

УДК 591.597.6/9-11

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ АМФИБИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

© 1999 г. В. Л. Вершинин, С. Ю. Терешин

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

Поступила в редакцию 12.03.98 г.

На примере *Rana arvalis* Nilss. показаны особенности натриевой проницаемости кожи, обменных процессов и нервно-мышечной системы в условиях разного уровня урбанизации и загрязнения окружающей среды. Впервые обнаружено различие в кожной проницаемости полосатой и бесцветной морф. Некоторые из установленных закономерностей свидетельствуют о возможности применения физиологического состояния земноводных для более полной и объективной оценки состояния популяций, что позволяет определить глубину происходящих в них изменений.

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. «Популяция определяет свою судьбу, диктуя физиологическим состоянием слагающих ее индивидов...» (Шварц, 1973), что, однако, происходит до тех пор пока эти организмы остаются частью единой популяции.

По причине высокой чувствительности водных организмов к длительным воздействиям малых концентраций поллютантов состояние водных биоценозов в конечном итоге служит лучшим критерием изменений химизма воды (Буяновская, 1973). Многие авторы указывают на индивидуальные (и популяционные) реакции амфибий на загрязнение и урбанизацию (Плисс, Худолей, 1979; Rose, Harshbarger, 1977; Posvay, 1977). Наиболее информативны показатели, представляющие собой нормальные легко обратимые структурно-функциональные реакции, свойственные устойчивым в своем фенотипическом выражении организмам (когда относятся к амфибии) с более автономным развитием (Шмальгаузен, 1983). С.С. Шварц (1954) отмечал большую чувствительность морфофункциональных характеристик амфибий к присутствию микроэлементов в воде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Настоящая работа¹ основывается на материалах, полученных в результате изучения естественных популяций широко распространенной в городской черте Екатеринбурга остромордой ля-

гушки (*Rana arvalis* Nilss.). В зависимости от уровня антропогенной трансформации мы выделяем в пределах крупного промышленного города четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных (см. табл. 1). В основу разделения на зоны положена степень интенсивности жилой застройки (этажность, плотность и другие особенности застройки, освоенность территории человеком, также учитывается уровень загрязнения).

Для определения функционального состояния нервно-мышечных тканей использовался электростимулятор ЭСЛ-2, аккомодометр и хлорированные серебряные электроды с экранированной камерой, при исследовании натриевой проницаемости кожи – две пары хлорсеребряных электродов с агаровым электролитическим мостиком. Потребление кислорода изучалось с помощью цифрового анализатора кислорода АКЦ-2.

Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий

Известно, что в условиях значительного загрязнения у амфибий наблюдается изменение белкового и липидного обмена, увеличение массы мембран клеток, что, по-видимому, может снижать их проницаемость для поллютантов (Мисюра, 1989). Исследование натриевой проницаемости кожи остромордых лягушек (взрослых и сеголеток) выявило ряд значимых различий (табл. 1). Установлено, что проницаемость кожи животных зон много- и малоэтажной застройки была более чем вдвое ниже, чем у животных лесопарковой зоны и загородной популяции. Проницаемость кожи закономерно снижается обратно пропорционально градиенту загрязнения. Достоверность данной зависимости, полученной в 1993 г. на сеголетках *R. arvalis* и *R. temporaria*, была очень высока ($F = 8.432$; $p < 0.0001$). Межвидо-

¹ Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 97-04-48061).

Таблица 1. Натриевая проницаемость кожи лягушек (взрослых и сеголеток), мВ

Зона	Сеголетки				Взрослые	
	РЭП	N	РЭП (с КJ)	N	РЭП	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

Примечание. Здесь и далее: II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородный участок.

