

УДК 591:597.6
УДК 591:597.6
УДК 591:597.6
УДК 591:597.6

УДК 591:597.6
УДК 591:597.6
УДК 591:597.6
УДК 591:597.6

Специфика жизненного цикла *R. arvalis* Nilss. на территории восточно-уральского радиоактивного следа

В. Л. ВЕРШИНИН

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

Аннотация

Обобщены данные, полученные по репродуктивным особенностям, продолжительности жизни, специфике морфогенеза и генетической структуры, трофическим связям, некоторым физиологическим показателям, биоаккумуляции остромордой лягушки, населяющей территорию восточно-уральского радиоактивного следа. Показано, что устойчивость популяции *R. arvalis*, обитающей в течение длительного времени в условиях радионуклидного загрязнения, поддерживается за счет селективной выживаемости особей с высокой стабильностью морфогенеза и наследственно обусловленных физиологических особенностей.

В настоящее время существует немало работ, посвященных влиянию радиации и радионуклидного загрязнения на разные группы животных, в том числе и на земноводных [1–3], однако специфика всего жизненного цикла какого-либо вида не рассматривалась. Данная работа отражает результаты исследований популяций широко распространенного полиморфного вида – остромордой лягушки, обитающей в условиях длительного хронического радиоактивного загрязнения территории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована популяция остромордой лягушки, населяющая юго-западный берег оз. Бердениш, находящегося на участке радиоактивного следа с начальной плотностью загрязнения по ^{90}Sr 500–1000 Ки/км², современная плотность – 320–350 Ки/км² (территория Южно-Уральского заповедника, Челябинская обл.). В анализе использованы также материалы, собранные в 1992 г. на дистантной части следа в Каменском районе

Свердловской области вблизи населенных пунктов Тыгиш (бывший), Рыбниково, Богатенково. В качестве контроля выбрана популяция того же вида, обитающая в 23 км от г. Екатеринбурга, а также популяция из района Долгобродского водохранилища, расположенного на широте оз. Бердениш, в 90 км западнее границы заповедника.

Кроме стандартных морфологических и морфофункциональных показателей исследованы спектр морфологических девиаций сеголеток и взрослых животных, а также плодовитость и диаметр икринок. Изучали цитоядерное соотношение гепатоцитов через вычисление площади их проекции [4]. Для цитогенетического анализа использована эпителиальная ткань роговицы. Митотическую активность и размеры клеток эпителия роговицы изучали у взрослых животных и сеголеток, отловленных в природе, а также у особей, начальные этапы развития которых проходили на опытном и контролльном участках, а метаморфоз – в лабораторных условиях. В качестве фиксатора применяли жидкость Карнуга [5]. Тотальные препараты подготовлены по стандартной ме-

тодике [6]. В течение 1992 г. определяли потребление кислорода (за 1 мин на 1 г массы тела) с использованием анализатора кислорода цифрового АКЦ-2. Проведен анализ содержимого желудочно-кишечного тракта взрослых животных. Одновременно на тех же территориях проведено обследование состояния почвенной мезофауны. В работе рассмотрены изменения структуры, численности и биомассы почвенных беспозвоночных, произошедшие под воздействием сильного радиационного загрязнения на Южном Урале. Для сбора материала использовали стандартный метод почвенных раскопок [7].

За период с июня по конец сентября 2001 и 2002 гг. изучен ряд гематологических показателей (по общепринятым гематологическим методикам) сеголеток, любезно предоставленных М. В. Чибиряком.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ряд отличий в популяционных и физиологических параметрах *R. arvalis* указывает на то, что животные в популяции на загрязненной территории обладают заметно меньшими энергетическими резервами и низким уровнем обменных процессов.

Отмечены значительные различия в размерах и массе производителей исследуемых популяций – животные из зоны, загрязненной радионуклидами, существенно мельче – ($38,27 \pm 1,84$) мм против $52,9 \pm 1,9$ ($F = 30,47$; $p < 0,00001$).

