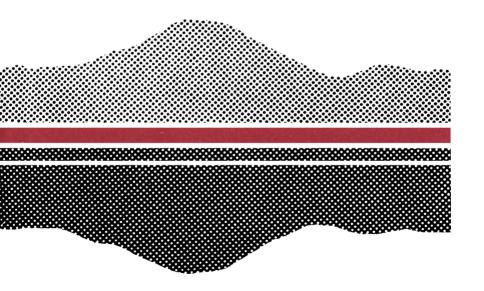
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЖИВОТНЫЕ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЛАНДШАФТА



ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

ЖИВОТНЫЕ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЛАНДШАФТА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

УДК 591.5:502.5

Животные в условиях антропогенного ландшафта: Сб. науч. трудов. Екатеринбург, УрО РАН, 1992. ISBN 5-7691-0206-3.

Представлены материалы полевых и лабораторных исследований по экологии грызунов, амфибий, насекомых. Рассмотрена роль антропогенных воздействий и отдельных факторов среды на структуру и численность популяций животных, их морфофизиологические и цитологические особенности. Значительное место отведено проблемам зооиндикации и экологического мониторинга.

Книга интересна для зоологов широкого профиля, экологов, специалистов по охране природы, студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор кандидат биологических наук **Л. С. Некрасова**

Рецензент кандидат биологических наук **Л. А. Добринская** Экосистема — центральный объект и главное понятие экологии, а человечество составляет лишь часть сложных биогеохимических циклов. Понимание сущности экологических систем и моральной ответственности людей должно идти в ногу с ростом влияния человека на среду. Примерно так писал два десятилетия назад один из крупнейших экологов США Юджин Одум.

К сожалению, во многих местах планеты нарастающая численность и хозяйственная активность людей продолжают губительно влиять на естественные сообщества. Новые, невольно или вольно создаваемые экосистемы так же, как агроценозы, комплексы паразитов, их хозяев, микроорганизмы пока мало контролируются людьми. Одна из причин этого кроется в том, что к изучению молодых экосистем, складывающихся по воле человека или незримо изменяемых им, нет достаточного внимания. Не так много полноценных описаний режимов работы измененных природных сообществ, которые привели бы нас к пониманию сути происходящих в них процессов.

В сборнике объединены статьи двух направлений. В одних довольно разносторонне изучено, насколько изменены вблизи крупного города или завода популяционные характеристики, физиологические, цитологические и биохимические параметры и видовой состав земноводных, мелких млекопитающих, почвенных беспозвоночных. В других в эксперименте или на модели исследовано, как влияют на этих животных загрязняющие природу агенты, например, ПАВ, тяжелые металлы. Наряду с этим представлены добротные исследования популяций животных на фоновых территориях, а у видовых форм крыс сопоставлена дифференциация окислительного метаболизма в тканях, терморегуляции и морфологических признаков, вызванных доместикацией и действием природных факторов. Цель у всех работ одна — более подробно и всесторонне изучить влияние человека на важнейшие звенья окружающих его экосистем, найти при этом недорогие информативные приемы диагностики состояния экосистем и способы контроля за происходящими в них процессами, вызванными антропогенными факторами.

1992

В. Л. ВЕРШИНИН

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК НА 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).

Известно, что биогеохимические аномалии могут приводить существенным изменениям индексов внутренних (Шварц, 1954) в ту или иную сторону, в зависимости от микроэлементного фона среды. Относительный вес печени — яркий показатель содержания микроэлементов в среде обитания (Петров, Шарыгин, 1981). Анализ морфологических и цитологических показателей печени сеголеток остромордой лягушки может быть использован для оценки состояния популяций амфибий в системе экологического мониторинга. В условиях сильного промышленного загрязнения у сеголеток озерной лягушки отмечается увеличение индексов печени, сердца и почек (Мисюра, 1989). Изменение индекса печени, кроме того, может быть вызвано голоданием, хотя для амфибий характерна незначительная потеря веса печени при голодании. Изменения условий среды, требующие повышения уровня метаболизма, ведут, кроме того, к интенсификации функций сердца и увеличению значений его индекса (Шварц и др., 1968).

Территории городских агломераций представляют собой пространства, обладающие значительной биогеохимической спецификой, возникшей в результате промышленного загрязнения (Шарыгин, 1980; Петров, Шарыгин, 1981). Частая посещаемость таких мест людьми приводит к изменению поведенческих особенностей животных (Шарыгин, Ушаков, 1979; Лебединский, 1984), выражающихся в изменении времени активности, сокращении расстояния испуга. Повышенное беспокойство нередко связано с дополнительной двигательной активностью, по-видимому, способствующей увеличению индекса сердца (Вершинин, 1985).

В течение значительного промежутка времени (1977—1990 гг.) мы осуществляли сбор данных по ряду популяционных показателей бурых лягушек, обитающих на территории городской агломерации и за ее пределами, в число которых входили морфо-

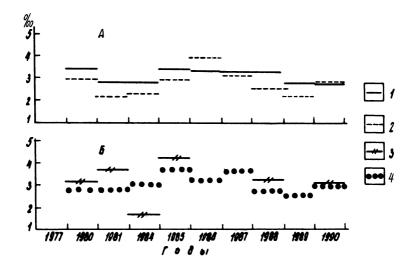


Рис. 1. Динамика значений индексов сердца

A - R. arvalis: I — городские, 2 — загородные популяции; Б—R. temporaria 3 — популяции зоны многоэтажной, 4 — малоэтажной застройки

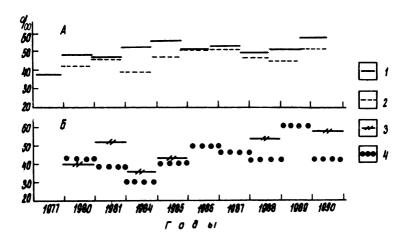


Рис. 2. Динамика значений индексов печени

A — R. arvalis 1 — городские, 2 — загородные популяции; Б — R. temporaria: 3 — популяции зоны многоэтажной, 4 — малоэтажной застройки