вые различия носили менее ярко выраженный характер ($p = 0.002$), и в целом натриевая проницаемость кожи травяной лягушки оказалась меньше, чем у остромордой. По данным 1994 г., различия в кожной проницаемости у сеголеток остромордой лягушки также были достоверно значимы ($F = 5.393$; $p = 0.002$). При воздействии раствора КJ на кожный лоскут значения РЭП у сеголеток зоны II 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 – РЭП у сеголеток зоны II остается на прежнем уровне, а у сеголеток других зон восстановления данного показателя до исходного уровня не происходит.

Проведенный анализ данных показал наличие значимых отличий между морфами – у особей *striata* проницаемость 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, которая является одним из важнейших условий, позволяющих сделать животным первый шаг к освоению новой среды (Шварц, 1980). Рост доли полосатой морфи в городских популяциях *R. arvalis* служит маркером изменения генетической структуры в новых условиях среды. Особенности проницаемости кожи объясняют, по каким причинам животные морфи *striata* получают селективные преимущества в популяциях, населяющих антропогенно трансформированные территории.

Потребление кислорода амфибиями

Как показали результаты исследований, потребление кислорода половозрелыми самцами остромордой лягушки – массового вида, широко распространенного на территории Екатеринбурга, – из различных популяций существенно различ-

чалось по величине в сравнении с контрольной группой. Так, потребление кислорода у животных IV зоны было на 17.3% выше, чем в контроле, у лягушек III зоны этот показатель был в 2 раза больше. Существенно выше, чем в контроле (на 72.4%), было потребление кислорода и у животных II зоны в сравнении с контрольной серией опытов (Вершинин, Терешин, 1992).

По данным 1993–1994 гг. из 14 животных, отловленных из пятисот–тысячекорийной зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), уровень потребления кислорода у взрослых *R. arvalis* зависит и от массы тела животных и от зоны обитания, но первая зависимость более значима ($F = 8.832$; $p < 0.0001$), чем зональная ($f = 4.987$; $p = 0.006$). С ростом урбанизации (табл. 2) вначале отмечается 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, 1980). В выборке животных с территории ВУРСа отмечен значительный спад рассматриваемого показателя, что, по нашему мнению, отражает специфику популяций, находящихся в условиях радиоактивного загрязнения. Описано резкое угнетение обменных процессов под действием радионуклидного загрязнения – гипоксигенации (Тестов, 1993).

С помощью традиционных зоологических методов установлено, 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, 1995). Сопоставление изменения уровня потребления кислорода и индекса печени сеголеток и взрослых животных в зависимости от уровня урбанизации показывает насколько сходна зональная динамика этих показателей. Это свидетельствует о наличии одинаковых изменений в популяциях урбанизированных территорий (см. табл. 2).

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 электрофизиологическими (Вершинин, Терешин, 1992) тестами также может быть использован в общем комплексе биоиндикационных методов, а также для оценки глубины адаптивных сдвигов в популяциях антропогенных ландшафтов.

Таблица 2. Потребление кислорода *R. arvalis* и индекс печени сеголеток и взрослых

Зона	Потребление O_2 , мл		Средний индекс печени, %			
	Сеголетки	N	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

Особенности функционального состояния возбудимых тканей

При трансформации среды наблюдаются специфические реакции животных на изменение условий; параллельно происходит отбор особей с более совершенной морфофункциональной реакцией, и популяция приобретает наследственно закрепленные морфофункциональные особенности. Этот путь энергетически не выгоден. Следующий этап – отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженных морфофункциональных приспособлений (Шварц, 1980). Уровень адаптации определяет глубину преобразований в популяции. В связи с этим вполне понятен интерес к изучению изменчивости функционального состояния возбудимых тканей организма – нервной и мышечной, определяющих подвижность особей и скорость реагирования на внешние факторы, а в конечном итоге – состояние организма в целом и, возможно, устойчивость данного вида в новых условиях.

Один из интегральных показателей функционального состояния возбудимых тканей организма наряду с возбудимостью – 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, Stampfli, 1975).

