит изменение процессов электромеханического сопряжения, прежде всего связанное с нарушением кинетики Ca^{++} .

Таким образом, каким бы ни был механизм этого явления, мы показали, что кальциевая нагрузка является тестом, позволяющим разделить обследованных особей на две совокупности в зависимости от выраженности положительной инотропной реакции в ответ на увеличение концентрации внешнего Ca^{++} . В первую вошли амфибии из контроля (загородная популяция), а во вторую – животные из популяций городской черты.

Зависимость развиваемого напряжения от длины мышцы (закон Франка-Старлинга) – это фундаментальное свойство миокардиальных мышц. В экспериментах на препаратах изолированного миокарда показано, что угол наклона связи “конечно-систолическая длина – конечно-систолическая сила” может служить индексом сократимости [32]. Нами показано, что при прочих равных условиях мышцы амфибий городских популяций могут перемещать один тот же груз на меньшее расстояние, чем сердечные мышцы контрольной группы. То есть на-

блодается увеличение крутизны связи “конечно-систолическая длина – конечно-систолическая сила”. Этому соответствует и снижение выполняемой мышцами полезной работы. Полученные нами данные свидетельствуют в целом о снижении контрактильной функции миокарда амфибий из городских популяций.

Для оценки физиологического статуса миокарда важно знать не только его активные свойства (способность развивать напряжение и укорачиваться), но и пассивные – напряжение покоя, жесткость миокарда. Напряжение покоя в миокарде обусловлено упругостью сарколеммы кардиомиоцитов, а также внеклеточными эластическими структурами сердца, например коллагеном. Нами установлено, что миокард амфибий города обладает большей жесткостью по сравнению с контрольной группой. Механизм этого явления до конца не ясен. Возможно, причиной возрастания жесткости миокарда может быть разрастание соединительной ткани, обуславливающей повышенную жесткость. Косвенным свидетельством такого явления могут быть клинические и экспериментальные данные, полученные при исследованиях хронических воздействий тяжелых металлов, вносящих существенный вклад в загрязнение окружающей среды промышленных зон. Электронная микроскопия показала наличие разрывов миофibrилл, повреждение некоторых клеточных органелл [33], появление очаговых рубцовых изменений в миокарде [23] и разрастание коллагенозной ткани [22], что обуславливает повышенную жесткость миокарда.

Таким образом, сравнительное исследование изолированных сердечных мышц амфибий из популяций с 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.

Как уже отмечалось выше, в ряде работ отмечено увеличение индекса сердца, т. е. относительное увеличение массы сердца амфибий в условиях сильного промышленного загрязнения [4, 13, 14]. Однако механизмы этого явления установлены не были. Для целого ряда групп наземных позвоночных показано, что адаптационный генез к новым условиям среды проявляется в первую очередь через изменение ключевых морфофункциональных параметров организма [9, 34]. Известно, что физиологические адаптации – это первый этап в ряду последовательно сменяющих друг друга уровней адаптивных изменений, лежащих в основе микроэволюции [35].

Как было сказано выше, в современной биосфере огромные территории, занимаемые городскими агломерациями и антропогенно трансформированными ландшафтами, представляют собой пространства, обладающие значительной биогеохимической спецификой, возникшей в результате различных форм техногенного загрязнения. Известно, что под влиянием антропогенной нагрузки меняются многие физиологические реакции организма. Поллютанты способны выступать ингибиторами пролиферативных, формообразовательных и других внутриорганизменных процессов. Резкое угнетение обменных процессов при изменении химизма среды – гипоксигенация – отмечается как у млекопитающих [36], так и у амфибий [5]. Адаптации к дыханию в неблагоприятной газовой среде у земноводных решены путем увеличения количества крови и гемоглобина [37]. Один из вариантов адаптации амфибий к недостатку кислорода – увеличение массы сердца и показателей красной крови [38]. В крови сеголеток из популяций травяной лягушки на городской территории происходит увеличение количества эритроцитов ($F = 4,86$; $p = 0,017$), тогда как городские популяции *R. arvalis* реагируют увеличением доли животных с наследственно обусловленным высоким содержанием эритроцитов.

Результат наших исследований дает 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 одну из взаимосвязанных

адаптивных физиологических реакций амфибий из популяций антропогенных ландшафтов. Выявленные закономерности, 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.

Авторы выражают признательность А. А. Гринько за техническую поддержку экспериментальной работы и руководителю отдела биофизики УрГУ Ф. А. Бляхману за участие в обсуждении результатов. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (проекты 01-04-49531, 01-04-96406).