Таблица 1

Морфофизиологические индексы сеголеток R. arvalis

Морфофизиологические индексы сеголеток R. temporaria

	Городская территория			одный сток	мн	Зона огоэтажной застро	ойки	Зона малоэтажной застройки		
Год		Ин	текс		F	Индекс				
ТОД	Hep %0	Cor %0	Her %0	Сог %0	Год	Нер %0	Cor %0	Hep % 0	Сог %0	
1977	36,3±0,8	Нет свед.	$37,5\pm1,2$	Нет свед.	1977		Нет сведени	й		
	n=63	i	n = 24		1980	$39,6\pm2,2$	3,2±0,18	$42,2\pm2,2$	$2,8\pm0$	
980	47.8 ± 4.3	$3,4\pm0,12$	$42,0\pm1,7$	$2,9\pm0,2$		n = 21	n=21	n=59	n=59	
	n=117	n = 117	n=41	n=41	1981	$51,8\pm2,1$	3.7 ± 0.14	37.9 ± 1.0	2.8 ± 0 $n=86$	
981	$46,5\pm1,0$	$2,8\pm0,08$	$45,5 \pm 1,4$	$2,2\pm0,1$		n=16	n=16	n=86		
	n = 140	n = 140	n=60	n=60	1984	$35,7\pm1,5$	1,6±0,17	$30,5\pm1,0$	$3,0\pm0$	
984	$52,4\pm0,8$	2.8 ± 0.05	$38,5 \pm 1,4$	$2,3\pm0,1$		n=27	n=27	n=58	n=5	
	n = 243	n=243	n=35	n=35	1985	$42,7\pm1,7$	$4,2\pm0,16$	39.8 ± 1.0	$3,7\pm0$	
985	$55,3\pm0,8$	$3,4\pm0,05$	$47,1 \pm 1,5$	$2,9\pm0,1$		n=28	n=28	n=64	n=6	
	n=216	n = 216	n = 49	n = 49	1986	Нет свед.	Нет свед.	$48,9\pm3,5$	3,2±0	
986	$51,2 \pm 1,5$	$3,34\pm0,1$	$50,7\pm1,9$	$3,9\pm0,2$				n=14	n=1	
	n = 105	n = 105	n=60	n=60	1987	Нет свед.	Нет свед.	$45,5\pm1,7$	$3,6\pm0$	
1987	$52,9\pm1,9$	$3,3\pm0,04$	$51,2\pm1,8$	$3,1 \pm 0,1$			ł	n=60	n=6	
	n = 227	n = 227	n=60	n=60	1988	$53,1\pm2,1$	$3,2\pm0,13$	$41,7\pm1,8$	2,7±0	
1988	$49,4\pm0,7$	$3,3\pm0,04$	$46,6\pm1,4$	$2,5\pm0,1$		n=24	n=21	n=52	n=5	
	n=272	n = 272	n = 57	n=57	1989	Нет свед.	Нет свед.	$60,6\pm3,9$	2,5±0	
1989	$50,9\pm0,1$	2.8 ± 0.06	$46,6\pm1,4$	$2,2\pm0,1$				n=30	n=3	
	n = 160	n=160	n = 90	n=90	1990	57,6±3,9	$3,0\pm0,2$	$41,9 \pm 1,8$	$3,0\pm0$	
1990	$57,8\pm0,9$	$2,7\pm0,05$	$51,5 \pm 1,3$	$2,8\pm0,1$		n=20	n=20	n=61	n=6	
	n = 207	n = 207	n = 30	n = 30			1	!		

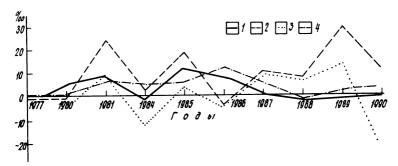


Рис. 3. Динамика разности значений индекса печени у сеголеток R. arvalis I- загородная популяция, 2- зона многоэтажной, 3- малоэтажной застройки, 4- лесопарк

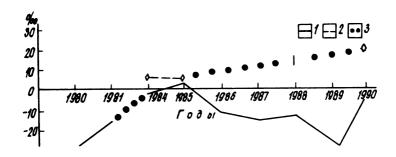


Рис. 4. Динамика разности значений индекса печени у сеголеток $R.\ temporaria.$ I- зона малоэтажной, 2- многоэтажной застройки, 3- интервалы по которым нет данных.

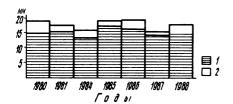


Рис. 5. Средняя длина тела сеголеток R. arvalis

загородная популяция,
 зона многоэтажной застройки.

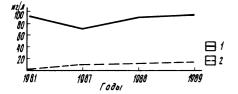


Рис. 6. Уровень загрязненности водоемов сульфатами

зона многоэтажной застройки,
 загородный участок.

физиологические индексы сеголеток. Предварительные результаты позволяли говорить только о высоких значениях относительного веса сердца у сеголеток остромордой лягушки на всей территории города. Увеличение индексов печени на отдельных, сильно загрязненных, участках было отмечено лишь у взрослых животных (Вершинин, 1983).

Сравнение динамики значений индексов сердца сеголеток остромордой лягушки в популяциях, находящихся на городской территории и за ее пределами, позволяет говорить об имеющихся различиях (p=0,05) в этих двух группах (рис. 1, табл. 1, 2).

Анализ динамики индексов Hep $\%_0$ сеголеток остромордой лягушки в городской черте и за городом (несмотря на близость значений в зонах с разным уровнем антропогенного воздействия) выявил существенные (p=0,05) различия, индексы печени Rana arvalis из популяций, находящихся на городских территориях, несколько выше, чем у животных из загородной популяции (рис. 2). Динамика разности индексов печени метаморфизировавших животных (стадия 53, по Дабагяну, Слепцовой, 1975) и животных, достигших стадии 54 за те же годы, представлена на рис. 3. Отмечено наличие положительной связи (r=0,57; t_z =1,6) динамики разности индексов Hep $\%_0$ сеголеток популяций зон много- и малоэтажной застройки. Иначе выглядит динамика разности индексов Hep $\%_0$ в популяциях лесопарковой зоны и за городом, между которыми также отмечена положительная связь (r=0,62; t_z =2,25).

Сравнение динамики индексов сердца и печени за 1980-1990 гг. у сеголеток травяной лягушки из популяций зон много- и малоэтажной застройки не выявило значимых различий по этим показателям, тогда как между динамикой разности индексов печени метаморфизировавших животных и проживших две недели на суше, отмечена положительная связь (r=0.56; $t_z=0.63$; рис. 4).

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. Это предположение подтвердилось при исследовании константы аккомодации мышечной ткани взрослых остромордых лягушек (Вершинин, Терешин, 1989). Установлено, что животные из городских популяций обладают низкой мышечной возбудимостью (высоким порогом возбуждения), что отмечается при усилении фактора беспокойства. Из экспериментальных исследований известно, что загрязнение пестицидами вызывает гиперактивность у головастиков (Cooke, 1971), а вариабельность спонтанной двигательной активности личинок увеличивается в воде, загрязненной свинцом (Taylor, Steele, Strickler-Shaw, 1990). По нашим данным (Вершинин, 1990), загрязнение свинцом нерестовых водоемов достигает З ПДК. Отличий в динамике значений индекса сердца у сеголеток *R. temporaria* и́з популяций зон много- и малоэтажной застройки

не выявлено, так как все они обитают на городской территории. Различия по индексу печени у сеголеток из городских и загородной популяций *R. arvalis*, по-видимому, объясняются, с одной стороны, тем, что сеголетки из популяций, подверженных наибольшему антропогенному прессу, имеют достоверно более крупные размеры тела (Вершинин, 1987а) (рис. 5), так как известно, что у крупных животных отмечается тенденция к росту относительного веса печени (Шварц и др., 1968).

Приведем среднюю длину тела сеголеток R. arvalis, мм:

	1980 г.	1981 г.	1984 г.	1985 г.
Зона многоэтажной застройки	$18,5\pm0,48$ $n=65$	17.1 ± 0.3 n = 103	$15,4\pm0,35$ $n=64$	$18,5\pm0,4$ $n=27$
Загородная популяция		15.0 ± 0.2 $n = 190$	$12,9\pm0,26$ $n=35$	16.8 ± 0.2 $n = 49$
	1986 г.	1987 г.	1988 г.	
Зона многоэтажной застройки		14.9 ± 0.2 n = 64	17.3 ± 0.2 $n = 104$	
Загородная популяция		n=60	$15,0\pm0,1$ $n=57$	

С другой стороны, это может быть следствием значительных изменений химического фона городской среды (рис. 6; чтобы не усложнять картину, мы приводим здесь только динамику загрязнения по сульфатам) (Вершинин, 1985, 19876, 1990).

В популяциях R. arvalls на городской территории высока встречаемость морфы striata, обладающей высоким уровнем обменных процессов (Добринский, Малафеев, 1974). Животные этой морфы также имеют больший индекс печени (Шварц, Ищенко, 1968); как уже отмечалось, высокий уровень обменных процессов также способствует увеличению значений индекса сердца. Хотя относительный вес сердца оказался более чувствительным показателем, измененным на всей городской территории, физиологические особенности животных популяций городской черты накладывают отпечаток и на динамику разности индексов печени метаморфизировавших (стадия 53) и достигших стадии 54 сеголеток R. arvalis и R. temporaria. Причем разброс значений этого показателя значительно выше в популяциях зон много- и малоэтажной застройки (в сравнении с животными из загородной популяции и лесопарка), что, по нашему мнению, отражает большую нестабильность и разнородность условий обитания в городской черте.

