

ВЕРШИНИН ВЛАДИМИР ЛЕОНИДОВИЧ

На правах рукописи

УДК 591: 597.6

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ
УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

03.00.16. Экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук



Екатеринбург, 1997

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии Наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Л.М.СЮЗЮМОВА

доктор биологических наук, профессор В.В.РУСАНОВ

доктор биологических наук, профессор Б.С.КУБАНЦЕВ

Ведущая организация: Уральский государственный
университет

Защита состоится "11" _____ марта _____ 1997 года в 10 часов

на заседании специализированного совета Д.002.05.01 Института экологии
растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, Екатеринбург,
ул. 8 Марта, 202

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии
растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "11" _____ февраля _____ 1997г.

Ученый секретарь

специализированного совета,

кандидат биологических наук _____ М.Г. Нифонтова

Актуальность исследования.

В течение достаточно продолжительного времени хозяйственная деятельность человека носит глобальный характер и достигает планетарных масштабов. Сейчас даже неспециалисту известно о глобальных изменениях, происходящих в биосфере нашей планеты в результате деятельности человеческого общества. Результаты этой деятельности легко обнаруживаются во всех трех средах. По объемам она сопоставима с геологическими процессами, что не может не сказываться на состоянии биоты и путях ее эволюции. Человечество, если понимать его роль полностью, следует рассматривать как уникальный интегрированный естественный компонент экосистем, его повсеместное присутствие делает экосистемы Земли наиболее открытыми с точки зрения обмена веществом и энергией. Ареной быстрых эволюционных изменений в первую очередь становятся популяции на наиболее измененных и загрязненных человеком территориях.

Особое место среди таких трансформированных ландшафтов принадлежит городам и городским агломерациям. Урбанизированные ландшафты - уникальные образования, появившиеся в результате взаимодействия развивающегося индустриального человеческого общества с естественными экосистемами. На территориях городских агломераций, в результате дробления ареалов и появления изоляционных барьеров происходят резкие изменения в экологической структуре популяций, меняется демографический состав и резко снижается численность, возникают условия, способствующие быстрому преобразованию генетической структуры, мобилизации скрытой изменчивости для адаптивного преобразования популяционной структуры и изменения нормы реакции, что может оказывать существенное влияние на эволюционную судьбу таких группировок.

Цели и задачи исследования.

Целями изучения видовых сообществ амфибий городских агломераций было:
- Проанализировать становление специфики изучаемых сообществ, видов и популяций с усилением урбанизации и загрязнения среды и выделить среди сформировавшихся в городских сообществах земноводных особенностей негативную

и адаптивную составляющие. Показать изменение роли данной группы позвоночных в антропогенных биоценозах.

- Указать направленность микроэволюционных преобразований в городских популяциях амфибий и выявить наиболее общие закономерности наблюдаемой трансформации.

- Определить наиболее толерантные, экологически пластичные виды и описать механизмы поддержания устойчивости. Привести показатели удобные для использования в практике экологического мониторинга.

Для этого в нашей работе решались следующие задачи:

- Изучить особенности условий среды обитания и всех этапов жизненного цикла амфибий на территории городских агломераций.

- Сопоставить специфику фенооблика и структуру изменчивости в популяциях антропогенных ландшафтов и в природных сообществах.

- Провести многоплановое сравнительное исследование структуры городских и природных популяций земноводных и ее динамики. Сравнить функциональную специфику популяций (включая трофические связи) из зон с различным уровнем урбанизации у разных видов амфибий, проанализировать причины сходства и различия.

Научная новизна и практическая значимость.

Впервые проведено комплексное исследование видовых сообществ амфибий, обитающих на территории крупной городской агломерации. Показаны основные негативные и адаптивные тенденции, наличествующие в исследуемых популяциях на всех этапах жизненного цикла. Установлены механизмы формирования и функционирования изучаемых видовых комплексов. Выявлена структурно-функциональная специфика, особенности репродуктивной стратегии и ее разнообразие, способствующие успеху воспроизводства в новых условиях среды. Ряд установленных закономерностей свидетельствует о наличии определенных микроэволюционных сдвигов в изучаемых популяциях.

Сформулирована концепция трансформации видового комплекса земноводных в условиях промышленного загрязнения в сочетании с прогрессирующей урбанизацией.

Положения, выносимые на защиту:

Условия городских местообитаний амфибий способствуют формированию структурно-функциональной специфики популяций, что выражается в поведенческих, физиологических, морфологических и генотипических особенностях этих группировок, а также в скорости обменных процессов на уровне особей и экосистем.

Селективная выживаемость и специфика энергетики приводят к возникновению особой половозрастной структуры, изменению стратегии размножения и ее разнообразию, что способствует увеличению репродуктивного потенциала популяций и обеспечивает существование пространственно ограниченных малочисленных изолятов.

Некоторые из установленных особенностей свидетельствуют о наличии определенных микроэволюционных сдвигов в изучаемых популяциях, дают возможность оценить уровень трансформированности природных сообществ и могут стать существенным звеном в системе экологического мониторинга и биоиндикации.

Апробация и публикации

Список трудов В.Л.Вершинина составляет 77 работ, практически все труды посвящены диссертационной тематике. За последние 5 лет по материалам диссертации опубликовано 4 статьи (4 в печати) и 8 тезисов (4 в печати). Материалы исследований В.Л.Вершинина вошли в сводный том "Охрана атмосферы и предельно допустимые выбросы г.Свердловска" составленного по постановлению Совмина СССР от 1.12.1978г., отчет по Проекту N93-04-7888 "Микроэволюция сообществ животных в условиях загрязнения и урбанизации "Российского фонда фундаментальных исследований, 2 отчета по ГНТП "Экологическая безопасность России" (тема N 5.1.4.1.) и 3 отчета по международной программе "Declining

Amphibian Populations Task Force" группы "Урал-1" в которой автор возглавляет работу региональной группы.

Результаты исследований докладывались на Всесоюзных герпетологических конференциях в 1981, 1985, 1989гг, на всесоюзных конференциях "Вид и его продуктивность в ареале" (Свердловск, 1984), "Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях" (Свердловск, 1987г.), "Экология популяций" (Новосибирск, 1988), "Экология хвостатых земноводных" (Москва, 1990), "Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика" (Екатеринбург, 1996), международном научно-практическом совещании "Новые методы исследования природных популяций" (Москва, 1995), а также опубликованы в материалах региональных конференций "Проблемы рационального использования воспроизводства и экологического мониторинга лесов", "Реализация государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона" (Екатеринбург, 1994), всесоюзных конференций "Проблемы экологии Прибайкалья" (Иркутск, 1982), "Ускорение социально-экономического развития Урала" (Свердловск, 1989), "Фенетика природных популяций" (Борок, 1990) и международных симпозиумов "Urban ecological studies in Central and Eastern Europe" (Warszawa, 1986), "Зооиндикация и экотоксикология животных в условиях техногенного ландшафта" (Днепропетровск, 1993), Second World Congress of Herpetology (Adelaide, 1993), "Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность" (Днепропетровск, 1995), "Sustainable development: system analysis in ecology" (Севастополь, 1996).

Методологические аспекты работы опубликованы в сборнике "Биоиндикация наземных экосистем" (Свердловск, 1990). Методические разработки применялись на практике при выполнении работ по экспертной оценке состояния экосистем в районе НТМК (г.Нижний Тагил) в 1988г., при выполнении хоздоговорных исследований на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа в Свердловской (1992) и Челябинской (1993) области и др. Даны экспертные заключения по экологической ситуации для Екатеринбургского горсовета, Чкаловского райсовета и комитету по

охране природы (г.Екатеринбург), проведена судебная экспертиза по разливу дизельного топлива в г.Богдановиче для Свердловской транспортной прокуратуры.

В 1988 году в составе коллектива авторов награжден серебряной медалью ВДНХ (свидетельство N188). Результаты работы в течение последних 4-х лет используются в чтении лекций при проведении научно-полевой практики иностранных аспирантов и студентов университетов Эдинбурга, Глазго, Брюсселя, Ньюкастла, Шеффилда, Лондона, Торонто, Сан-Диего и др.

Структура и объем диссертации.

Диссертация изложена на 281 странице машинописного текста, состоит из введения, 11 глав, заключения, выводов, списка использованной литературы и приложений. Работа иллюстрирована 27 таблицами и 16 рисунками.

Глава 1. ПОПУЛЯЦИИ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ СРЕДЫ.

В главе приводится обзор специальной литературы по различным аспектам влияния антропогенных факторов на популяции земноводных.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, ЛАНДШАФТНАЯ ТИПИЗАЦИЯ.

Работа основывается на материалах, полученных в результате исследования естественных группировок амфибий городской черты. Основная часть материалов собрана на территории городской агломерации Екатеринбурга и в пригороде с 1977 по 1995 г. (в 1980-1981гг. собраны данные на городской территории Челябинска и Серова).

На основании литературных данных и собственных материалов была разработана типизация городских ландшафтов.

I зона. Часть города (в большей мере центральная) с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы.

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

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

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

В качестве контрольного был выбран участок в 23 км от г.Екатеринбурга, населенный остромордой лягушкой, сибирским углозубом, обыкновенным тритоном и серой жабой.

Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований в ходе работы была подтверждена данными гидрохимических анализов основных водоемов из мест обитания. Анализы выполнены в 1980-81, 1987-89 гг.