ЛИТЕРАТУРА

1. И. А. Захаров, С. О. Сергиевский, Влияние промышленных предприятий на окружающую среду, Пущино, 1984, 74–76.
2. G. Bengtsson, S. Rundgren, *Can. J. Zool.*, 1988, 66, 1518–1526.
3. С. С. Шварц, *Вестн. АН СССР*, 1976, 2, 61–71.
4. А. Н. Мисюра, Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов. Автореф. ... дис. канд. биол. наук, М., 1989.
5. В. Л. Вершинин, С. Ю. Терешин, *Экология*, 1999, 4, 283–287.
6. С. А. Шарыгин, Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Свердловск, 1980.
7. В. С. Петров, С. А. Шарыгин, Наземные и водные экосистемы, Горький, 1981, 41–48.
8. С. С. Шварц, Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 1954, 10, 76–81.
9. С. С. Шварц, Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 1, Млекопитающие, Свердловск, 1963.
10. В. Н. Большаков, Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям, М., Наука, 1972.
11. Т. И. Жукова, Б. С. Кубанцев, Т. Ю. Пескова, Фауна и экология позвоночных животных в антропогенных условиях, Волгоград, 1990, 38–45.
12. В. Л. Вершинин, Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Свердловск, 1983.
13. В. Л. Вершинин, Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985, 61–75.
14. В. Л. Вершинин, Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Екатеринбург, 1997.
15. И. И. Шмальгаузен, Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. труды, М., Наука, 1983.
16. В. Л. Вершинин, Информ. мат. Ин-та экологии растений и животных, Свердловск, 1980, 5–6.

17. Ф. А. Бляхман, В. Я. Изаков, А. Д. Мих, *Физиол. журн. СССР*, 1984, **70**: 11, 1582–1584.
18. Ф. А. Бляхман, В. С. Мархасин, Т. Ф. Шкляр, Устройство для исследования механических свойств мышцы. А.с. № 4638591 от 27.07.89.
19. В. Я. Изаков, Г. П. Иткин, В. С. Мархасин и др., Биомеханика сердечной мышцы, М., Наука, 1981.
20. R. Andrzejewski, J. Babinska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczynski, *Acta theriologica*, 1978, 23, 341–358.
21. С. С. Шварц, *Вестн. АН СССР*, 1973, 9, 35–45.
22. В. Я. Бояджиев, И. Денев, Л. Халагева, *Гигиена труда и профзаболев.*, 1974, 10, 35–38.
23. И. М. Суворов, Н. В. Успенская, Т. Ю. Розина и др., *Клиническая медицина*, 1978, **56**: 10, 58–63.
24. И. М. Суворов, В. В. Добринина, И. С. Клименец, М. П. Чекунова, *Врачебное дело*, 1982, 2, 107–110.
25. Н. Ю. Тарасенко, Р. С. Воробьева, Т. А. Акинфиева и др., *Вестн. АМН СССР*, 1982, 10, 59–63.
26. М. П. Чекунова, Н. А. Минкина, И. М. Суворов, Н. В. Чекоданова, *Гигиена труда и профзаболев.*, 1983, 5, 22–25.
27. М. П. Чекунова, А. Д. Фролова, *Гигиена и санитария*, 1986, 12, 18.
28. A. Hegenmegor, R. Wierchs, H. Bader, *Bas. Res. Cardiol.*, 1980, 75, 456–459.
29. D. Erliy, *Pflug. Arch.*, 1984, 400, 413–417.
30. J. A.C. Harrow, P. K. Das, N. S. Dhalla, *Biochem. Pharmacol.*, 1978, 27, 2605–2609.
31. M. Kohlhardt, K. Haap, *J. Mol. Cell. Cardiol.*, 1980, 12, 1075–1090.
32. В. Я. Изаков, Ф. А. Бляхман, Ю. Л. Проценко, *Физиол. журн. СССР*, 1988, **74**: 2, 209–216.
33. S. R. Greenberg, S. Burmen, T. Casale, *Bul. Soc. Pharmacol. and Environ. Pathol.*, 1977, **5**: 3, 5–7.
34. С. С. Шварц, В. Г. Ищенко, Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике, Т. 3, Земноводные, Свердловск, 1971.
35. С. С. Шварц, Экологические закономерности эволюции, М., Наука, 1980.
36. Б. В. Тестов, Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф... дис. д-ра биол. наук, Пермь, 1993.
37. Ю. Д. Чугунов, Эколого-физиологические адаптации бесхвостых земноводных (Приспособления для жизни на границе воды и суши): Автореф. дис... д-ра биол. наук, Владивосток, 1974.
38. М. К. Бакушев, Эколого-физиологические механизмы адаптации бесхвостых амфибий к горам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Свердловск, 1989.

Influence of Urbanization on the Contractive Function of Myocardium of Brown Frogs

T. F. SHKLAR, V. L. VERSHININ

For 2 years ecophysiological studies of the physiological state of isolated myocardium of anural amphibians (*Rana arvalis* Nilss. and *Rana temporaria* L.) were carried out by biophysical methods. As the object of studies, the myocardium was chosen, since it is known that myocardium possesses a high sensitivity to factors that influence directly or indirectly the mechanisms controlling the contraction. A certain physiological specificity of individuals from populations inhabiting the territory of urban agglomeration is demonstrated, data of the dependence of key characteristics of contraction capacity of the myocardium on the degree of anthropogenous influences are obtained. It is established that there exists a mechanism directed at compensation of a lowered contracting capacity of myocardium in animals from populations from the most urbanized territories.