При близких значениях относительной массы печени размеры гепатоцитов и цитоядерное соотношение у взрослых амфибий и сеголеток оз. Бердениш меньше (табл. 1), чем у животных из популяции с Долгобродского водохранилища [4], что свидетельствует об относительно меньшем энергетическом резерве особей с территории, загрязненной радионуклидами. Это может быть обусловлено низким уровнем обмена веществ, ростом энерготрат на адаптивные процессы в измененных условиях среды, а также резким сокращением численности и биомассы почвенной мезофауны, исчезновением части видов, упрощением ценоза, изменением трофической структуры на загрязненном участке, свидетельствующем о неблагоприятном состоянии животного населения почв в этом районе [8].

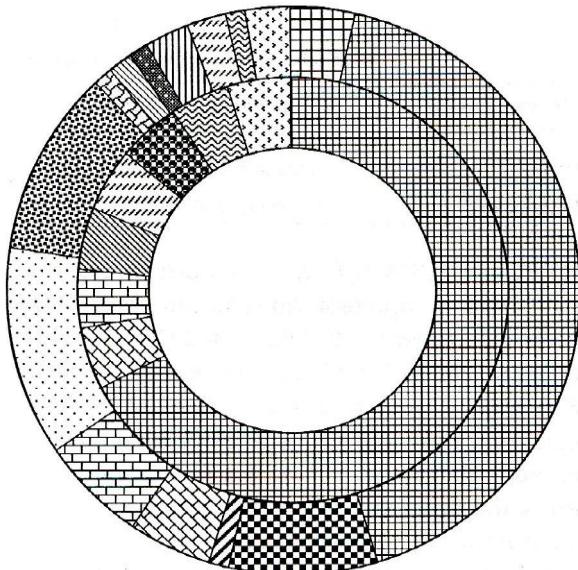
Таблица 1
Цитоядерное соотношение в гепатоцитах *R. arvalis*

Местообитание	Цитоядерное соотношение
Оз. Бердениш: взрослые сеголетки	$5,04 \pm 0,41$ ($n = 9$) $5,83 \pm 0,17$ ($n = 14$)
Долгобродское водохранилище: взрослые сеголетки	$6,02 \pm 0,18$ ($n = 10$) $7,25 \pm 0,27$ ($n = 13$)

П р и м е ч а н и е. Взрослые – $t = 4,3$; $p < 0,01$;
сеголетки $t = 4,69$; $p < 0,001$.

Наполненность желудочно-кишечного тракта взрослых *R. arvalis*, отловленных в загрязненной зоне, разительно отличалась от таковой на контрольном участке даже при наружном визуальном осмотре. Среднее количество объектов на желудок отличалось в сравниваемых выборках в 8,14 раза. Спектры групп беспозвоночных в желудках лягушек из сравниваемых популяций оказались идентичными и перекрывались на 93,9 %, но среднее число объектов на желудок почти на порядок меньше у животных с загрязненной территорией – 1,63 против 13,36 в контроле [8].

Перекрывание спектров питания определено по модифицированному индексу Мориситы [9]. Перекрывание спектра содержимого желудочно-кишечного тракта с природным спектром беспозвоночных в районе оз. Бердениш составило 18,3 %, а на Долгобродском водохранилище – 60,9 %; вероятно, данное отличие может быть связано с размерно-возрастными различиями рассматриваемых популяций. Перекрывание спектров почвенной мезофауны загрязненной территории и контроля – 81,2 %, но численность (рис. 1), биомасса (рис. 2) и количество семейств на загрязненном участке заметно ниже, чем на контрольном. По соотношению биомассы разных групп беспозвоночных перекрывание спектров составило всего 0,0695 %, что вызвано отсутствием ряда систематических групп в мезофауне загрязненного участка (энхиреиды, кивсяки, полужесткокрылые), а также заметным снижением биомассы дождевых червей и ростом относительной доли паукообразных. Поэтому в условиях дефицита потенциальных жертв, чтобы желудочно-кишечный тракт был наполнен хотя бы на 0,1



Enchytraeidae	Byrrhidae
Lumbricidae	Rhagionidae
Chylopodidae	Dolichopodidae
Hemiptera	Empididae
Carabidae	Asilidae
Staphylinidae	Tipulidae
Elateridae	Pamphilidae
Curculionidae	Aranea

Рис. 1. Соотношение основных групп почвенной мезофауны по численности, экз./м² (внутреннее кольцо – ВУРС, наружное – контроль)

от нормы, животным приходится затрачивать значительно больше энергии, чем в естественных популяциях. Это и является одной из причин формирования комплекса специфических черт, приведенных ниже и связанных с ограниченным поступлением энергии.