Наличие положительной связи между динамикой данного показателя у сеголеток *R. temporaria* в зонах много- и малоэтажной застройки говорит о сходстве этого процесса у двух рассматриваемых видов, несмотря на большую в целом чувствительность травяной лягушки (Вершинин, 1987а) к негативным изменениям среды в зоне многоэтажной застройки в сравнении с остромордой.

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 специфической динамике этих показателей. Они связаны, на наш взгляд, как с различиями в уровне обменных процессов, физиологическими адаптациями, ведущими к дополнительным энерготратам (Шварц, 1980), адаптациями других уровней, так и с изменениями химического фона городских территорий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города / Экологические аспекты роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 61—75.

Вершинин В. Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города / / Экология. 1987а. № 1. С. 46—50.

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, 19876. С. 74—79.

Вершинин В. Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске / / Экология. 1990. № 2. С. 67—71.

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 среды. Свердловск, 1989. С. 15—16.

Вершинин В. Л. Уровень рекреационной нагрузки и состояние популяций сибирского углозуба / / Животные в условиях антропогенного ландшафта. Свердловск, 1990. С. 25—30.

Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка Rana tem-

poraria L. / / Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442—462.

Добринский 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.

Лебединский А. А. Об адаптациях амфибий к условиям урбанизированной территории / / Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск, 1984. С. 106.

Мисюра А. Н. Экология фонового вида амфибий Центрального Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Днепропетровск, 1989.

Петров В. С., Шарыгин С. А. О возможности использования амфибий и рептилий для индикации загрязнения окружающей среды / / Наземные и водные экосистемы. Горький. 1981. С. 41—48.

Шарыгин С. А. Микроэлементы в организме некоторых и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980.

Шарыгин С. А., Ушаков В. А. Амфибии и рептилии в крупных городах / / Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне РСФСР. Саранск, 1979. Вып. 2. С. 83—96.

Шварц С. С. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля / / Тр. биогеохимической лаборатории АН СССР. 1954. T. 10. C. 76—81.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных: Тр. Института экологии растений и животных. Свердловск, 1968. Вып. 58.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Динамика генетического состава по-пуляций остромордой лягушки / / Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, № 3.

C. 127—134.

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

Cooke A. S. Selective predation by newts on frog tadpoles treated with DDT / / Nature. 1971. V. 229, № 5282. P. 275—276.

1992

В. Л. ВЕРШИНИН, Е. А. ТРУБЕЦКАЯ

СМЕРТНОСТЬ БУРЫХ ЛЯГУШЕК В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ, ЛИЧИНОЧНЫЙ И ПОСТМЕТАМОРФИЧЕСКИЙ ПЕРИОДЫ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

В крупных городах с развитой промышленностью происходят существенные изменения численности и видового состава амфибий. При этом появляются виды, хорошо приспособившиеся к антропогенному ландшафту. На Среднем Урале обыкновенный тритон и остромордая лягушка уживаются с человеком и успешно размножаются (Топоркова, 1977; Вершинин, 1980). Тем не менее встречаемость амфибий в окрестностях городов сравнительно низка, так как распределение по территории крайне неравномерно: возникают небольшие изоляты (Исаков, 1969), изменяется ареал некоторых видов. Так, в культурных ландшафтах отмечается замещение травяной лягушки остромордой (Бескровный, Бурменская, 1970; Вершинин, Топоркова, 1981). Одно из наиболее губительных воздействий — разрушение и загрязнение среды обитания амфибий. Под действием антропогенных факторов происходят не только сдвиги в видовом составе экосистем, но и изменения динамики численности популяций. Л. А. Лесников (1970). рассматривая загрязнения как факторы среды, обусловливающие продуктивные свойства популяции, выделяет три типа прямого воздействия загрязнения. Первый — гибель определенной части популяции: молодых, половозрелых самок и самцов или особей одного пола (чаще самцов), здесь можно усмотреть сходство с действием хищников. Заметного влияния на темпы нарастания биомассы этот тип не оказывает. Второй — загрязнение, влияет на общее состояние организмов, например, на обмен веществ (аналогично действию паразитов). При этом происходит сокращение варьирования признаков, определяющих состояние особей. Третий — нарушение процессов овогенеза и эмбриогенеза, приводящее к прекращению размножения или появлению нежизнеспособного потомства. Наиболее сильное воздействие оказывается при постоянном присутствии загрязнителей в водоеме. Действие веществ часто проявляется не в момент загрязнения, а позднее при наступлении неблагоприятных условий.

Таким образом, антропогенные факторы, как правило, влияют на сокращение численности популяций за счет гибели молодняка, взрослых особей и снижения плодовитости (Попов, 1967; Ле-

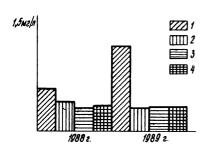
бедева, 1970; Скокова, Лобанов, 1973; Банников, 1977; Кубанцев, 1976; Бондаренко, 1977; Константинова, 1981; Вершинин, 1983а). Под действием антропогенных факторов изменяется не только численность, но и структура популяций. Так, в урбанизированных районах отмечено отсутствие лягушек старших возрастных групп (Ушаков, Лебединский, Грефнер, 1982), снижается доля половозрелых особей, изменяется половая структура с численным преобладанием самок. Отдельные локальные популяции амфибий характеризуются относительно стабильным средним вкладом в численность новой генерации (20-22 сеголетка на самку). Установлена соизмеримость биомассы вносимой в водоем икры и выходящих сеголеток. Этот показатель принят за оптимальный уровень функционирования популяций. В нарушенных биоценозах репродуктивный потенциал равен 42-66,1 сеголеток на самку, что определяется снижением величины старения популяции за счет низкого уровня производителей предельных возрастов. Как известно, уровень смертности определяет способность популяции к воспроизводству. Динамика численности новой генерации характеризует специфику популяции и определяет особенности ее фенооблика и генетической структуры (Вершинин, 1987). В свою очередь, эффективность репродукции бесхвостых амфибий определяется не численностью производителей, а факторами, действующими на биотопическую обстановку (Бобылев, 1985а).

Первые 30 стадий, от яйца до вылупления и начала кровообращения в первой жабре, — эмбриональные (Дабагян, Слепцова, 1975). В этот промежуток времени смертность, по данным В. Г. Ищенко (1982), составляет 17,8%; по результатам Е. Л. Щупак (1970), численность эмбрионов сокращается в 3 раза за счет гибели, связанной с внешними факторами. Эмбриональная смертность Rana ridibunda в сточных водах — 42—76% против 26—34 в устойчивых экосистемах (Бобылев, 1985). Со стадии 30 по 53 идет личиночный период развития. В выборе условий существования (благоприятной температуры, кормовой базы, укрытия от хищников) личинки имеют ряд преимуществ по сравнению с эмбрионами (Herreid, 1967). Многие авторы считают, что среди всех неблагоприятных факторов, вызывающих гибель и регулирующих численность популяций амфибий, наиболее действенным оказывается давление достаточно многочисленных хищников (Calef, 1973; Licht, 1974). Однако А. С. Северцов и Г. С. Сурова (1979б) считают, что хищники не оказывают существенного влияния на характер динамики численности личинок. В водоемах при совокупном действии хищников и наличии разнообразных стадий обитания для головастиков снижается селективный эффект действия хищников (Сурова, Северцов, 1988). В большей степени смертность зависит от плотности и определяется внутрипопуляционными механизмами (Северцов, Сурова, 1988, 1979а, б). Обнаружена зависимость гибели головастиков в популяции от их размеров и плотности (Шварц, Пястолова, 1970а, б).