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

В настоящем разделе работы изучена специфика возбудимости и аккомодационной способности остромордых лягушек в условиях различного уровня загрязнения и урбанизации, а также рассмотрены связи исследуемых показателей с некоторыми популяционными характеристиками. Эксперименты проведены на 18 половозрелых самцах остромордой лягушки *R. arvalis* Nilss. в течение полевого сезона 1987–1988 гг. Живот-

ные были взяты из популяций различных зон городского ландшафта, выделенных в зависимости от характера застройки, уровня загрязнения, степени освоения территории человеком (Вершинин, 1995).

Результаты определения возбудимости нервной и мышечной тканей лягушек различных зон городской территории приведены в табл. 3. По данным двухфакторного дисперсионного анализа возбудимость нервной ткани лягушек имела достоверную зональную специфику ($p = 0.05$; $F = 2.632$), которая исчезала после 30-минутного отмывания ткани в свежем растворе Рингера. Относительно контроля достоверное снижение (порог возбуждения повышен) данного показателя отмечалось с ростом уровня антропогенного воздействия и загрязненности.

Возбудимость мышечной ткани обладала некоторыми особенностями, но, так как значимость различий была низкой, в данном случае можно говорить лишь о тенденции.

Меньшей возбудимостью (порог возбуждения повышен) обладали особи из II и III зоны, где на животных оказывается наибольшее антропогенное воздействие. Снижение возбудимости может быть одним из признаков адаптационных изменений физиологических систем организма к новым условиям 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 изменений возбудимости нервных тканей. По мере увеличения степени антропогенной трансформации среды обитания животных возбудимость их нервной ткани снижается (порог возбуждений для прямоугольных электрических импульсов прогрессивно растет). Вероятно, значения абсолютной возбу-

Таблица 3. Возбудимость нервной и мышечной тканей лягушек

Зона	Нерв				Мышца				Индекс сердца сеголеток	
	$V_0 \pm m$	N	$V_1 \pm m$	N	$V_0 \pm m$	N	$V_1 \pm m$	N	Cor, %	N
II	0.579 ± 0.059	11	0.454 ± 0.78	9	2.67 ± 0.83	12	3.87 ± 1.68	12	3.38 ± 0.04	708
III	0.433 ± 0.069	8	0.352 ± 0.88	7	2.42 ± 1.01	8	3.12 ± 2.06	8	3.16 ± 0.06	306
IV	0.457 ± 0.054	13	0.546 ± 0.78	9	1.72 ± 0.80	13	1.41 ± 1.76	11	3.03 ± 0.028	1376
K	0.383 ± 0.038	27	1.191 ± 0.46	26	2.26 ± 0.53	30	4.06 ± 1.08	29	2.88 ± 0.039	722

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

Таблица 4. Аккомодационная способность нервной и мышечной тканей лягушек

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	$L_2 \pm m$ ($T = 2.5$)	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		
K	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.

димости 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. 4. Константа аккомодации нервной ткани имела значимые зональные отличия ($p < 0.05$; $F = 3.018$). Константы аккомодации животных из III и IV зон были ниже в сравнении с этим показателем для животных II зоны и контроля. После 30-минутного отмывания нервной ткани в свежем растворе Рингера они сохранили специфику зональных отличий ($p < 0.05$; $F = 2.894$). Заметно сниженными оказались значения константы аккомодации в зонах III и IV по сравнению со II зоной и контролем.

Наибольшей аккомодационной способностью нервной ткани (наименьшие значения константы аккомодации) обладали животные III и IV зоны, то же касается и показателей динамики константы аккомодации. 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. 4). Наименьшей константой аккомо-

дации (наибольшей аккомодационной способностью) мышечной 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 в контрольной группе она оказалась несколько сниженной относительно других зон (но эти различия статистически не значимы). Полученные результаты свидетельствуют о том, что 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). Константы аккомодации нервной и мышечной ткани лягушек из всех исследованных зон города достоверно не отличались от таковой у контрольной группы животных. То же наблюдалось после 30-минутного ее отмывания в свежем растворе Рингера.