Об относительно меньшем энергетическом резерве особей с территории, загрязненной радионуклидами, свидетельствует упомянутое выше (см. табл. 1) меньшее цитоядерное соотношение у взрослых амфибий и сеголеток оз. Бердениш в сравнении с животными из популяции с Долгобродского водохранилища [4].

Следовательно, амфибии, обитающие на территории, загрязненной радионуклидами, существуют в условиях измененной структуры трофических связей при сокращении объема пищевых ресурсов и повышенных энерготратах, что не может неказываться на общей устойчивости таких популяций и делает

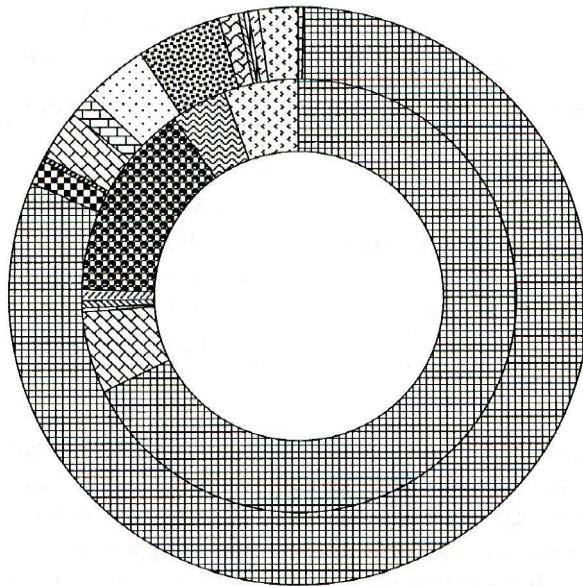


Рис. 2. Соотношение основных групп почвенной мезофауны по биомассе, мг/м².

Обозначения те же, что и на рис. 1

их более уязвимыми по отношению к естественным факторам среды.

В кладках икры из популяции, обитающей на загрязненной территории, отмечено уменьшение диаметра икринок [4] – $1,799 \pm 0,017$ ($n = 100$) против $1,85 \pm 0,016$ ($n = 60$) на Долгобродском водохранилище и $1,89 \pm 0,007$ ($n = 540$) на Режевском тракте ($t = 4,9$; $p < 0,001$). Аналогичные данные получены при исследованиях, выполненных на популяциях остромордой лягушки в районе Чернобыльской АЭС – уменьшается диаметр яиц [10]. Растет также частота встречаемости кладок с мелкими зародышами, отмеченная ранее в популяциях остромордой лягушки на урбанизированных территориях [11]. Поскольку размер яйца определяется ходом вителлогенеза, конечные размеры яйца могут определяться условиями питания самки и степенью ее активности, равно как от условий питания может зависеть степень атрезии ооцитов [12], т. е. плодовитость особи. В случаях задержек роста из-за неблагоприятных факторов среды (понижение температуры, голодаание) может происходить перераспределение трат энергии на рост и репродукцию и, следовательно, изменение количества (табл. 2) и размеров яиц ($t = 3,78$; $p < 0,01$). Еще одной причиной низкой плодовитости могут быть мелкие размеры производителей и их корот-

При этом одна из отмеченных аномалий (помутнение хрусталика) никогда не встречалась вне загрязненной территории.

Неоднократно отмечен рост доли так называемой морфы *striata* в популяциях на территориях искусственных и естественных геохимических аномалий, в том числе и района ВУРСа. Анализ частоты морфы *striata*, которая встречается у ряда видов лягушек рода *Rana* и фенотипически проявляется в виде светлой дорсомедиальной полосы, свидетельствует, что по генетической природе эта морфа – моногенный мутант. Доминантная аллель диаллельного аутосомного гена – *striata* определяет наличие полосы (доминирование полное). Такой вариант наследования установлен для *R. arvalis* [21] и ряда других видов этого рода. Особенности наследования признака делают его хорошим маркером изменений генетической структуры популяции.