Большая выживаемость отмечена у рано выходящих крупных сеголеток (Ляпков, 1988). Существуют различные мнения по поводу адаптивных возможностей разных стадий личинок и их выживаемости. По данным Е. Л. Щупак (1970), на стадиях 19—20 развития гибели не происходит, на стадии 29 численность снижается в 10 раз, а к 30—31 — число личинок сокращается в 20 раз. А. С. Северцов и Г. С. Сурова (1979а) считают, что нельзя выделять более или менее адаптивные этапы развития. Смертность зависит от плотности личинок, а не от возраста и не от стадий онтогенеза. Все стадии оказываются равно приспособленными к тем экологическим условиям, в которых в данный момент находятся особи. Тем не менее авторы не отрицают критических этапов онтогенеза как таковых. Критические периоды, проявляющиеся в лабораторных условиях, в естественных популяциях нивелируются за счет высокой смертности. Метаморфоз проходят лишь наиболее устойчивые к любым нарушениям индивидуального развития особи. Количество вышедших сеголеток составляет 4-8% от числа отложенных икринок (Herreid, Kinney, 1967; Brockleman, 1968; Calef, 1973; Licht, 1974; Cooke, 1975). В экспериментальных условиях выживает 40% личинок (Calef, 1973). Автор указывает на высокую смертность на последних стадиях метаморфоза. После метаморфоза она не превышает 10% от числа вышедших особей. Наши данные показывают, что при наступлении неблагоприятных условий может происходить массовая гибель только что метаморфизировавших животных, если они были ослаблены в процессе развития (Пястолова, Трубецкая, 1988). В ранее проведенных экспериментальных исследованиях нами отмечалось, что действие малых доз различных веществ повышает выживаемость личинок к метаморфозу в 2 раза по сравнению с контролем (Бугаева, 1983). Полевые исследования показали наличие специфики и динамики численности личинок и сеголеток R. arvalis в условиях городской черты. Высокая элиминация на ранних этапах, по-видимому, способствует возникновению особенностей генетической структуры популяции (Вершинин, 1987).

Данные по выживаемости личинок и сеголеток бурых лягушек, полученные в экспериментальных условиях, так же как и результаты чисто полевых исследований по влиянию уровня антропогенной нагрузки на особенности динамики численности личинок и сеголеток, не позволяют раскрыть всю картину наблюдаемого процесса. В связи с этим мы предприняли попытку сочетания полевых и экспериментальных методов для исследования смертности в процессе онтогенеза бурых лягушек (Rana arvalis и R. temporaria) и популяций с разным уровнем антропогенного воздействия.

Динамику численности сеголеток и личинок бурых лягушек на городской территории Свердловска изучали с 1980 по 1990 гг. Учеты численности сеголеток проводили на стадиях 53 и 54 все годы наблюдений, учеты численности личинок — на 41 и 49 в



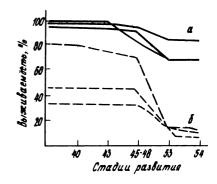
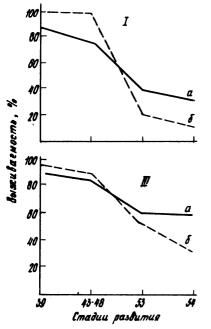


Рис. 1. Содержание ПАВ в нерестовых водоемах 1 — зона много-, 2 — малоэтажной застройки, 3 — лесопарк, 4 — загородный участок.

Рис. 2. Эмбриональная, личиночная и постметаморфическая выживаемость остромордой лягушки в городской и пригородной группах в лабораторных условиях

Здесь и на рис. 3: а — городские, б — загородные кладки



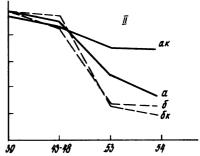


Рис. 3. Личиночная выживаемость в растворах ПАВ

I — высокая, II — средняя, III — низкая концентрация ПАВ; $a\kappa$ и 6κ — контроль

Выживаемость остромордой лягушки на стадиях 41, 49, 53 и 54, % от количества отложенных икринок

Стадия 41		Годы		Стадия		Годы			
	1980	1981	1984	49	1980	1981	1984	1986	
II	Нет свед.	18,2	0,92	II	Нет свед.	Нет свед.	0,88	0,2	
III	- » -	Нет свед.	11,9	III	- » -	->-	1,8	0,84	
IV K	17,2 Нет свед.	33,9 48,5	24,2 Нет свед.	IV K	10,9 Нет свед.	- » - - » -	4,0 Нет свед.	1,3 0,9	

Стадия	Годы										
53	1980	1981	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990		
III	1,2 Нет свед.	0,45 Нет	0,76 1,42	0,5 0,8	4,5 0,2	3,05 2,3	0,99 0,1	5,0 0,93	1,7 0,38		
IV K	1,3 0,6	свед. 3,39 Нет свед.	1,6 Нет свед.	0,33 0,6	0,4 0,3	1,09 0,37	0,98 0,66	2,7 0,27	0,93 0,3		

Стадия	Годы										
54.	1980	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990			
II	0,3	0,23	0,26	0,9	1,6	0,72	0,6	0,59			
III	Нет свед.	0,11	0,67	0,07	0,36	0,01	0,9	0,28			
IV	├ »	0,58	0,17	0,09	0,26	0,21	0,36	0,22			
K	»	Нет	0,014	0,12	0,008	0,005	0,19	0,000			
] [свед.									

 Π римечание. II — зона много-, III — малоэтажной застройки, IV — лесопарк, K — загородный участок.

1980, 1981, 1984 гг., на 49 — в 1986 г. Учитывали также число отложенных в водоем комков икры. Через оценку среднего количества икринок в комке проводили подсчет общего числа яиц, отложенных в водоем (Вершинин, 1983а).

Весной, во время икрометания и по достижении стадии 49, оценивали уровень загрязненности водоемов по ряду показателей. Анализы проводили в ПТБ при Урал НИИВХ. (Методика экспериментальной части исследования приведена в статье Е. А. Трубецкой настоящего сборника.)

Исследование динамики численности *R. arvalis* и *R. temporaria* в городской черте показало, что смертность личинок к стадии 41 в городской черте выше, чем в загородной популяции и лесопарковой зоне (Вершинин, 1983б). Это определяется главным образом уровнем загрязненности водоемов города (Вершинин, 1985), где в результате смыва и скопления талых вод происходит

концентрация поллютантов (рис. 1). К моменту окончания личиночного развития, перед метаморфозом (стадия 49), выживаемость личинок собственно на городской территории в зонах многои малоэтажной застройки по-прежнему ниже, чем в лесопарке и за городом (см. таблицу). Выживаемость в период метаморфоза (стадия 53) 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 стадии 54 (р= =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 несколько ниже, чем у остромордой лягушки, что, вероятно, связано с низкой пластичностью травяной лягушки (Сурова, 1988).

Приведем пределы выживаемости Rana temporaria (%) от количества икринок:

Зона		Стад	ция	
	41	49	53	54
многоэтажной застройки	0—12,6	Нет свед.	0,3—2,5	0,24—0,63
малоэтажной застройки	2,1—14,4	0-0,34	0,14-2,0	0,005—0,45

В эксперименте снятие эффекта, определяемого загрязнением водоемов, привело к значительному увеличению выживаемости эмбрионов (рис. 2), превысив значения для кладок из загородной популяции, что, по-нашему мнению, свидетельствует о наличии адаптивных изменений в популяциях городской черты. Известно, что при возникновении стресса большую роль играет также фактор времени, связанный как с развитием в онтогенезе чувствительности к стрессу, так и с продолжительностью воздействия какого-либо эффективного стрессора на протяжении различных периодов жизни. За исходным состоянием в ответ на воздействие стрессора прежде всего следует избыточная реакция, которая через стабилизированное состояние ведет к состоянию приспособленности.

В эксперименте смертность личинок городских популяций ниже, чем в загородных, причем у последних этот показатель значительно увеличивается между стадиями 47 и 54.