Объектом исследований служили все встречающиеся в городской черте Екатеринбурга виды амфибий. В работе использованы данные, полученные при обследовании 443 взрослых и 312 сеголеток сибирского углозуба, 308 взрослых и 148 сеголеток обыкновенного тритона, 491 взрослой и 2534 сеголеток травяной лягушки, 366 взрослых и 9426 сеголеток остромордой лягушки, 123 взрослых и 983 сеголеток озерной лягушки.

Оценивалась плодовитость животных, диаметр яиц, отмечались аномальные кладки, особенности фенологии. Проведены полевые и экспериментальные исследования динамики численности и выживаемости бурых лягушек, стандартными зоологическими методами изучались морфологические и морфофизиологические особенности животных, учитывались частоты морфологических аномалий. Выполнено исследование размерно-возрастных особенностей бурых лягушек, проанализированы особенности трофических связей амфибий в городских экосистемах. Кроме зоологических методик совместно с Екатеринбургским медицинским научным центром проведена серия биофизических исследований. Изучена специфика нервно-мышечной возбудимости в зависимости от степени

трансформации среды, натриевая проницаемость кожи и уровень потребления кислорода на примере остромордой лягушки. Статистическая обработка проведена с использованием прикладных статистических пакетов Statgraf и Systat.

Глава 3. ОСНОВНЫЕ ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЕМОВ.

Проведенные исследования химии водной среды подтвердили корректность нашей изначально формальной типизации мест обитания амфибий.

Установлены значимые различия в pH ($F=2,663$; $p=0,05$) в городской черте pH ближе к 7,0 - за городом к 6,5. Общая минерализация существенно ($F=9,836$; $p=0,0008$) выше на территории городской агломерации; значимо больше концентрации синтетических поверхностно-активных веществ ($F=3,672$; $p=0,018$) и количество быстроокисляемой кислородом органики - показатель БПК₅ ($F=2,99$; $p=0,036$), что свидетельствует о возросшей эвтрофикации городских водоемов. В городских популяциях земноводных все фазы жизненного цикла от яйца до имаго протекают в среде с существенно измененным химизмом, что ведет к значительным изменениям в формообразовании, изменчивости, появлению адаптаций и в конечном итоге во многом определяет популяционную специфику городских сообществ амфибий.

Глава 4. ОПИСАНИЕ МЕСТООБИТАНИЙ ЗЕМНОВОДНЫХ.

В главе приведены описания основных мест обитания земноводных с картами-схемами, помещенными в приложении 2.

Глава 5. СПЕЦИФИКА ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНЫХ ВИДОВ ЗЕМНОВОДНЫХ НА УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ; ЧИСЛЕННОСТЬ И ПЛОТНОСТЬ В ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ АМФИБИЙ.

История развития промышленности на Урале насчитывает уже более 270 лет. Большинство крупных уральских городов основывались как заводы, поэтому проблема промышленного загрязнения здесь возникла одновременно с поселками. Для промышленных районов Урала характерно значительное комплексное загрязнение вод, почвы и атмосферы, существующее длительное время и на обширных территориях. Здесь сложился уникальный комплекс городских агломераций с высокой концентрацией крупных промышленных предприятий, в течение длительного времени оказывающий значительное воздействие на окружающую среду, изменение которой, в свою очередь, не могло не привести к возникновению новых видовых сообществ и качественно специфических популяций. На видовых комплексах земноводных и микрофауны почвенных беспозвоночных установлено, что во всех изучаемых видовых сообществах с ростом загрязнения и антропогенных воздействий отмечается общее снижение численности животных, меняется соотношение видов и трофических групп, сокращается видовое разнообразие, появляются виды не характерные для естественных экосистем данной географической зоны, наблюдается дробление сплошных ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнородности. Фрагментация местообитаний может влиять на весь комплекс процессов, протекающих в экосистемах. Малые водоемы, служащие местами размножения и обитания земноводных, в большинстве случаев имеют техногенное происхождение и были колонизированы амфибиями из естественных, уже исчезнувших местообитаний.

К настоящему моменту по широте распространения в городской черте Екатеринбурга виды (в порядке убывания) располагаются следующим образом - остромордая лягушка, травяная лягушка, озерная лягушка и обыкновенный тритон, сибирский углозуб. Не встречается на городской территории и в лесопарках типично лесной вид - серая жаба. Из 27 мест обитания амфибий в городской черте и пригороде, существовавших к началу исследований, 11 уничтожены в ходе хозяйственной деятельности.

Численность популяций аборигенных видов, населяющих зону много- и малоэтажной застройки, за 10 лет повсеместно сократилась. В популяциях

лесопаркового пояса увеличилась численность вида-доминанта - остромордой лягушки, а в деградирующих участках лесопарковой зоны стали реже встречаться сибирский углозуб и обыкновенный тритон. Численность и соотношение видов земноводных зависят от способности популяций к воспроизводству в измененных условиях среды. Изучение размещения амфибий и их популяционных особенностей на городской территории показало, что в этих условиях преимуществом обладают молодые в эволюционном отношении виды, широко распространенные в городской черте (часто доминирующие и в естественных экосистемах) и хорошо воспроизводящиеся.

Глава 6. ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ (На примере встречаемости морфы "striata" в популяциях остромордой и озерной лягушки).

Внутрипопуляционный полиморфизм, обусловленный генетической гетерогенностью природных популяций определяет ее адаптивные возможности и может служить основой для последующих микроэволюционных преобразований, являясь "мобилизационным резервом внутренней изменчивости" (Гершензон, 1941). При изменении среды в некоторых случаях могут приобрести положительное значение комбинации и отдельные мутации, которые раньше были индифферентными или вредными. Всякое заметное различие в полезных признаках должно рассматриваться уже как указание на эффективность естественного отбора (Шмальгаузен, 1983).

С.С.Шварц (1980) отмечал, что в зависимости от условий среды, в том числе и таких, как видовой состав амфибий, населяющих водоем, формируются фенотипически различные сеголетки. Поэтому анализ фенотипических особенностей представляет один из методов контроля за изменениями популяционной структуры группировок амфибий.

В нашем случае это частота встречаемости особей со светлой дорсомедиальной полосой на спине (striata) в популяциях *R.arvalis* и *R.ridibunda*. Известно, что у многих видов амфибий в том числе и у остромордой лягушки в

популяциях наиболее подверженных антропогенному воздействию возрастает доля морфы *striata* (Топоркова, 1985; 1978; Вершинин, 1987б, 1990в,г; Гоголева, 1989; Колякин, 1993). Название и детальное описание этой морфы приведено Е.Шрейбером (Schreiber, 1912). Наличие - отсутствие светлой дорсомедиальной полосы у остромордой лягушки определяется действием одного диаллельного аутосомного гена "*striata*" (Щупак, 1977) при полном доминировании аллеля, определяющего наличие полосы).

Для городских популяций остромордой и озерной лягушки установлено устойчивое смещение соотношения частоты морфы *striata* в сравнении с

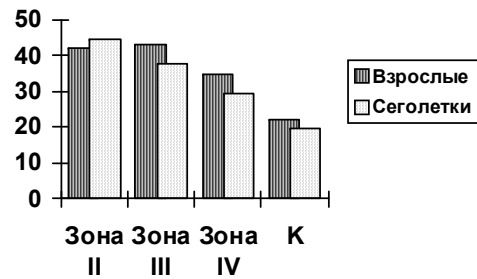


Рис.1 Встречаемость морфы *striata* у *R.arvalis* (в%)

естественными популяциями (рис. 1). Исследование натриевой проницаемости кожи *R.arvalis* (см. гл.7) выявило значимые отличия между морфами - у особей *striata* проницаемость вдвое ниже (при разных режимах тестирования значимость различий - p изменялась от 0,004 до 0,0005). Благодаря наследственно обусловленной физиологической специфике животные этой морфы получают селективные преимущества в популяциях, населяющих антропогенно трансформированные территории. О существовании физиологических особенностей у особей данной морфы упоминает ряд авторов (Шварц, Ищенко, 1968; Добринский, Малафеев, 1974; Рункова, 1975; Ищенко, 1978б; Шарыгин, 1980а,б; Гоголева, 1989). Виды одного рода могут иметь гомологичные гены и проявлять одинаковую изменчивость (Вавилов, 1967). Т.к. тот же вариант наследования полосы доказан для 3-х видов бурых лягушек и одного вида зеленых логично предположить, что многие особенности фенотипа *striata* могут быть свойственны и другим видам этого рода.

Встречаемость полосатой морфы у взрослых озерных лягушек на городской территории Екатеринбурга составляет 99,2%($n=120$), а у сеголеток - 36,2% ($n=914$) значимость различий $p < 0,001$. В популяции озерной лягушки, возникшей также в результате интродукции в Верхнем Тагиле, встречаемость этой морфы у сеголеток составила 19%, у взрослых - 60% (Топоркова, 1978).

Очевидно, животные морфы *striata* обладают селективными преимуществами в популяциях амфибий техногенной зоны Уральского региона. Высокая смертность на ранних этапах личиночного развития в условиях загрязнения, изоляции и низкой численности приводит к выживанию более крупных жизнеспособных особей или животных, обладающих рядом наследственно обусловленных физиологических особенностей, дающих селективные преимущества в новых условиях среды. Так формируются фенотипически специфичные популяции амфибий городской черты, причем некоторые из фенотипических особенностей отражают адаптивные изменения в их генетической структуре.

Глава 7. ДИНАМИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АМФИБИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМИРОВАННОСТИ ЭКОСИСТЕМ.