Встречаемость взрослых полосатых особей в популяции у оз. Бердениш составляла 58,3 % ($n = 12$) против 18,2 % ($n = 11$) в популяции, обитающей в 90 км западнее ($\chi^2 = 4,7$; $p < 0,05$), у сеголеток – 46,6 % ($n = 60$) против 22,2 % ($n = 54$) соответственно ($\chi^2 = 7,46$; $p < 0,01$). Суммарная процентная доля *striata* в популяциях с дистантной территории следа (выборки сделаны в течение полевого сезона 1992 г. вблизи населенных пунктов Тыгиш (бывший), Рыбниково, Богатенково) у взрослых составляет 49,1, у сеголеток – 43,1 против 18,6 и 18,8 % в контрольной популяции.

Исследование биоаккумуляции у остромордых лягушек показало, что животные морфы *striata* накапливают в 5 раз (рис. 4) меньше Sr⁹⁰, чем бесполосые [13], марганца в 3,5 раза, хрома в 5 раз, никеля в 4 раза, олова в 6 раз, цинка в 2,5 раза меньше [22].

Изучение натриевой проницаемости кожи *R. arvalis* [18] показало серьезное ее снижение у полосатых особей (рис. 5).

Обнаруженная особенность кожи особей *striata* позволила совершенно по-новому взглянуть на специфику ее физиологии. Снижение кожной проницаемости для целого ряда веществ вызвало у них усиление роли легочного дыхания (в сравнении с бесполосатыми), что привело к увеличению кислородной емкости крови за счет роста уровня ге-

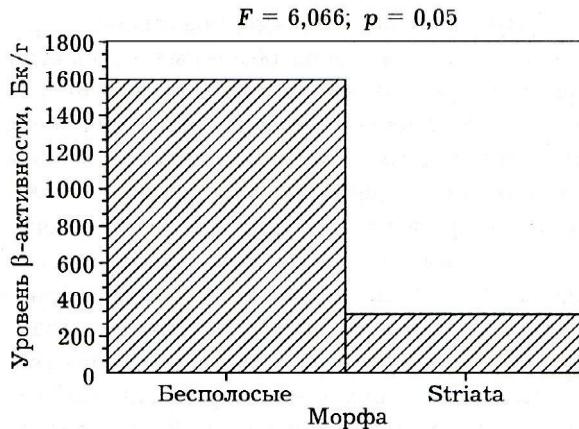


Рис. 4. Уровень β-активности костного материала *R. arvalis* с ВУРСа

моглобина. Интенсификация функции легких привела к повышению уровня метаболических процессов и, как следствие, к сокращению длительности жизненного цикла животных полосатой морфы – $2,8 \pm 0,16$ ($n = 71$) против ($3,3 \pm 0,19$) года ($n = 42$) ($F = 4,11$; $p < 0,0451$). Среди животных, населяющих территорию ВУРСа, не отмечено особей старше трех лет [13].

Низкая способность к биоаккумуляции и специфика гемопоэза, снижающая вероятность гемодепрессии, обусловили увеличение частоты встречаемости *striata* на территориях естественных и искусственных геохимических аномалий, в том числе и в случаях загрязнения радионуклидами. Физиологические особенности, стоящие за внешней стороной полиморфизма, могут существенно сказываться на дальнейшей судьбе видов в условиях антропогенных трансформаций среды.