Исследования действия разных концентраций додецил сульфата натрия (ПАВ) показали прямую зависимость выживаемости личинок от концентрации раствора у трех городских кладок. Смертность личинок пригорода не подчиняется этой закономерности. Выживаемость их в контроле на 8% выше, чем в растворе

сильной концентрации, и в среднем на 7—15% ниже, чем в растворах средней и низкой концентрации (рис. 3). Этот результат совпадает с нашими данными, полученными в эксперименте на личинках из «чистых» районов при воздействии на них ряда химических веществ (Бугаева, 1983).

Таким образом, ответная реакция двух групп кладок из города и пригорода неоднозначна. Городские личинки более жизнеспособны под действием стрессора (ПАВ). Механизм реакции на этот же фактор пригородной группы более сложен и требует детального исследования.

По результатам полевых исследований, выживаемость сеголеток бурых лягушек к стадии 54 выше всего оказалась в зоне многоэтажной застройки и меньше всего в контроле. Можно полагать, что популяция, находящаяся под минимальным воздействием человека, состоит в динамическом равновесии с биоценозом, звеном которого она является. Следовательно, уровень допустимых потерь генерации вышедших на сушу сеголеток «входит в программу» конкретной экосистемы и является достаточным для осуществления последующего воспроизводства популяции. Поскольку число биоценотических связей и трофических уровней в естественном сообществе больше, чем в антропогенном. то и потери здесь могут быть довольно высоки. В первые три недели наземной жизни наблюдается наибольшая смертность сеголеток от хищников (Ляпков, 1987), тогда как уровень допустимых потерь при значительном антропогенном прессе в этот период должен быть ниже, чтобы воспроизводство таких популяций стало возможным. Кроме того, меньшее число хищников в городских сообществах также может способствовать снижению потерь среди метаморфизировавших сеголеток.

Рассмотрение всей картины динамики численности, начиная с момента откладки икры, позволяет нам говорить, что в зоне многоэтажной застройки в условиях максимального загрязнения наиболее значительный отход наблюдается уже на ранних этапах развития (эмбриональный период), что связано со всем комплексом условий городской среды, при снятии которого в эксперименте выживаемость резко возрастает. Впоследствии уже не отмечается такого резкого падения численности, даже в период метаморфического климакса (Вершинин, 1985). Это следует и из общих положений о динамике численности личинок бурых лягушек (Северцов, Сурова, 1988). В популяциях других зон городской черты и пригорода столь резкого падения численности на ранних этапах развития не отмечается, сокращение численности животных идет более плавно в течение всего периода развития. При снятии естественных факторов (в эксперименте) при эмбриональном и личиночном развитии городских головастиков не наблюдается резких скачков смертности, в то время как у пригородных личинок она значительно повышается к стадии 29 и на 48-53.

Пределы изменчивости выживаемости остромордой лягушки

на изучаемых стадиях заметно шире в популяциях городской черты (в сравнении с загородной), что говорит как о жизнеспособности относительно большой части новой генерации, так и о значительном полиморфизме условий городской среды, проявляющемся в разнообразии ответной реакции популяции.

Таким образом, высокая потенциальная устойчивость городских кладок, реализующаяся при возникновении благоприятных условий, на наш взгляд, — следствие адаптивных изменений, способствующих поддержанию воспроизводства популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А. Г. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся и их

охрана / / Природа. 1977. № 12. С. 99—102.

Бескровный М. А., Бурменская Н. М. О периодических изменениях ареалов некоторых земноводных, обусловленных хозяйственной деятельностью человека / / Материалы четвертой научной конференции зоологов пединститутов. Горький, 1970. С. 32—34.

Бобылев Ю. П. Охрана местообитаний и адаптивные особенности бесхвостых амфибий антропогенных ландшафтов Приднепровья / / Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск,

1985. C. 124—130.

Бондаренко Д. А. Влияние антропогенного фактора на видовое разнообразие и обилие рептилий в долине р. Куры / / Вопр. герпетологии. 1977. Вып. 4. С. 40—41.

Бугаева Е. А. Влияние антропогенных факторов на рост, развитие и выживаемость личинок остромордой лягушки (Rana arvalis Nilss.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска / / Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980. С. 5—6.

Вершинин В. Л. Смертность личинок и сеголеток бурых лягушек Rana arvalis Nilss. и R. temporaria L. в зависимости от степени урбанизации / / Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983а. С. 89.

Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 19836.

Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города / Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 61—75.

Вершинин В. Л. Адаптивные особенности группировок остромордой

лягушки в условиях крупного города / / Экология. 1987. № 1. С. 46—50.

Вершинин В. Л., Топоркова Л. Я. Амфибии городских ландшафтов / / Фауна Урала и Европейского севера. Свердловск, 1981. С. 48—56.

Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка Rana temporaria. L. / Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442—462.

Исаков Ю. А. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы / / Синантропизация и доместикация животного населения. М., 1969. С. 3—6.

И щенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки и ее возможные экологические последствия / / Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23—50.

Константинова Н. Ф. О редких и исчезающих видах амфибий и рептилий в условиях интенсивного воздействия антропогенных факторов / / Вопр. герпетологии. 1981. С. 70.

Кубанцев Б. С. О роли антропогенных факторов в экологических процессах / Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. Вып. 1. С. 3—16.

Лебедева Г. Д. Определение токсичности загрязнения пресных вод в отношении некоторых гидробионтов / / Вопросы водной токсикологии. М., 1970. C. 57-61.

Лесников Л. А. Особенности действия загрязнения на популяции вод-

ных организмов / / Вопросы водной токсикологии. М., 1970. С. 61-66.

Ляпков С. М. Выедание сеголеток травяной лягушки землеройками и зелеными лягушками в условиях эксперимента / / Проблемы современной биологии. М., 1987. С. 27—31.

Ляпков С. М. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (Rana temporaria и R. arvalis) в начале наземной жизни / / Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 10.

C. 1519—1529.

Попов Ю. К. О влиянии химических обработок леса на птиц и землероек / / Уч. зап. Пермского пединститута. 1967. Вып. 1. С. 34-41.

Пястолова О. А., Трубецкая Е. А. Некоторые особенности энергетики метаморфоза Rana arvalis Nilss. в техногенном ландшафте / / Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 105-117.

Северцов А. С., Сурова Г С. Гибель личинок травяной лягушки и факторы ее определяющие / / Зоол. журн. 1979а. Т. 8, вып. 3. С. 393—403.

Северцов А. С., Сурова Г. С. Влияние хищников на популяцию головастиков травяной лягушки / / Зоол. журн. 1979б. Т. 8, вып. 9. С. 1374—1379:

Северцов А. С., Сурова Г. С. Факторы, ограничивающие числен-

ность бурых лягушек / / Экологические популяции. М., 1988. Ч. 2. С. 109—110. Северцов А. С., Сурова Г. С. Динамика численности бурых лягушек в Московской области / / Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. Материалы совещания по герпетофауне Москвы и Московской области. M., 1989. C. 110-120.

Скокова Н. Н., Лобанов В. А. Влияние бутилового эфира 2,4 Д на земноводных / / Научные основы охраны природы. М., 1973. Вып. 2. С. 79—86.

Топоркова Л. Я. Влияние деятельности человека на распространение амфибий / / Вопр. герпетологии. 1977. Вып. 4. С. 204—206.

Ушаков В. А., Лебединский А. А., Грефнер Н. М. Анализ размерно-возрастной популяции травяной лягушки на урбанизированной территории / / Вестн. зоологии. Киев, 1982. № 2. С. 67—68.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста личинок земноводных. 1. Специфичность действия / / Экология. 1970а. № 1.

C. 78—82. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия / / Экология. 1970б. № 2. С. 38—54.

Щ у п а к Е. Л. Динамика биологической продуктивности популяций остро-

мордой лягушки / / Экология. 1970. № 1. С. 83—86.