Индивидуальная приспособляемость имеет огромные преимущества в случае быстрых изменений среды. Это - первые шаги дальнейшего преобразования вида в более медленном процессе эволюции (Шмальгаузен, 1983). "Популяция определяет свою судьбу, дирижируя физиологическим состоянием слагающих ее индивидов ..." (Шварц, 1973) что однако, происходит до тех пор пока эти организмы остаются частью единой популяции. Изучение физиологической специфики животных из популяций, находящихся в экстремальных условиях трансформированной человеком среды мест обитания позволяет за небольшой (в сравнении с зоологическими методиками) срок получить новые сведения об адаптивных и микроэволюционных процессах в популяциях, населяющих антропогенные ландшафты.

7.1. Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий.

Высокая чувствительность морфофизиологических характеристик амфибий к присутствию микроэлементов в воде во многом обусловлена такой характерной биологической особенностью земноводных, как высокая кожная проницаемость, которая делает их в высшей степени уязвимыми по отношению к загрязнению среды. В условиях значительного загрязнения у амфибий наблюдается увеличение массы мембран клеток, что, по-видимому, может снижать их проницаемость для поллютантов (Мисюра, 1989).

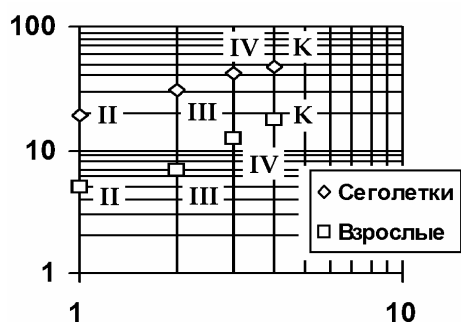


Рис.2 Натриевая проницаемость кожи *R.arvalis* (в мВ).

Исследование натриевой проницаемости кожи остромордых лягушек (взрослых и сеголеток) выявило, что проницаемость кожи животных зон много- и малоэтажной застройки была более чем вдвое ниже, чем у животных лесопарковой зоны и загородной популяции (рис.2). Проницаемость кожи снижается обратно-пропорционально градиенту загрязнения. Достоверность данной зависимости была очень высока (в 1993г - $F=8,432$; $p<0,0001$, в 1994г. - $F=5,393$; $p=0,002$). Проведенный анализ показал наличие значимых отличий между морфами - у особей *striata* проницаемость существенно ниже (при разных режимах тестирования - значения p изменялись от 0,004 до 0,0005). Зональные различия в кожной проницаемости обусловлены исключительно ростом доли полосатых особей в популяциях зон II и III. Т.е., в данном случае уместно говорить о наличии преадаптации. Преадаптации являются одним из важнейших условий, позволяющих сделать животным первый шаг к освоению новой среды (Шварц, 1980). Рост доли полосатой морфы в городских популяциях *R.arvalis* служит маркером изменения генетической структуры в новых условиях среды. Благодаря изученным особенностям проницаемости кожи становится очевидным по каким причинам животные морфы *striata* получают селективные преимущества в популяциях, населяющих антропогенно трансформированные территории.

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

Как показали результаты исследований потребления кислорода на примере остромордой лягушки - животные из различных популяций существенно различались по величине поглощения кислорода от контрольной группы. Так, потребление кислорода у животных IV-ой зоны было на 17,3 % выше, чем в контроле. Данный показатель у лягушек III-й зоны превышал значения в контрольной серии в 2 раза (рис.3).

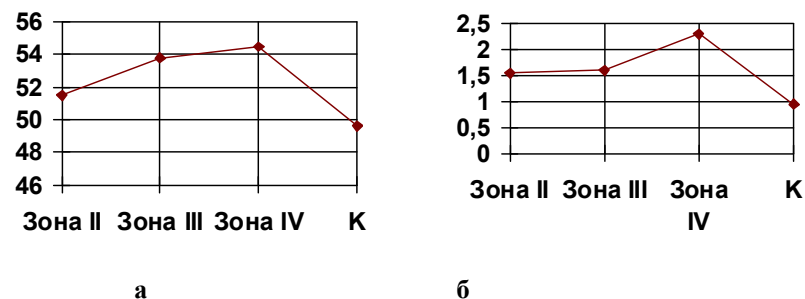


Рис.3 Динамика индекса печени сеголеток *R.arvalis* (а - в%) и потребления кислорода (б - в $mg/l \times 10^{-3}$) в зависимости от степени урбанизации

Существенно выше чем в контроле (на 72,4%) было потребление кислорода и у животных II-ой зоны. Таким образом, животные из популяций, подвергающихся антропогенному воздействию отличаются более высоким уровнем обменных процессов, некоторое снижение данного показателя в популяциях зоны II, может свидетельствовать о наличии адаптивных изменений более высокого уровня нежели энергоёмкие физиологические (Шварц, 1969, 1980).

В популяциях амфибий городской черты преобладают крупные энергоемкие особи, а также животные, имеющие высокий уровень обменных процессов. Сопоставление изменения уровня потребления кислорода и индекса печени сеголеток и взрослых животных в зависимости от уровня урбанизации указывает на сходство зональной динамики этих показателей, свидетельствующих о наличии одних и тех же изменений в популяциях урбанизированных территорий. Показатель потребления кислорода амфибиями в сочетании с другими биофизическими (Терешин, Вершинин, 1989) и электрофизиологическими (Вершинин, Терешин, 1989) тестами также может быть использован для оценки глубины адаптивных сдвигов в популяциях антропогенных ландшафтов.

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

При трансформации среды обитания наблюдаются специфические реакции животных на изменение условий; параллельно - отбор особей с более совершенной морфофизиологической реакцией, и популяция приобретает наследственно закрепленные морфофизиологические особенности. Этот путь энергетически не выгоден. Следующий этап - отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженных морфофизиологических приспособлений (Шварц, 1980). Уровень адаптации определяет глубину преобразований в популяции

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, Stampfl, 1975; Schlue, 1976).

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 ($p=0,05$; $F=2,632$). Это может быть связано с повышением фактора беспокойства в таких популяциях и высокой двигательной активностью личинок и сеголеток, о чем также косвенно свидетельствует высокий

индекс сердца сеголеток этих зон. Картина изменения порога возбуждения и индекса сердца весьма сходны (рис.4).

Константа аккомодации нервных тканей у животных III и IV зоны 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 $p<0,05$; $F=3,018$), что говорит о наивысшей аккомодационной способности, т.е. о наличии адаптивных физиологических изменений при отсутствии значительных популяционных различий там, где

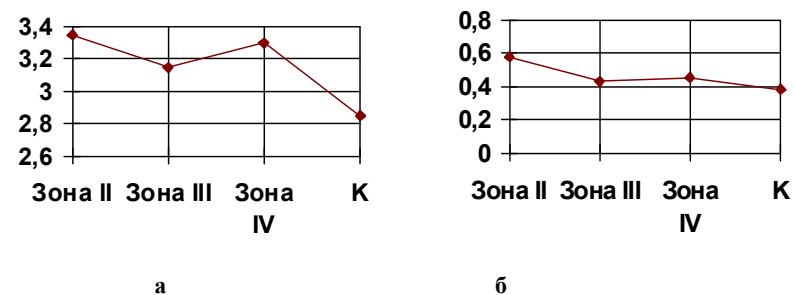


Рис.4 Динамика изменения индекса сердца сеголеток *R.arvalis* (а - в %) и порога возбуждения нервной ткани (б - в В) в зависимости от степени урбанизации.

антропогенный прессинг не достигает максимальных значений.

Динамика изменения константы аккомодации мышечной ткани в зависимости от уровня урбанизации отличается от таковой для нервной ткани. Наименьшей константой аккомодации (наибольшей аккомодационной способностью) мышечной ткани обладают лягушки II зоны. Уменьшение аккомодационной способности отмечено в соответствии со снижением антропогенной нагрузки.

Животные, испытывающие относительно малое и среднее по интенсивности антропогенное воздействие характеризуются сравнительно большими адаптационными возможностями нервной системы, а особи из популяций, испытывающих максимальную нагрузку, характеризуются относительно большими адаптивными возможностями мышечной ткани по сравнению с контрольной группой.

Физиологические компенсации как путь приспособления к различным условиям среды весьма совершенны, но энергетически невыгодны (Шварц, 1974а).

Вероятно, возбудимость нервных тканей может отражать степень беспокойства и уровень загрязненности в условиях урбанизации, а их аккомодационная способность позволяет оценить глубину адаптивных изменений в популяциях при антропогенной трансформации среды.

Условия городских местообитаний амфибий приводят к формированию структурно-функциональной специфики популяций, выражающихся в поведенческих, физиологических, биохимических и морфологических особенностях этих группировок и скорости обменных процессов. Сложившиеся в результате процесса урбанизации и загрязнения популяции земноводных обладают высоким потенциалом устойчивости и адаптивных возможностей нервно-мышечной системы. Структура и механизм кожной проницаемости таких животных ориентирован на существенные изменения в химизме водной среды, а скорость обменных процессов высока (относительно естественных популяций), что позволяет противостоять стрессовым воздействиям окружающей среды местообитаний антропогенных ландшафтов.

Некоторые из установленных особенностей могут отражать наличие микроэволюционных процессов в изучаемых популяциях, а также дают возможность быстро оценить уровень загрязненности и трансформированности рассматриваемых сообществ.

Индивидуальная адаптация (аккомодация), устанавливается всегда на базе исторически выработавшейся наследственной структуры, т.е. она всегда результат определенной унаследованной нормы реакции. Все эти "непосредственные" приспособления известны в особенности у высших животных. Они являются выражением широкой способности к адаптивным реакциям, выработавшейся в результате длительной истории организмов, сопровождающейся усложнением и расширением их унаследованной "нормы реакции" (Шмальгаузен, 1983). Именно по этой причине исследование физиологических реакций, возникающих у животных при быстрых изменениях среды и обусловленных нормой реакции, более информативны нежели индивидуальные патологические отклонения.