Итак, установлено, что животные II и III зон обладают низкой нервной возбудимостью (высоким порогом возбуждения) по сравнению с контрольными – 0.579–0.433 против 0.457–0.383 м с. Это может быть связано с повышением фактора

беспокойства в таких популяциях и высокой двигательной активностью личинок и сеголеток, обусловленной у первых, кроме прочего, гиперактивностью под действием поллютантов (Taylor et al., 1990), о чем также косвенно свидетельствует высокий индекс сердца сеголеток этих зон (Вершинин, 1992). Картина изменения порога возбуждения и индекса сердца весьма сходна (см. табл. 3). Скорее всего, наблюдавшиеся 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 отмыкания тканей в растворе Рингера отличия нивелировались.

Константа аккомодации нервных тканей у животных III и IV зон и ее динамика оказались достоверно ниже (3.49 и 3.92 против 5.0 и 5.38 м с во II зоне и в контроле соответственно, при $p = 0.038$; $F = 3.018$), что свидетельствует о наивысшей аккомодационной способности, т.е. о наличии адаптивных физиологических изменений при отсутствии значительных популяционных различий там, где антропогенный прессинг не достигает максимальных значений. По-видимому, животные из загородной популяции обладают меньшей аккомодационной способностью, так как обитают вне зоны значительного антропогенного воздействия, а популяции II зоны обладают рядом глубоких качественных отличий популяционного ранга (Вершинин, 1995), что снижает роль физиологических адаптаций. Физиологические компенсации как путь приспособления к различным условиям среды весьма совершенны, но энергетически невыгодны (Шварц, 1980). Вероятно, возбудимость нервных тканей может отражать степень беспокойства и уровня загрязненности в условиях урбанизации, а аккомодационная способность нервных тканей отражает уровень адаптивных изменений в популяциях при антропогенной трансформации среды.

Проведенные исследования позволили установить ряд физиологических адаптаций в популяциях *R. arvalis* городской черты, а также более рельефно и разносторонне оценить результаты, полученные ранее на тех же популяциях с использованием зоологических методик. Сочетание различных методов при соответствующем подходе — одно из перспективных направлений получения наиболее адекватной и разносторонней информации о процессах, протекающих на разных структурных уровнях организации биоты. Это дает возможность установить наиболее общие закономерности изучаемых процессов, а также оценить глубину и направленность наблюдаемых сдвигов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буяновская А.А. Об установлении ПДК в водной среде // Водные ресурсы. 1973. № 4. С. 124–127.

Вершинин В.Л. Морфофизиологические особенности сеголеток бурых лягушек на городских территориях // Животные антропогенных ландшафтов. Екатеринбург, 1992. С. 3–11.

Вершинин В.Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного города // Экология. 1995. № 4. С. 299–306.

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.

Добрицкий 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.

Мисюра А.И. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

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

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., Вершинин В.Л. Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий // Актуальные проблемы экологии: Экологические системы в естественных и антропогенных 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.

Ходоров Б.И. Проблема возбудимости. Л.: Медицина, 1969. 301 с.

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. Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР. 1973. Вып. 9. С. 35–45.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Bretag A.H., Stampfli R. Differences in action potentials and accommodation of sensory and motor myelinated nerve fibres as computed on the basis of voltage clamp data // Pflugers Arch. 1975. V. 354. P. 257–271.

Hosvay G. Effect of urbanization on the herpetofauna of a settlement at the Tisza (Szeged) // Tiscia. 1977. V. 12. P. 123–130.

Rose F.L., Harshbarger J.C. Neoplastic and possibly related skin lesions in neothenic Tiger salamanders from a sewage lagoon // Science. 1977. V. 106. № 4287. P. 315–317.

Taylor D.H., Steele C.W., Strickler-Shaw S. Responses of green frog (*Rana clamitans*) tadpoles to lead-polluted water // Environ. Toxicol. and Chem. 1990. V. 9. № 1. P. 87–93.