Brockleman W. Y. Natural regulation of density in tadpoles of Bufo americanus / / Rh. D. Thesis. Univ. of Michigan. 1968. P. 78.

Calef G. W. Natural mortality of tadpoles in population of Rana aurora / / Ecology. 1973. V. 54, N 4. P. 741-758.

Cooke A. S. Spawn clumps of the common frog Rana temporaria: number of ova and hatchability / / Brit. J. Herpetol. 1975. V. 5, N 5. P. 505-509.

. Herreid C. F., Kinney S. T. Temperature and development of the

wood frog Rana sylvatica in Alaska / / Ecology. 1967. V. 48, N 4. P. 579-590. Licht L. E. Survival of embryos tadpoles and adult of the frogs Rana

amora amora and Rana pretiosa pretiosa sympatric in south-western British Columbia / / Can. J. Zool. 1974. V. 52, N 5. P. 613-627.

1992

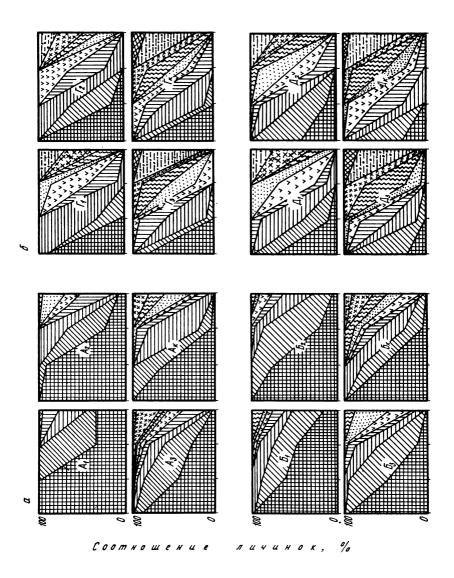
Е. А. ТРУБЕЦКАЯ

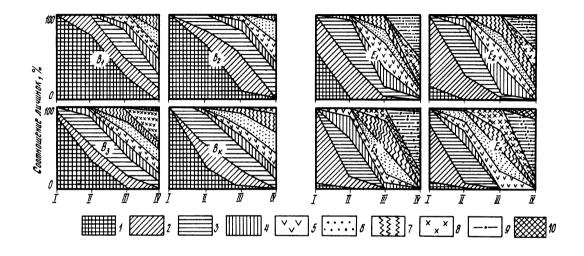
АДАПТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

В современных условиях интенсивного антропогенного воздействия на природные комплексы существование многих видов животных находится под угрозой. Популяции реагируют на изменяющиеся условия среды посредством адаптивных процессов. Эти биологические реакции могут как положительно, так и отрицательно сказываться на величине ареала и структуре популяции, а в худшем случае — приводить к ее вымиранию. В частности, при резких антропогенных изменениях среды виды животных с высокими генетической изменчивостью, скоростью размножения и быстрой сменой поколений обладают селективным преимуществом и соответственно большими шансами на выживание.

Генетическая конституция каждого организма обусловливает его определенную реакционную способность (норму реакции) по отношению к воздействующим стрессорам (Unger, 1982). В этой связи важнейшей задачей является вскрытие механизмов адаптации, позволяющих видам выживать при изменениях среды. В настоящее время наблюдается два основных направления по изучению влияния человеческой деятельности на живую природу. Первый аспект включает изучение видового состава и структуры популяций отдельных видов в антропогенном ландшафте. Второе направление экспериментальное. Оно предусматривает установление предельно допустимых концентраций различных химических веществ, не нарушающих жизнедеятельность живых организмов, в основном гидробионтов, и исследование этих видов на выживаемость, рост и развитие отдельных особей. Экспериментальные исследования биологических особенностей животных в условиях антропогенных воздействий остаются на текущий момент единственным средством, имеющим прогностическую ценность, что позволяет связать настоящее и будущее экосистем.

Представленные исследования тесно связаны с работами В. Л. Вершинина, проведенными по изучению адаптивных возможностей остромордой лягушки в условиях крупного города (Вершинин, 1987). Им изучаются особенности динамики численности, пространственной и генетической структуры, изменчивости ряда морфологических показателей группировок остромордой лягушки,





Скорость развития личинок в эксперименте под влиянием ПАВ I-IV — периоды развития, равные семи дням; стадии развития: $I=39,\ 2=40,\ 3=41,\ 4=42,\ 5=43,\ 6=44,\ 7=45,\ 8=46,\ 9=47,\ 10=48;$

A-B (a) — номера кладок из городской группировки; $\Gamma-E$ (6) — из пригородной популяции; I-3 и K в индексе — все концентрации раствора и контроль

расположенных в черте города. Некоторые из исследованных параметров свидетельствуют о наличии адаптивных изменений в группировках, подверженных значительному антропогенному воздействию (Вершинин, 1983, 1987, 1990).

В нашу задачу входило экспериментальное изучение адаптационных механизмов городской популяции упомянутого вида в период личиночного развития.

Материал и методики

Для опыта из городского водоема, где в течение ряда лет отмечался значительный уровень концентрации ПАВ (0.678 мг/л) (Вершинин, 1990), были взяты три кладки — А, Б, В. Для сравнения три кладки — Г, Д, Е взяли из контрольного пригородного водоема. Каждую из них поместили в отдельный кристаллизатор с отстоянной водопроводной водой. Когда у личинок исчезли наружные жабры и наметились почки задних конечностей (стадия 39, по классификации Дабагяна и Слепцовой) (1975), их рассадили в растворы додецил сульфата натрия (ПАВ). Этот детергент был использован в качестве стрессора для моделирования антропогенного загрязнения в эксперименте при неизменности всех прочих факторов. О чувствительности биохимических и физиологических параметров часто могут говорить очень незначительные концентрации химических веществ. Количество детергента подбирали в установочном эксперименте на личинках Bombina orientalis. Максимальная концентрация $(7.5 \times 10^{-5} M)$, при которой наблюдалась 100%-ная выживаемость личинок в течение недели, была взята за исходную. Раствор средней концентрации содержал 5 10-5 М ПАВ, а слабый $2 \cdot 10^{-5} \, M$. В качестве контроля использовали отстоянную водопроводную воду (в дальнейшем растворы $7.5 \cdot 10^{-5} M$, $5 \cdot 10^{-5} M$ и $2 \cdot 10^{-5} \, M$ мы будем упоминать как 1, 2 и 3 соответственно). Личинки каждой кладки в отдельности были распределены в три раствора и контроль по шесть головастиков на 3 л (в пяти повторностях). Икрометание в городе началось на десять дней раньше, поэтому опыт с пригородными кладками был поставлен позднее.

Еженедельные измерения температуры указывали на ее стабильность, в ходе всего эксперимента она была 18°C.

На протяжении всего опыта головастиков кормили вареными листьями одуванчиков. По литературным данным, при явном недостатке корма скорость роста может быть максимальна. Избыток пищи приводит к тому, что большое количество неусвоенного органического вещества в воде дает эффект загрязнения, выражающийся в замедлении роста (Weilbur, 1977). Поскольку потребность в корме у личинок разных вариантов опыта резко отличалась, пищу давали по мере необходимости и в небольшом количестве. В случае гибели личинки 500 мл воды отливали и тем самым поддерживали постоянную плотность животных. Через каждые семь дней со дня постановки опыта определяли стадию

развития по классификации Н. В. Дабагяна и Л. А. Слепцовой (1975). Чтобы не травмировать головастиков, их засасывали вместе с водой в стеклянную пипетку и рассматривали под лупой при 16-кратном увеличении.

Результаты и их обсуждение

Полученные результаты сведены в диаграммы (см. рисунок). Обозначены стадии личиночного развития от 39 (наметились почки задних конечностей) до 48 (хорошо развитые задние конечности).