Глава 8. ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ОБЛИК И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ.

8.1. Морфофизиологические особенности сеголеток бурых лягушек а городских территориях.

Экологические особенности роста и развития животных формируют популяционную специфику, проявляющуюся в ряде особенностей к которым относится и такой показатель, как относительный вес некоторых органов (Шварц и др., 1968). Этот показатель позволяет (хотя и приблизительно) получить представление о физиологическом состоянии особи на конкретный момент с помощью традиционных зоологических методов. Биогеохимические аномалии могут приводить к существенным изменениям индексов внутренних органов (Шварц, 1954) в ту или иную сторону, в зависимости от микроэлементного фона среды.

Сравнение динамики значений индексов сердца сеголеток и взрослых животных остромордой лягушки в популяциях, находящихся на городской территории и за ее пределами, позволяет говорить об имеющихся различиях ($p=0,05$) в этих группах.

В динамике разности индексов печени метаморфозировавших животных (53 стадия, по Дабагяну, Слепцовой, 1975) и животных, достигших 54 стадии отмечена положительная связь ($r=0,57$; $t_z=1,6$) у сеголеток популяций зон много- и малоэтажной застройки. Иначе выглядит динамика разности индексов $Nep\%$ в популяциях лесопарковой зоны и за городом, где также установлена положительная связь ($r=0,62$; $t_z=2,25$). Сравнение динамики индексов сердца и печени сеголеток травяной лягушки из популяций зон много- и малоэтажной застройки не выявило значимых различий по этим показателям, тогда как между динамикой разности индексов печени метаморфозировавших животных и проживших две недели на суше, отмечена положительная связь ($r=0,56$; $t_z=0,63$).

Сопоставление морфофизиологии выборок взрослых животных из популяции зоны многоэтажной застройки и загородной популяции показало, что в зоне II индексы печени и сердца существенно ($p<0,0001$) ниже чем в контроле. Относительно низкий индекс печени у животных зоны многоэтажной застройки может определяться значительными энерготратами данного вида на адаптацию в сравнении с более экологически пластичной - остромордой лягушкой. Малые

значения индекса сердца взрослых особей могут быть обусловлены поведенческой спецификой и особенностями пространственной структуры городских популяций - необходимость значительную часть времени проводить в укрытиях и ограниченные размеры наземной части городских изолятов, что несмотря на усиление фактора беспокойства приводит к ограничению подвижности. Индекс сердца взрослых *R.arvalis* также низок в городской черте. Высокие значения индекса сердца у сеголеток остромордой лягушки в популяции городской черты, на наш взгляд, отражают рост двигательной активности личинок и сеголеток, вызванной частой посещаемостью мест обитания.

Проведенные физиологические исследования взрослых остромордых лягушек из популяций с городских и пригородных территорий показали сходство картины зональных различий в потреблении кислорода и индексов печени, а также индексов сердца сеголеток и порога возбуждения мышцы. Это говорит о реальном существовании определенных закономерных изменений в городских популяциях амфибий и о возможности применения морфофизиологических индексов для популяционных исследований сдвигов в организме животных, происходящих под действием антропогенных факторов.

Анализ многолетней динамики данных показателей не только свидетельствует о наличии ряда взаимозависимых морфофизиологических особенностей у животных из популяций, расположенных на городской территории, но и позволяет говорить о специфике динамики этих показателей. Они связаны, на наш взгляд, с различиями в уровне обменных процессов, с адаптивными изменениями, ведущими к дополнительным энерготратам (Шварц, 1980) и в отдельных случаях с реакциями интоксикации при резких изменениях химического фона городских территорий.

8.2. Основные морфометрические признаки и их изменчивость.

Средовая компонента при формировании основных морфологических признаков амфибий в процессе развития занимает очень большое место, так как эмбриогенез протекает в икринках, имеющих хорошо проницаемую белковую

оболочку, а весь период личиночного развития - во внешней среде нерестовых водоемов. Причем начальные условия ранних этапов развития во многом определяют особенности всех последующих фаз жизненного цикла и фенотипического облика особи.

Многофакторный дисперсионный анализ морфологических индексов сибирского углозуба, обыкновенного тритона, остромордой лягушки выявил некоторые различия между популяциями этих видов в зонах с разным уровнем урбанизации, которые не связаны с антропогенной трансформацией среды, а отражают специфику конкретных условий развития. Сравнение сеголеток земноводных из разных зон по основным пропорциям тела в ряде случаев также обнаружило достоверные отличия по отдельным показателям.

Наиболее информативным морфологическим показателем является длина тела животных. В популяциях травяной лягушки и обыкновенного тритона отмечается значимое укрупнение размеров тела половозрелых животных с ростом урбанизации ($p < 0,0001$ и $p = 0,0057$ соответственно), у сибирского углозуба можно говорить только о тенденции к укрупнению размеров тела, у *R.temporaria* размеры самцов в зоне II увеличиваются более существенно, чем размеры самок. У остромордой лягушки с усилением антропогенной трансформации среды отмечено уменьшение длины тела самок ($p = 0,008$), достоверных различий по размерам тела у самцов нет. Предполагаемые причины установленных различий в абсолютных размерах тела взрослых и сеголеток мы обсуждаем в разделе, посвященном репродуктивной стратегии.

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

В течение всех лет исследований картина динамики изменчивости основных морфологических показателей в зависимости от уровня урбанизации повторяется и отражает наличие адаптивных сдвигов в популяциях зоны II (у экологически

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

Особенностью ландшафтов городской черты является высокая разнородность среды обитания организмов на сравнительно небольшой площади, что приводит к возникновению ряда особенностей в процессе роста и развития амфибий. Фенотипические особенности формируются в конкретных условиях среды на основе существующей нормы реакции, отражают специфику данного местообитания и, в основном, не связаны с антропогенной трансформацией среды.

8.3. Типы морфологических аномалий амфибий городских территорий.

Особенности биологии амфибий, развитие которых протекает в водной среде вне материнского организма, обуславливают значительную зависимость этой систематической группы от условий окружающей среды и ее состояния. Причины появления уродств различны - мутационный процесс, паразиты, биотопическая изоляция, отклонения развития, аномальная регенерация и т.п. Наряду с естественными причинами возникновение уродств индуцируется загрязнением среды, появлением генетических изолятов в результате фрагментации естественных биотопов и изменением генетической структуры популяций в связи с их сокращением. В основном, все аномалии распадаются на две большие группы - наследственные и приобретенные. Аномалии, возникающие в результате сбоя развития и атипичной регенерации, во многом определяются ингибированием или активацией поллюнтами тиреоидной функции, что ведет к подавлению пролиферативных и формообразовательных процессов при развитии личинок амфибий и регенерации конечностей (Сюзюмова, 1985).

Полученные результаты говорят о видовой и возрастной специфике распределения типов аномалий и их частотах в популяциях амфибий, подверженных разным уровням антропогенного воздействия. Если судить о происхождении того или иного типа аномалий, то трудно получить однозначный ответ. С определенной долей вероятности можно сказать, что значительная их часть связанная с необычными случаями пигментации кожных покровов и глаз имеет генетическую природу, или представляет собой соматические мутации; дефекты осевого скелета и конечностей, обладающие двухсторонней симметрией, по-видимому, чаще наследственно обусловлены. Соотношение разных по происхождению аномалий различно у хвостатых и бесхвостых амфибий, так как довольно большая доля уродств хвостатых - вызвана аномальной регенерацией (у тритонов добавляются также кожные новообразования). Основные, по происхождению, дефекты в популяциях бесхвостых земноводных - мутации и аномалии развития (многие из которых - соматические мутации).

Расчет перекрытия спектров аномалий с использованием модификации индекса Мориситы (Hurlbert, 1978) дал любопытные результаты. Сравнение степени перекрытия спектров аномалий сеголеток *R. arvalis* из разных зон показало, что наибольшие различия наблюдаются у животных зоны II с IV зоной и контролем (74,45 и 74,03% соответственно), а особи зоны III несколько меньше отличаются от контроля (87,31%) и очень сходны со II и IV зонами (91,27 и 90,69%). Еще более рельефно эти различия проявляются у взрослых остромордых лягушек - спектр аномалий зоны II ближе всего к зоне III (64,1%) и очень далек от зоны IV и контроля (0,07 и 6,9%), в зона III в свою очередь абсолютно не перекрывается с контролем и на 40,98% схожа с животными лесопарковой зоны, которые вдвое меньше схожи с контролем (21,05%), чем с III-й зоной.

Устойчивость популяции обуславливается поддержанием определенного уровня разнородности, что отражается на изменчивости различных популяционных показателей.

Изменчивость спектра морфологических аномалий сеголеток остромордой лягушки из популяций, обитающих в ландшафтах с разным уровнем антропогенной

трансформации показывает, что при слабом уровне изменений (IV зона) спектр чуть шире (9 типов против 8 в контроле), при среднем уровне (III зона) резко сужается (до 6 типов), а в популяциях, подверженных наибольшему воздействию урбанизации (зона II) вновь увеличивается (до 11 типов), превышая естественный уровень, что определенно говорит о качественном отличии популяций зоны II и действии внутривидовых механизмов поддержания разнородности популяции. Аналогичная зависимость отмечается и на взрослых остромордых лягушках от контрольной популяции до популяций II-й зоны.