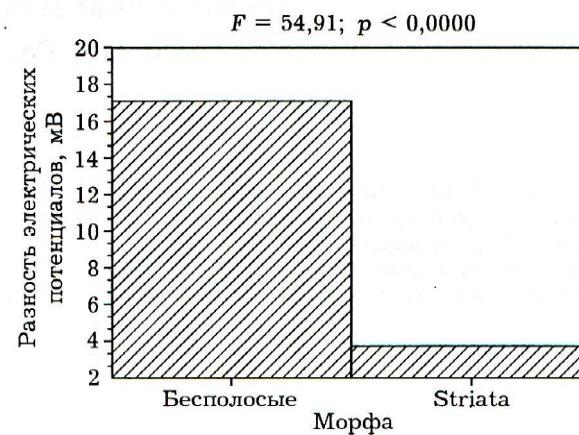


Рис. 5. Натриевая проницаемость кожи *R. arvalis*

Сохранение высокой эмбриональной смертности, низкий уровень обменных процессов, высокий уровень моноцитов в крови говорят о том, что высокий уровень загрязненности радионуклидами – по-прежнему серьезный фактор, влияющий на популяционные особенности, ведущий к векторизованному изменению генетической структуры популяции и представляющий собой “элементарное микроэволюционное явление” [23]. Процесс адаптациогенеза популяции к условиям существования, сложившимся на территории ВУРСа, протекает за счет селективной смертности физиологически различных фенотипов (различия эти носят преадаптивный характер) и еще далек от своей финальной стадии.

Автор выражает искреннюю благодарность Э. З. Гатиятуллиной, А. В. Леденцову, Н. М. Любашевскому, С. Д. Середюк, С. Ю. Терешину, Е. А. Трубецкой за участие в сборе, обработке и обсуждении материалов.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Л. Усачев, О. В. Тараков, Д. В. Семенов, Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале, М., Наука, 1993, 192–194.
2. К. Г. Елисеева, А. М. Войтович, М. В. Плоская, С. Э. Смаль, Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использование животного мира Белоруссии, Минск, 1989, 273–274.
3. К. Г. Елисеева, А. М. Войтович, М. В. Плоская, С. Э. Смаль, *Радиац. биол. Радиоэкол.*, 1994, 34: 6, 838–846.
4. О. А. Пястолова, В. Л. Вершинин, Е. А. Трубецкая, Э. З. Гатиятуллина, *Экология*, 1996, 5, 378–382.
5. Р. Лилли, Патогистологическая техника и практическая гистохимия, М., Мир, 1969, 645.
6. О. И. Епифанова, Гормоны и размножение клеток, М., Наука, 1965.
7. М. С. Гиляров, Методы почвенно-зоологических исследований, М., 1976, 12–29.
8. В. Л. Вершинин, С. Д. Середюк, *Экология*, 2000, 5, 361–366.
9. S. H. Hurlbert, *Ecology*, 1978, 59: 1, 67–77.
10. В. Г. Черданцев, С. М. Ляпков, Е. М. Черданцева, А. С. Северцов, Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале, М., Наука, 1993, 303–307.
11. В. Л. Вершинин, Э. З. Гатиятуллина, *Экология*, 1994, 5, 95–100.
12. C. B. Jorgensen, *J. Exp. Zool.*, 1982, 224: 3, 437–443.
13. О. А. Пястолова, В. Л. Вершинин, *Экология*, 1999, 1, 30–35.
14. J. J. Hickey, *New Zealand J. Agric. Res.*, 1960, 3, 332–344.
15. C. C. Henderson Jr., *Texas J. Sci.*, 1961, 13, 355–356.
16. C. S. Oplinger, *Herpetologica*, 1966, 22: 4, 276–283.
17. Н. В. Дабагян, Л. А. Слепцова, Объекты биологии развития, М., 1975, 442–462.
18. В. Л. Вершинин, С. Ю. Терешин, *Экология*, 1999, 4, 283–287.
19. Б. В. Тестов, Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Пермь, 1993.
20. Е. И. Исаева, С. О. Вязов, Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биологическая индикация, Тольятти, 1997, 292–296.
21. Е. Л. Шупак, Информационные материалы института экологии растений и животных, Свердловск, 1977, 36.
22. С. А. Шарыгин, Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Свердловск, 1980.
23. Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов, Очерк учения о популяции, М., Наука, 1973.

Specific Features of the Life Cycle of *R. arvalis* Nilss. at the Territory of East Ural Radioactive Trace

V. L. VERSHININ

Data obtained on the reproductive features, life duration, specificity of morphogenesis and genetic structure, trophic links, some physiological indices, bioaccumulation of moor frog inhabiting the territory of East Ural radioactive trace are generalized. It is shown that the stability of *R. arvalis* population existing for a long time under the conditions of radionuclide contamination is sustained due to the selective survival probability of the individuals with high stability of morphogenesis and inherent physiological features.