В первую неделю развития личинки городских кладок оставались на стадии 39 (как и в начале эксперимента) и только в растворе 3 появилось несколько особей более развитых (АЗ — 10%, БЗ — 3%, ВЗ — 10%). Головастики пригородных кладок за этот же срок развивались быстрее, и во всех вариантах опыта (за исключением Γ 1 и Γ 2) появились особи стадии 40, а ко второй неделе развития все личинки прошли стадию 39, только 7—10% их осталось в растворах Γ 2, Д1 и Д2.

Стадии 39 и 40 соответствуют росту почки задних конечностей и относятся к периоду преметаморфоза (Etkin, 1964), который характеризуется ускоренным ростом и незначительными изменениями в развитии. Поэтому мы объединили эти две стадии и посчитали общий процент встречаемости их за время всего эксперимента. Этот показатель отличается у городских групп от пригородных и меньше у последних в 2 раза (табл. 1). Наблюдается также прямая зависимость между концентрацией раствора и числом особей стадий 39—40, отмеченных в опыте, но если у городской группы это выражено четко, то у пригородной почти незаметно.

За вторую неделю намечается явное отставание по срокам развития личинок A, Б, В по сравнению с головастиками серии Г, Д, Е. Оно сохраняется до четвертой недели и равно примерно семи дням (см. рисунок). В результате к концу эксперимента личинки кладок Г, Д, Е достигли стадий 46, 47 или 48, а в городской группе лишь незначительную долю составляют особи стадий 45, 46, в вариантах Вк и ВЗ — стадии 47. Причем в сериях A, Б, В чем больше концентрация ПАВ, тем больше животных, отстающих в развитии.

 $\begin{tabular}{ll} T аблица 1 \\ \begin{tabular}{ll} B \end{tabular}$ Встречаемость личинок стадии 39—40 за весь период развития, %

N₂			Maj	ркировка кла	адки	
раст- вора	A	Б	В	Γ	Д	Е
1	80	81	65	33	35	37
2	72	77	60	36	37	33
3	64	63	44	27	27	28
к	54	53	48	27	23	22

N₂					Koz	1-во с	уток					
раст-			min						max			
вора	A	Б	В	Γ	Д	E	A	Б	В	Γ	Д	Е
1 2 3 4	43 43 35 38	41 41 38 38	42 42 38 38	33 41 34 34	36 46 34 34	34 34 34 33	58 58 57 50	57 57 52 58	58 46 58 56	40 42 42 46		

К стадии 52 (появление передних конечностей) различия между кладками удалось установить более точно (табл. 2). Минимальные сроки развития личинок от стадии 39 до 52 оказались одинаковыми в контроле и в растворе 3, но отличались между городскими и пригородными популяциями. Последние на четверо суток опередили группу АБВ. Сроки развития личинок городской группы в растворах 1 и 2 оказались одинаковыми у каждой кладки и отставали от контроля на три—пять дней. В пригородной группе только в растворе 2 кладок Г и Д выход задержался на 7—12 дней, но и максимальный предел здесь составил столько же. Животные в этих вариантах погибли к стадии 52, а выжившие развивались более синхронно.

В среднем разница в минимальных сроках развития между кладками А, Б, В и Г, Д, Е в растворах 1, 2, 3 и контроле составила 8, 2, 3 и 4 дня соответственно.

Максимальные сроки выхода личинок указывают на еще больший разрыв в скорости развития между кладками опытного и контрольного районов. Эта разница в растворах 1, 2, 3 и контроле составила в среднем 5, 10, 11 и 9 дней соответственно.

В обоих вариантах опыта (А, Б, В и Г, Д, Е) отмечается некоторая тенденция увеличения периода выхода на сушу из раствора 3 и контроля по сравнению с таковым из растворов 1 и 2 (табл. 3). Исключение представляет кладка Г, где период выхода животных на стадию 54 во всех растворах одинаков.

Таблица 3 Период выхода группы в целом на стадию 54

№	Пернод выхода, сут								
раствора	A	Б	В	Г	Д	Е			
1 2	15 15	16 16	16 4	7	11	8 8			
3 ĸ	22 12	14 20	20 18	12	14 14	8 7			

Таким образом, развитие личинок городских и пригородных кладок отличалось между собой как в контроле, так и в растворах ПАВ более длительным сроком прохождения стадии 39 и периодом выхода на сушу. Отметили общую тенденцию задержки развития на стадиях 39—40 и более быстрые темпы выхода на метаморфоз в растворах более высокой концентрации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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. Адаптивные особенности группировок остромордой

лягушки в условиях крупного города / / Экология. 1987. № 1. С. 46—50.

Вершинин В. Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске / Экология. 1990. № 2. С. 67—71.

Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка / / Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442—462.

Etkin W. Metamorphosis / / Physiology of the amphibia. A. Moore ed N.-Y. Acad. Press. 1964. P. 427—469.

Unger K. Zur Modellierung der Reaktionsnorm von Kulturflanzen und deren Bedeutung für die Prüfung von Stress-Reaktionen / / Umwelt-Stress. Wiss. Beitr. Martin-Luter. Univ. Halle-Wettenberg, 1982. V. 35. P. 190—199.

Wilbur Henry M. Interaction of food level and population density in Rana sylvatica / / Ecology. 1977. V. 58, N 1. P. 206—209.

1992

Н. Ф. ЧЕРНОУСОВА

НЕСИНАНТРОПНЫЕ МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ОЗЕЛЕНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ СВЕРДЛОВСКА

Интенсивная урбанизация приводит к расчленению естественной природной среды на пятна различного размера и формы. Внутри и по окраинам городов такие участки преобразуются в рекреационные районы. В крупных промышленных центрах атмосфера загрязняется большим количеством выбросов транспорта и предприятий. Преобладание ветров определенной направленности приводит к неравномерному распределению по территории города загрязняющих веществ, выпадающих с пылью и осадками, увеличивая разнообразие воздействия на растительные сообщества и особенно загрязняя некоторые его районы. В зеленые насаждения городов интродуцируются несвойственные местным природным комплексом растения, что дополнительно изменяет существовавшие ранее растительные сообщества.

Однако, несмотря на заметные изменения природных комплексов, сохраняются благоприятные условия для существования в них большого числа видов растений, животных и микроорганизмов. Адаптация популяций животных к жизни в специфических городских условиях должна способствовать появлению новых регуляторных механизмов, т. е. протекает процесс синурбизации склонности видов жить в близком соседстве с человеком, хотя обычно они живут вне города. Популяции одних и тех же видов, как считают Андржезевский с соавторами (Andrzejewski et al., 1978), обитающие в урбанизированных и естественно-природных экосистемах, различаются по многим параметрам, характеризующим их структуру организации и внутрипопуляционные процессы, адаптирующие их к занимаемому месту в экосистеме. Среди видов млекопитающих, участвующих в синурбизации, особого внимания заслуживают несинантропные виды. Пока еще немного известно о процессах их адаптации к жизни в урбанизированных условиях, способности давать массовые вспышки в условиях города и эпидемиологическую опасность.

Влиянию урбанизации на видовой состав и экологию мелких млекопитающих посвящены серии работ, выполненных в городах с разным развитием промышленности, расположенных в несколько различающихся природно-климатических условиях. Это иссле-

дования польских зоологов (Andrzejewski, 1975; Andrzejewski et al., 1978; Babińska-Werka et al., 1979; Babińska-Werka, 1981), изучавших несинантропных грызунов лесопарков Варшавы; С. Р. Лисина (1983, 1984, 1987) в Горьком и английских зоологов в Оксфорде (Dickman, 1987; Dickman, Doncaster, 1987, 1989), рассматривавших всех млекопитающих. И для Варшавы и для Горького оказалось, что один из основных видов, имеющих очевидную тенденцию к синурбизации, — это Apodemus agrarius. В обеих сериях работ отлов животных проводили в зеленых районах, находящихся внутри городских массивов, и в окраинных районах, где промышленное и рекреационное воздействие ослаблено. Из 78 участков, обследованных в Варшаве, в 43 (55%) отлавливали полевую мышь и на некоторых участках — желтогорлую. В пределах Горького С. Р. Лисин (1983) выделил пять группировок полевой и три лесной мыши. В Оксфорде среди грызунов наиболее часто встречались Ap. sylvaticus и Clethrionomys glareolus, a Ap. agrarius отсутствовала, хотя она является обычной мышью, распространенной в Англии.