Возрастные изменения спектров аномалий *R.arvalis* также обладают зональной спецификой, так в контрольной популяции степень перекрытия спектров взрослых и сеголеток - 69,36% во взрослом состоянии исчезает 7 типов аномалий, в лесопарковой зоне спектры перекрываются только на 28,19% и у взрослых исчезает 5 типов аномалий, в зоне малоэтажной застройки сходство спектров аномалий - 34,19%, к взрослому состоянию исчезает 3 типа аномалий, в популяциях зоны многоэтажной застройки перекрытие спектров сеголеток и взрослых 63,19%, а у взрослых исчезает 5 типов аномалий.

Сравнение травяных лягушек зон II и III показало наличие перекрытия спектров аномалий у сеголеток на 42,88% при снижении количества типов аномалий от 9 до 3-х (от зоны III к зоне II) и полное отсутствие таковых у взрослых особей зоны II при 5 типах в зоне III. Спектр аномалий сеголеток и взрослых зоны III перекрывается на 57% при этом у взрослых на 5 типов аномалий меньше. Различия по встречаемости и типам аномалий у двух симпатрических видов *R.arvalis* и *R.temporaria*, по нашему мнению, отражают наличие адаптивных изменений и экологическую пластичность первого вида, относительную ригидность и относительно слабые адаптивные возможности второго.

У взрослых тритонов зоны II отмечено лишь слабое (14,1%) перекрытие спектров зоной III, а животные зоны III очень сходны (92%) с контрольной популяцией. Это связано с тем, что только в условиях крайне загрязненных местообитаний зоны многоэтажной застройки спектр аномалий в популяциях обыкновенного тритона достаточно широк и представлен 5-ю различными типами, в зоне малоэтажной

застройки - двумя, а в контроле и лесопарке - одним. Спектр взрослых и сеголеток зоны II не перекрываются, скорее всего отмеченные типы аномалий, встречающиеся у сеголеток, летальны или способствуют снижению жизнеспособности, при этом появляется 5 других типов аномалий.

У взрослых особей сибирского углозуба перекрытие спектра аномалий животных зоны III с популяцией лесопарковой зоны невелико - 24,93%, а с контрольной популяцией - 62,5%, при этом сходство спектров животных лесопарковой зоны и контроля ниже - 53,57%. В данном случае большую роль играет то, что наиболее разнообразный спектр аномалий в популяциях зоны IV - 9 типов, в контроле отмечено 4 типа аномалий, в зоне III - 1, а также малые размеры выборки животных в зоне малоэтажной застройки. Кроме того, можно полагать, что в условиях лесопарковой зоны под действием антропогенных факторов наблюдается рост изменчивости и расширение естественного спектра аномалий, а затем, на пределе возможностей существования данного вида, когда отбором отсекается большая часть отклонений от нормы, происходит резкое снижение изменчивости и сужение спектра аномалий. Спектры сеголеток и взрослых животных в лесопарковой зоне перекрываются на 65,78% при этом у взрослых исчезает 1 тип аномалий и появляется 6 других типов.

У озерной лягушки спектры аномалий сеголеток и взрослых перекрываются на 87,7%, но если среди сеголеток отмечается 5 типов аномалий, то у взрослых встречается всего один, вероятно остальные способствуют снижению жизнеспособности особей и отбрасываются отбором.

Причины увеличения частоты аномалий в популяциях земноводных на городской территории с одной стороны в росте их генетического своеобразия обусловленного изоляцией и адаптивными процессами, с другой - в резком расширении спектра изменчивости, вызванного ростом возможных путей реализации формообразовательной потенции в условиях в высшей степени разнородных условий нестабильной среды городских местообитаний.

Спектр этих отклонений имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида (у одних видов он уже, у других - шире), что отражает его

экологическую пластичность. Сравнение спектров аномалий у остромордой лягушки из популяций с разным уровнем урбанизации показало наличие определенных сдвигов в норме реакции в популяциях зон II и III относительно естественных.

Анализируя встречаемость различных типов морфологических аномалий у амфибий в популяциях, обитающих на территории городских агломераций можно судить о степени трансформированности среды, загрязненности мутагенами, канцерогенами и другими поллютантами, и об экологической пластичности исследуемых видов, а также о протекающих в городских изолятах микроэволюционных процессах.

Глава 9. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ.

9.1. Соотношение полов, продолжительность жизни и степень урбанизации.

Специфика воспроизводства в значительной степени определяется составом, численностью и состоянием репродуктивной части популяции. Оптимальное соотношение полов и возрастной состав группы производителей являются одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания, влияют на особенности и успех размножения.

Оценка соотношения полов у амфибий по суммарным данным показала, что у сеголеток *R.arvalis* и *R.ridibunda* отношение числа самцов к количеству самок близко к 1 с незначительным преобладанием самцов в зоне II (52,1 и 54,9% соответственно). У *R.temporaria* среди сеголеток несколько больше самок - доля самцов в зоне II - 43,9%. В популяциях остромордой лягушки зоны многоэтажной застройки соотношение полов близкое к 1 сохраняется и у взрослых, тогда как в других зонах отмечается существенное ($p < 0,05-0,001$) изменение соотношения в сторону самцов. Значимых различий в возрасте самцов и самок из популяций зон с разным уровнем урбанизации не выявлено. В популяциях обыкновенного тритона соотношение полов в популяциях всех зон сдвинуто в сторону самок, причем наибольший сдвиг отмечен в загородной популяции (доля самцов в зоне II - 36,5, в контрольной популяции - 26,3%). У более чувствительных к изменению биотопов

видов - сибирского углозуба и травяной лягушки в популяциях из наиболее трансформированных биотопов соотношение смещено в сторону преобладания самцов - 66,67 и 88% ($p < 0,001$) соответственно, в сравнении с загородными популяциями 46,3 и 46,2%, что может быть вызвано большей восприимчивостью самок этих видов к изменениям окружающей среды и говорит об их низких потенциальных возможностях к успешному воспроизводству на территориях городских агломераций. Известно, что в экстремальных условиях смертность самцов несколько выше чем самок (если восприимчивость и тех и других к действующему фактору одинакова). Поэтому у видов, успешно воспроизводящихся на городских территориях, количественное преобладание самок в популяциях, обитающих в экстремальных условиях, стратегически выгодно и служит увеличению репродуктивного потенциала популяции. Соотношение полов и продолжительность жизни отражают перспективы осуществления воспроизводства и репродуктивное усилие популяции данного вида в конкретных условиях среды, а следовательно и самого существования этой популяции.

9.2. Плодовитость амфибий и изменчивость размеров яиц.

В условиях загрязнения может нарушаться процесс формирования икры, у земноводных отмечено изменение белкового и липидного обмена, что приводит к отклонениям нормального развития половых продуктов (Мисюра, 1985). Умеренное или слабое питание вызывает достоверное увеличение числа атретических овоцитов и редукцию массы яичников (Saidapur, Prasadmuthy, 1988). Подобные изменения в группе производителей ведут к появлению кладок с икринками без зародышей, а также к снижению плодовитости животных в популяциях с усиливающимся прессом урбанизации. Так, среднее число икринок в шнуру сибирского углозуба в популяции из Шарташского лесопарка сократилось со 102 шт. до 57,9 шт., а в популяциях остромордой лягушки в зоне многоэтажной застройки отмечено снижение среднего количества икринок в комке до 749,6 - 786,5 шт. (в загородной популяции 995,4 - 1427,6 шт.), что можно связать с мелкими размерами самок, различий в возрасте самок не выявлено.

Анализ изменчивости размеров яиц за 1990-1995гг. показал, что диаметр яйца зависит от двух параметров - степени урбанизации и стадии. Т.к. диаметр яйца по мере развития увеличивается, необходимо рассчитывать зависимость диаметра от сочетания этих двух факторов. Значимость различий оказалась очень высока для данных за все годы (1990, 1991, 1993, 1994, 1995) - $p < 0,0001$ при изменении F в пределах от 15,278 до 334,146. Несмотря на то, что в выборках из городских популяций встречались более поздние стадии, средний диаметр яйца без учета стадии здесь оставался значимо меньше.

Установлено (Вершинин, 1985б), что в период метаморфоза смертность в популяциях зоны многоэтажной застройки существенно ниже. Таким образом, успешное воспроизводство при сокращении среднего числа икринок в кладке и уменьшение их диаметра, а также наличие ряда адаптивных особенностей у эмбрионов, личинок и сеголеток может 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.

У *R.temporaria* в популяциях с загрязненных и нарушенных территорий в ядре производителей преобладают особи функционально-физиологического типа с ранним половым созреванием, крупными размерами тела и меньшей продолжительностью жизни. Значимых различий в абсолютной плодовитости травяной лягушки из популяций зон многоэтажной и малоэтажной застройки не выявлено, но можно говорить о снижении относительной плодовитости. Выживание на эмбриональных стадиях, главным образом, определяется крупными размерами комка откладываемой икры, что соответствует классическому варианту R - стратегии, который неэффективен в рассматриваемых условиях, что 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. Изменение стратегии размножения и ее разнообразие обеспечивают существование пространственно

ограниченных малочисленных изолятов при низкой средней плодовитости и небольших размерах яйца.

9.3. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический периоды при разном уровне антропогенного воздействия.

Для получения наиболее полной и объективной информации мы сочетали полевые и экспериментальные методы исследования смертности в процессе онтогенеза бурых лягушек (*R.arvalis* и *R.temporaria*) и популяций с разным уровнем антропогенного воздействия. Исследование динамики численности показало, что смертность личинок к стадии 41 в городской черте выше, чем в загородной популяции и лесопарковой зоне (рис.5). Это определяется, главным образом, уровнем загрязненности водоемов города. Перед метаморфозом (49-я стадия), выживаемость личинок собственно на городской территории в зонах много- и малоэтажной застройки по-прежнему ниже, чем в лесопарке и за городом. Выживаемость в период метаморфоза (53-я стадия) на городской территории компенсирует высокую смертность на ранних этапах и превосходит ($p=0,05$) цифры за этот период по загородной популяции, так как в городских популяциях к этому времени сохраняются наиболее устойчивые животные. Наблюдаемые различия усиливаются к 54-й стадии ($p=0,01$), когда на картину смертности в момент метаморфоза накладывается постметаморфическая смертность, складывающаяся из собственно смертности и гибели от хищников, число которых выше за городом в силу большего числа трофических связей и уровней в естественных экосистемах. Картина выживаемости для *R.temporaria* во многом сходна с *R.arvalis*, но пределы изменчивости здесь уже, а выживаемость ниже, чем у остромордой лягушки, что, вероятно, связано с низкой пластичностью травяной лягушки"(Сурова, 1988).

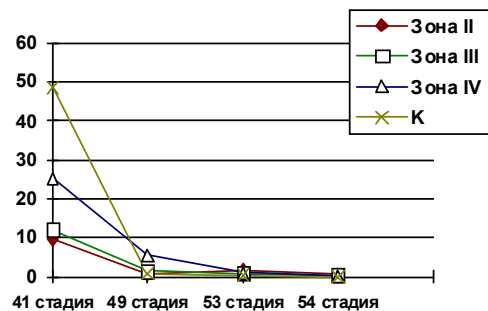


Рис.5 Выживаемость личинок и сеголеток *R.arvalis* (в% от отложенной икры)

увеличении эмбриональной выживаемости - 96,7-93,6%, которая превышает значения для кладок из загородной популяции 78,8-32,4%, что, по нашему мнению, свидетельствует о наличии адаптивных изменений в популяциях городской черты.

В зоне многоэтажной застройки в условиях максимального загрязнения наиболее значительный отход наблюдается на ранних этапах развития (эмбриональный период), что связано с комплексом условий городской среды, при снятии которого в эксперименте выживаемость резко возрастает. На более поздних стадиях уже не отмечается такой высокой смертности, даже в период метаморфического климакса. В популяциях других зон городской черты и пригорода сокращение численности животных идет более плавно в течение всего периода развития.

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

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

Экспериментально показана высокая толерантность эмбрионов *Rana arvalis* из популяций зоны II, проявляющаяся при снятии эффекта загрязнения, и выраженная в значительном

Высокая потенциальная устойчивость городских кладок, реализующаяся при возникновении благоприятных условий, на наш взгляд, - следствие адаптивных изменений, способствующих поддержанию воспроизводства популяций *R.arvalis* на территории городской агломерации в условиях урбанизации и загрязнения при уменьшении размеров яйца и низкой плодовитости. Отмечаемые особенности эмбрионов, личинок и сеголеток отражают увеличение адаптивного потенциала популяции в быстро меняющихся условиях урбанизированных ландшафтов. При реализации варианта R-стратегии адаптивные изменения направлены на быстрый рост, раннее созревание, повышение плодовитости, что нередко приводит к сокращению жизни и слабой приспособленности особи, что наблюдается в популяциях травяной лягушки зоны II.

В ограниченных условиях преимущество во внутривидовой конкуренции получают особи менее истощенные процессами, связанными с размножением, т.е. менее плодовитые (Шмальгаузен, 1983). В таких условиях отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок, что и наблюдается в городских популяциях остромордой лягушки. Вышесказанное свидетельствует о различиях в репродуктивной стратегии на межпопуляционном уровне в городских и природных популяциях *R.arvalis* и межвидовых различиях в популяциях травяной и остромордой лягушек, населяющих городские территории.

9.4. Аномальные кладки амфибий на территории городской агломерации.

Необычные кладки отмечались у сибирского углозуба, остромордой и травяной лягушки. Доля аномальных кладок в популяциях остромордой лягушки, на территории г.Екатеринбурга, колеблется в разные годы от 0,23 до 44,6%. В популяциях травяной лягушки встречаемость необычных кладок меняется от 0,7 до 12,5%, у сибирского углозуба - от 0,4 до 3,9%. В большинстве случаев суммарная доля аномальных кладок в популяциях городских амфибий невелика, и не может существенно сказаться на репродуктивном потенциале популяции в целом. С другой стороны, увеличение их доли более чем на порядок в популяциях бурых лягушек и вдвое у сибирского углозуба свидетельствует о наличии у производителей в

популяциях земноводных городской черты негативных тенденций, которые могут приводить к появлению внешне нормальной икры с пониженной выживаемостью. Оценка значимости различий во встречаемости аномальных кладок *R.arvalis* в зонах с разным уровнем урбанизации показала, что нет различий между популяциями зон много- и малоэтажной застройки, но во всех зонах города частота выше, чем в загородной популяции (p от 0,05 до 0,001; при χ^2 от 5,08 до 49,6). У *R.temporaria* различие между зонами II и III оказалось весьма существенным - $\chi^2 = 14,3$; $p < 0,001$). Для *S.keyserlingii* значимой разницы не установлено.

Увеличение доли аномальных кладок в популяциях городской черты отражает наличие негативных изменений в наиболее важной их функции - репродуктивной, представляет собой крайнее выражение этих процессов и может способствовать их ранней диагностике.

9.5. Фенологические особенности размножения и развития.

Земноводные - пойкилотермные животные, что обуславливает зависимость данной группы от температурных условий внешней среды. Развитие анамниот особенно сильно подвержено разного рода внешним воздействиям. Для нормального развития амфибий наиболее важными факторами на этой фазе жизненного цикла являются количество кислорода, растворенного в воде и температурный режим нерестовых водоемов.

Особенностью ландшафтов городской черты является высокая разнородность среды обитания на сравнительно небольшой площади, что приводит к формированию в процессе роста и развития ряда особенностей. Значительная разница в температурном режиме водоемов ведет к большому разбросу в сроках икрометания, эмбриогенеза, и личиночного развития земноводных в пределах города по сравнению с загородными популяциями. Низкая численность животных в зоне II и III обуславливает короткие сроки размножения в каждом конкретном местообитании этих зон. Наблюдается тенденция к уменьшению сроков эмбрионального развития в городской черте у остромордой лягушки. Минимальные сроки развития у этого вида амфибий зафиксированы в зонах многоэтажной и малоэтажной застройки, где

преобладают водоемы где майские среднемесячные температуры достоверно выше примерно на 3°C ($p < 0,0001$). Регрессионным анализом (реципрокная модель) обнаружена тенденция к слабой обратно-пропорциональной зависимости ($R = 0,30$; $p = 0,027$) между средней длительностью эмбриогенеза и среднемесячными температурами первого месяца развития

Отмечается тенденция к удлинению средних значений личиночного развития и общего срока развития у *R.arvalis*, *R.temporaria* и *T.vulgaris* на городской территории, чему вероятно способствует ингибирующий эффект загрязнения водной среды.

Особенности пространственной организации городских популяций (резкое сокращение наземной части биотопов) могут служить причиной возникновения поведенческой специфики у *T.vulgaris*.

Глава 10. ОСОБЕННОСТИ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ.

10.1. Динамика трофических связей сеголеток в начальный период их наземной жизни.

Вопрос о биоценотической роли земноводных достаточно глубоко изучен многими авторами в различных аспектах. Специфика роли амфибий определяется тем, что они являются связующим звеном трофических цепей суши и пресноводных водоемов играя важную роль в переносе вещества и энергии между экосистемами разных биоциклов. Головастики в сообществах стоячих водоемов играют важную роль путем регулирования уровня первичной продукции сообществ. Биомасса личинок так высока, что их значительная роль в передаче вещества и энергии в биогеоценозах бесспорна (Шварц, 1973).

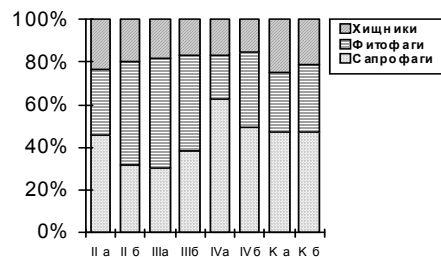


Рис.6 Соотношение трофических групп в в пище сеголеток *R.arvalis* (а-53-я, б-54-я стадия)

Через две недели после метаморфоза в спектре питания *R.arvalis* отмечаются качественные и количественные изменения, наиболее ярко проявляющиеся в группировках, подверженных значительному антропогенному воздействию (зона II). В группировках сеголеток зон II и III доля фитофагов с возрастом увеличивается от 30,8% на 53-й стадии до 51,2% на 54-й. (рис.6) В

лесопарке и контроле значительных изменений в соотношении трофических групп не происходит.

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

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

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

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

10.2. Изучение скорости прохождения пищи через желудочно кишечный тракт сеголеток остромордой лягушки.

В разделе рассматриваются результаты экспериментов по изучению скорости прохождения пищи по желудочно-кишечному тракту сеголеток *R.arvalis*. Показано,

что у сеголеток из популяции, обитающей в зоне с наибольшим уровнем урбанизации скорость пищеварения незначительно выше.

Глава 11. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОИНДИКАЦИОННЫХ СВОЙСТВ АМФИБИЙ.

Наиболее широко применим и удобен экологический мониторинг на уровне популяций и экосистем. В антропогенных ландшафтах уже сейчас на громадных территориях господствуют несколько видов-убиквистов, выполняющих ведущую роль в поддержании природного баланса, т.е. в функционировании современной биосферы популяционные механизмы поддержания биогеоэкологического равновесия играют большую роль, чем в нетронутой природе. Это и определяет главные направления научных исследований (Шварц, 1973).

Земноводные - удобный для мониторинга объект, их численность в местах обитания довольно велика, икра и личинки чувствительны к загрязнителям; в течение всей жизни они привязаны к относительно небольшой по площади территории. Продолжительность жизни амфибий в природе 4-7 лет (в отличие от мышевидных грызунов, живущих один сезон), что даст возможность изучать эффекты длительного действия антропогенных факторов.

Объективная оценка состояния среды только на основе определения концентраций токсических соединений в воздухе, воде и почве невозможна, необходимо знать пути и механизмы действия тех или иных поллютантов на экосистемы. Окончательное заключение можно сделать лишь на основе обширных многолетних исследований. Исходя из используемой типизации, мы условно называем уровень трансформации экосистем в лесопарковой зоне начальным, в зоне малозатяжной застройки - средним и в зоне многоэтажной застройки - значительным. Для оценки начальных этапов трансформации экосистем удобно использовать изменения видового состава амфибий, численности фоновых видов, плотности, снижение плодовитости, рост асимметрии кладок, аккумуляцию загрязнений.

При среднем уровне изменений, в связи с ростом загрязненности и коренным изменением растительной компоненты сообществ, исчезает сибирский углозуб; в

популяциях амфибий начинают преобладать негативные тенденции. Этот уровень трансформации и загрязненности экосистем хорошо оценивается по росту встречаемости морфологических аномалий, повышению мутационного фона, появлению аномальных кладок у бурых лягушек и наличию физиологических адаптаций. Амфибии, обитающие в наиболее преобразованных местообитаниях, характеризуются появлением ряда адаптивных особенностей популяционного ранга. Значительный уровень изменения экосистем определяется по специфике динамики численности личинок и сеголеток бурых лягушек, существенным изменениям генетической структуры популяций (негативным и адаптивным особенностям фенотипа) и по возникновению популяций видов-интродуцентов, способных существовать только в трансформированной человеком среде.

Наблюдаются изменения в трофических связях сеголеток бурых лягушек - доля фитофагов в спектре питания растёт от 53-й к 54-й стадии, свидетельствуя об укорочении трофических цепей и увеличении скорости обмена веществ в городских экосистемах.

Основным, на наш взгляд, является выделить перспективные направления исследований, позволяющие эффективно осуществлять мониторинг и биоиндикацию. В зависимости от конкретных целей работы и регионов, в которых они проводятся, необходим оптимальный выбор методик и видов, адекватно отражающих антропогенные изменения среды. С одной стороны, это должны быть широко распространенные массовые виды, с другой - виды, обладающие достаточной чувствительностью к трансформации биогеоценозов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Анализ имеющихся в нашем распоряжении данных позволил сформулировать концепцию трансформации видового комплекса земноводных в условиях промышленного загрязнения в сочетании с прогрессирующей урбанизацией.

Помимо исчезновения одних видов и замены части видов на другие (с сохранением доминирующих) меняется пространственная структура популяций -

возникают компактные изоляты с высокой плотностью. Места обитания городских амфибий представляют собой локальные изолированные ячейки - нерестовые водоемы с относительно небольшой по площади наземной частью. Особенности пространственной структуры городских популяций (изоляция, малая площадь, высокая плотность при небольшой численности) способствуют формированию таких особенностей, как значительный полиморфизм и генетическая специфика.

Структура морфологической и/или фенотипической изменчивости отражает более глубокие процессы, протекающие в популяциях, воспроизводящихся в условиях преобразованной среды, демонстрируя их адаптивный потенциал или его отсутствие. Видовой состав новых сообществ указывает на тенденцию к преобладанию эволюционно молодых, наиболее эвритопных форм с высокой толерантностью, полиморфизмом и широкой нормой реакции.

Демографическая специфика и половозрастные особенности говорят о возможности различных путей преобразования репродуктивной стратегии для успешного воспроизводства на урбанизированных территориях (даже у симпатрических видов).

Эти черты на фоне возникающих на разных иерархических уровнях адаптаций и имеющихся преадаптаций, вносящих значимый вклад в устойчивость популяций вида к процессам загрязнения и урбанизации, определяют его способность к существованию в антропогенном ландшафте.

В антропогенных биогеоценозах появляется комплекс особенностей, способствующих поддержанию разнообразия на разных структурных уровнях организации, а следовательно, и устойчивости экосистем. Эволюция сообществ в условиях антропогенного воздействия приводит к возникновению новых биогеоценозов, обладающих высокой устойчивостью и эффективно работающих на высших иерархических уровнях структурной организации.

В специфических чертах цитологического, физиологического, фенотипического уровней изучаемых популяций и видовых комплексов выявлены, как адаптивная, так и негативная составляющие, наличествующие на всех этапах жизненного цикла и обуславливающие, с одной стороны - потенциальную

возможность повышенного воспроизводства и толерантность популяций, с другой - высокую зависимость сложившихся структур от стохастических факторов среды.

Говоря о статусе сложившихся в городской черте группировок амфибий можно сказать, что это микропопуляции перешедшие в ранг популяций в процессе преобразования структуры естественных сообществ под действием процесса урбанизации. Характерной особенностью таких "ячеек" являются изоляция и направленность потоков вещества (в большей степени внутрь, чем вовне).

Сформировавшаяся система обладает особой конфигурацией потоков вещества и энергии, определяемых сложными структурнофункциональными взаимосвязями, иной динамикой численности и уровнем обменных процессов.

Полученные результаты позволяют, на наш взгляд, говорить о допустимости распространить на всех позвоночных общие закономерности наблюдаемых микроэволюционных процессов, протекающих в популяциях и видовых сообществах, находящихся на территориях, в разной степени измененных человеческой деятельностью.

ВЫВОДЫ:

1. Показано, что условия городских местообитаний амфибий привели к формированию структурно-функциональной специфики популяций, что выражается в поведенческих, физиологических, цитологических и морфологических особенностях этих группировок, а также в скорости обменных процессов. Сложившиеся в результате процесса урбанизации и загрязнения популяции земноводных обладают высоким потенциалом устойчивости и адаптивных возможностей нервно-мышечной системы. Структура и механизм кожной проницаемости животных таких популяций ориентированы на существенные изменения в химизме водной среды, а скорость обменных процессов высока, что позволяет противостоять стрессовым воздействиям окружающей среды местообитаний антропогенных ландшафтов.

Установленные особенности свидетельствуют об активных микроэволюционных процессах протекающих в изучаемых популяциях, дают

возможность определять уровень трансформированности природных сообществ и могут стать существенным звеном в системе экологического мониторинга и биоиндикации.

2. Анализ особенностей воспроизводства амфибий в условиях урбанизации показал, что высокая смертность на ранних этапах развития компенсируется резким ее снижением в период метаморфического климакса.

Потенциально высокая устойчивость городских кладок *R.arvalis*, реализуется в благоприятных условиях, что является следствием адаптивных изменений, способствующих успешному воспроизводству популяций. Иная динамика численности приводит к формированию генетической специфики новых генераций, что проявляется в фенотипических и физиологических особенностях.

3. В популяциях симпатрических видов бурых лягушек, населяющих одни и те же урбанизированные ландшафты имеет место различная репродуктивная специфика. Устойчивое воспроизводство при низкой средней плодовитости и небольших размерах яйца, а также наличие ряда адаптивных особенностей у эмбрионов, личинок и сеголеток характеризуют особенности репродукции городских популяций *R.arvalis*. У *R.temporaria* в городских популяциях в ядре производителей преобладают особи функционально-физиологического типа с высокой скоростью роста, ранним половым созреванием и меньшей продолжительностью жизни.

Изменение стратегии размножения и ее разнообразие обеспечивают существование пространственно ограниченных малочисленных изолятов.

4. Специфика энергетики и селективная выживаемость способствуют возникновению особой размерно-возрастной структуры. При ранней половозрелости общая продолжительность жизни меньше чем в естественных популяциях (травяная лягушка). Предельный возраст самок ниже предельного возраста самцов, что скорее всего связано с большей восприимчивостью самок этого вида к изменениям окружающей среды и говорит о низких потенциальных возможностях вида к воспроизводству на городских территориях.

У видов, успешно воспроизводящихся на городских территориях, количественно преобладают самки, что стратегически выгодно и способствует увеличению репродуктивного потенциала популяции.

5. Выявленные взаимозависимые морфофизиологические особенности, а также специфика динамики этих показателей животных из популяций, с городской территории связаны, как с различиями в уровне обменных процессов, физиологическими особенностями и адаптациями, ведущими к дополнительным энерготратам, адаптациями других уровней, так и с изменениями химического фона городских территорий.

6. Особенности пространственной организации рассматриваемых сообществ оказывают влияние на формирование генотипической и функциональной специфики популяций, населяющих территории с высоким уровнем урбанизации.

Молодые в эволюционном отношении виды, более экологически пластичные и эвритопные, которые часто доминируют в естественных экосистемах, широко распространены в городской черте и обладают преимуществом в условиях урбанизированных ландшафтов.

7. Установлено, что структура пищевых связей сеголеток остромордой лягушки с почвенными беспозвоночными в начальный период их наземной жизни претерпевает ряд изменений под действием урбанизации. Следствием наблюдаемого укорочения трофических цепей является увеличение скорости обмена веществ в экосистеме в целом (что работает на ее устойчивость). Усиливается прессинг новой генерации и взрослых животных на почвенных беспозвоночных, разнообразие и численность которых снижены в городской черте. В таких условиях повышение популяционной эффективности происходит в ущерб индивидуальной.

8. Тепловое загрязнение среды способствует появлению тенденции к сокращению длительности эмбрионального развития в городских популяциях. Неоднородность урбанизированных местообитаний ведет к значительному расширению пределов основных этапов размножения и развития на территории городской агломерации (при сжатых сроках в каждой конкретной популяции).

9. Изменчивость основных морфологических показателей амфибий отражает наличие адаптивных изменений в популяциях и степень экологической пластичности видов.

Особенностью ландшафтов городской черты является высокая разнородность среды обитания организмов на сравнительно небольшой площади. Появление в некоторых случаях значимых различий в пропорциях тела животных из разных популяций говорит о биотопической или микробиотопической специфике средовой компоненты.

10. Встречаемость различных типов морфологических аномалий у амфибий в популяциях, населяющих территории городских агломераций позволяет определить степень трансформированности среды, загрязненности, судить о толерантности исследуемых видов, а также о протекающих в городских изолятах микроэволюционных процессах.

Причины увеличения частоты аномалий в популяциях земноводных на городской территории с одной стороны в росте их генетического своеобразия обусловленного изоляцией и адаптивными процессами, с другой стороны - резким расширением спектра изменчивости, вызванного ростом возможных путей реализации формообразовательной потенции в условиях в высшей степени разнородных микроусловий нестабильной среды городских местообитаний.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации.

- Вершинин В.Л. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска// Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. -Свердловск, 1980. -С.117-118.
- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска// Информационные материалы Института экологии растений и животных. -Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. -С.5-6.
- Вершинин В.Л. *Rana ridibunda* в черте города Свердловск // Вопросы герпетологии. - Л., 1981. -С.32-33.

- Вершинин В.Л. Состояние группировок амфибий в черте Свердловска// Вопросы экологии животных. -Свердловск, 1982. -С.34.
- Вершинин В.Л. Городские группировки земноводных как критерий оценки состояния мелких водоемов// Проблемы экологии Прибайкалья. -Иркутск, 1982. -Ч.1. - С.19-22.
- Вершинин В.Л. Смертность личинок и сеголеток бурых лягушек *Rana arvalis* Nilss., *R. temporaria* L. в зависимости от степени урбанизации Экология, человек и проблемы охраны природы. -Свердловск, 1983. -С.89.
- Вершинин В.Л. Питание сеголеток травяной и остромордой лягушек в период метаморфоза// Вид и его продуктивность в ареале. -Ч.V. Вопросы герпетологии. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1984.-С. 9-10.
- Вершинин В.Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города// Экологические аспекты скорости роста и развития животных. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. -С.61-75.
- Вершинин В.Л. Динамика численности личинок и сеголеток остромордой лягушки в условиях промышленного города // Вопросы герпетологии. -Л., 1985. -С.46-47.
- Вершинин В.Л. Некоторые особенности фенетической структуры группировок остромордой лягушки в условиях промышленного города// Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. -С. 74-79.
- Вершинин В.Л. Влияние изоляции на встречаемость морфологических aberrаций у амфибий города// Экологические системы Урала: изучение, охрана, эксплуатация. -Свердловск, 1987. -С.11.
- Вершинин В.Л. Динамика трофических связей сеголеток бурых лягушек в естественных и антропогенных сообществах// Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. - Свердловск, 1987. -С.15.

- Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских группировках остромордой лягушки// Экология популяций. -Ч.1. -Новосибирск, 1988. - С.89-91.
- Вершинин В.Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты// Экология. - 1989. -N3. -С.58-66.
- Вершинин В.Л. Изменчивость числа яиц в кладках сибирского углозуба в зоне рекреации// Вопросы герпетологии. -Киев, 1989. -С.45-46.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Влияние загрязнения городской среды на баланс натрия у амфибий// Актуальные проблемы экологии: экологические системы в естественных и антропогенных условиях среды. -Свердловск, 1989. -С.91-92.
- Вершинин В.Л. Методологические аспекты биоиндикационных свойств амфибий// Биоиндикация наземных экосистем. -Свердловск: УрО АН СССР, 1990. -С.3-15.
- Вершинин В.Л. Уровень рекреационной нагрузки и состояние популяций сибирского углозуба// Животные в условиях антропогенного ландшафта. -Свердловск: УрО АН СССР, 1990. -С.10-18.
- Вершинин В.Л. Аномальные кладки амфибий на территории городской агломерации// Экология. -1990. -N 3. -С.61-66.
- Вершинин В.Л. О встречаемости морфы стриата у озерной лягушки на городской территории// Фенетика популяций. -М., 1990. -С. 44-45.
- Вершинин В.Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске// Экология. - 1990. -N2. -С.67-71.
- Вершинин В.Л. Интенсивность воздействия сеголеток остромордой лягушки на беспозвоночных животных в зависимости от уровня антропогенного воздействия// Проблемы рационального использования, воспроизводства и экологического мониторинга лесов. -Свердловск: УрО АН СССР, 1991. - С.25-26.
- Вершинин В.Л. Морфофизиологические особенности сеголеток бурых лягушек на городских территориях// Животные антропогенных ландшафтов. - Екатеринбург: УрО РАН, 1992. -С.3-11.
- Вершинин В.Л. Динамика питания сеголеток бурых лягушек в период завершения метаморфоза// Экология. -1995. -N1. -С.68-75.
- Вершинин В.Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного города// Экология. -1995. -N4. -С.299-306.
- Вершинин В.Л. Плодовитость остромордой лягушки в зависимости от степени антропогенного воздействия// Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. -Т.2. -Днепропетровск: ДДУ, 1995. -С.50.
- Вершинин В.Л. Обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (L.)) в экосистемах города// Экология. -1996. -N2. -С.58-62.
- Вершинин В.Л., Топоркова Л.Я. Амфибии городских ландшафтов//Фауна Урала и Европейского севера. - Свердловск, 1981. -С.48-56.
- Вершинин В.Л., Криницын С.В. Плотность в группировках остромордой лягушки в зависимости от степени урбанизации// Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. -Свердловск, 1985. -С.9-10.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. О возможности использования теста на функциональное состояние возбудимых тканей амфибий для контроля качества среды// Актуальные проблемы экологии: Экологические системы в естественных и антропогенных условиях. Свердловск, 1989. -С.15-16.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Особенности функционального состояния возбудимых тканей остромордой лягушки в условиях урбанизации // Очерки по экологической диагностике. -Свердловск: УрО АН СССР, 1991. -С.60-67.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Влияние загрязнения городской среды на потребление кислорода амфибиями// Новые методы теоретической и практической физиологии. -Екатеринбург, 1992. -С.9-10.

- Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия// Животные в условиях антропогенного ландшафта. -Екатеринбург, 1992. - С.12-20.
- Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Популяционные особенности *Rana arvalis*, населяющей территорию ВУРСа// Реализация государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона. -Екатеринбург, 1993. -С.27.
- 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". -Днепропетровск, 1993. -С.113.
- Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Опыт практического применения методов зооиндикации на примере Восточно-Уральского радиоактивного следа// Тез. междунар. симп. "Зооиндикация и экотоксикология животных в техногенных ландшафтах". -Днепропетровск, 1993. -С.113-114.
- Вершинин В.Л., Гатиятуллина Э.З. Популяционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки в зависимости от уровня урбанизации// Экология. - 1994. -N5. -С.95-100.
- Вершинин В.Л., Пястолова О.А. Теоретические основы устойчивости популяций животных в условиях антропогенного воздействия// Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. -Т.2. Днепропетровск: ДДУ, 1995. -С.50-51.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Использование физиологических показателей амфибий в экологическом мониторинге// Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика. - Екатеринбург, 1996. -С.10.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л. Практика экологического мониторинга на основе индикаторных показателей амфибий// Вопросы герпетологии. -Киев, 1989. - С.205-206.
- Vershinin V.L. Features of amphibian populations of an industrial city// Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. -Warszawa, 1990. -P.112-121.
- Vershinin V.L. Specific of populations of the urban amphibians// Second World Congress of Herpetology. Adelaide, Dec.1993- Jan.1994. -Adelaide, 1994. -P.272.
- Vershinin V.L. Status of Amphibian Populations in Antropogenic Landscapes of the Ural, Siberia and the Far East// Amphibian Populations in the Commonwealth of independent States: Current Status and Declines. Ed.:S.L.Kuzmin, C.K.Dodd, Jr., & M.M.Pikulik. -Moscow: Pensoft, 1995. -P.88-90.
- Vershinin V.L. Types of Morphological Anomalies of Amphibians in Urban Regions// Amphibian Populations in the Commonwealth of independent States: Current Status and Declines. Ed.: S.L.Kuzmin, C.K.Dodd, Jr., & M.M.Pikulik. -Moscow: Pensoft, 1995. -P.91-98.
- Vershinin V.L., Pyastolova O.A., Trubetskaya E.A. *Rana arvalis* Populations and Radioactive Pollution// Froglog. -1995. -N12. -P.3.
- Vershinin V.L. Sex ratio in amphibian populations in the urban territories// Sustainable development: system analysis in ecology. -Sevastopol, 1996. -P.154.



Подписано к печати 3.02.97г Формат 60x84 1/16
Объем 2.0 п.л. Тираж 130 Заказ 114

Цех № 4 ОАО "Полиграфист"
Екатеринбург. Тургенева, 20