Наличие полевой и лесной мышей в большинстве зеленых районов Варшавы и Горького (особенно в тех, которые расположены в центральной части городов) и лесной мыши в Оксфорде свидетельствует об успешном развитии процессов синурбизации этих видов в природно-климатических условиях средне- и западноевропейской частей.

Свердловск — крупный промышленный центр Среднего Урала с населением около 1,5 млн человек и развитой тяжелой промышленностью. Очевидно, воздействие города такого масштаба на природные сообщества велико. Все зеленые массивы здесь сформировались на основе хвойного соснового леса с примесью мелколиственных пород. Промышленность города концентрируется по окраинам, исключая его юго-западную часть. Поэтому интенсивное воздействие различного характера распространяется не только на центральные парки, но и на окраинные лесопарки.

Материал и методы

Для изучения влияния процессов урбанизации на мелких млекопитающих Свердловска мы выбрали пять больших окраинных лесопарков, расположенных в разных частях города (рис. 1): Шувакишский (I) и Калиновский (II) на С-С-З и С-С-В города, Шарташский (III) в восточной части, Юго-Западный (IV) и Уктусский (V) в южной части города. Внутри городских застроек обследовали Ботанический сад Института леса (VI) (50 га), дендрарий Втузгородка (VII) (недалеко от центра, около 8,5 га) и Ивановское кладбище в центре города (VIII) (около 14,5 га). Отлов животных проводили на участках I—V в мае 1989 и

Отлов животных проводили на участках I—V в мае 1989 и в июле 1990 г. на участках VI, VII — в августе 1989 и июле 1990, в VIII — в мае 1989 г. В 1989 г. на каждом участке отработано по 400 ловушко-суток (л/с). В 1990 г. Ивановское кладбище было исключено из обследования из-за большого количества похищен-

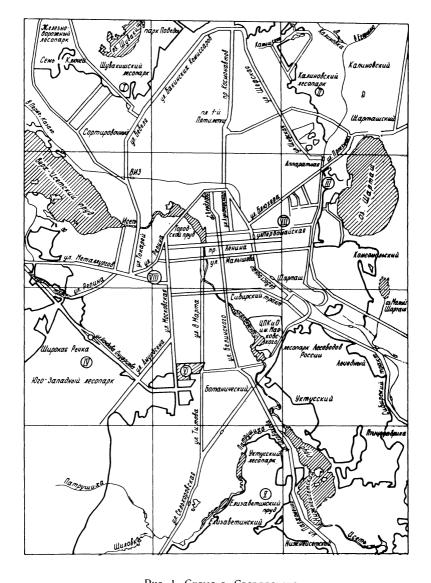


Рис. 1. Схема г Свердловска I-VIII— обследованные зеленые массивы (названия расшифрованы в тексте в разделе «Материал и методики»)

ных там ловушек. В дендрарии отработано 150, а на всех остальных участках по 300 л/с.

В каждом лесопарке для оценки численности и видового состава млекопитающих выбирали по три пробные площади, охватывающие как можно большее разнообразие биотопическо-флористических комплексов и отличающиеся степенью вытоптанности людьми.

Учет животных проводили стандартным способом — линиями ловушек по 25 шт. в течение 4 сут. Виды-синантропы (серую крысу и домовую мышь) в расчет не принимали. У наиболее многочисленного вида мелких млекопитающих — полевой мыши — оценили состояние репродуктивной системы зверьков и провели анализ демографических характеристик популяций (у мышей из Ботанического сада за два года, у остальных — за 1990 г.). Для этого разделили всех отловленных животных по возрасту и полу. Старшую возрастную группу (adultus + subadultus) составляли мыши, принимавшие участие в размножении и имеющие развитую репродуктивную систему, группу молодых (juvenis) — неразмножавшиеся животные с инфантильной половой системой.

Для оценки плодовитости самки суммировали у нее число эмбрионов и плацентарных пятен, таким образом условно определяя ее общую плодовитость за сезон.

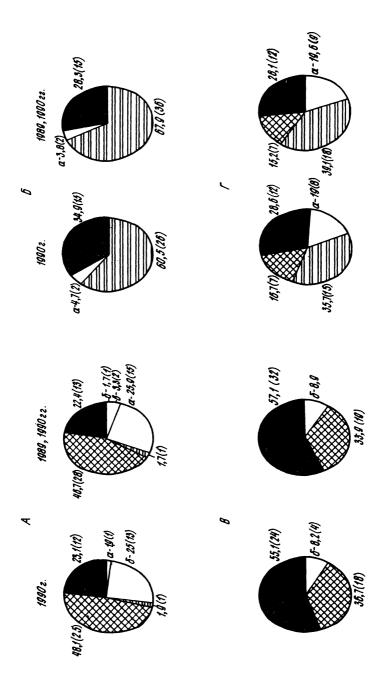
Результаты и их обсуждение

Нами было отловлено за оба года 559 мелких млекопитающих, из них 316 в 1990, что — естественно, так как все исследования в этом году проводили в середине лета, а в 1989 г. большая часть отловов осуществлена весной — в период самой низкой численности животных.

В лесопарках и парках города обнаружили три вида бурозубок: обыкновенную, среднюю и малую, объединенных при анализе в одну группу Sorex sp., и шесть видов грызунов: полевую мышь (Ap. agrarius), обыкновенную полевку (Microtus arvalis), полевку-экономку (M. oeconomus), пашенную (M. agrestis), рыжую (Cl. glareolus) и красную (Cl. rutilus) полевки.

Из-за разнообразия растительных сообществ и ряда других внешних факторов мелкие млекопитающие по зеленым зонам распределяются неравномерно (табл. 1, рис. 2, a—w). Наибольшее число видов обнаружено в Шувакишском лесопарке, наименьшее — в дендрарии (один вид — M. arvalis) и Ивановском кладбище (рис. 2, w). В окраинных лесопарках значительный процент отловленных животных составляли бурозубки — около 25, а в Шарташском лесопарке даже 57%.

Полевая мышь доминировала среди грызунов во всех лесопарках, кроме Юго-Западного и Калиновского. В Калиновском она отсутствовала, а население мелких млекопитающих составляла почти только рыжая полевка (см. рис. 2, б). Возможно, в этом лесопарке было занижено реальное количество полевок



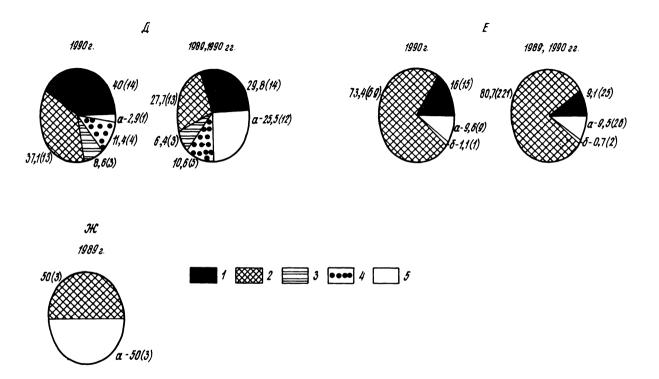


Рис. 2. Количественное распределение мелких млекопитающих по зеленым зонам Свердловска, % (в скобках — экз.). $A-\mathcal{A}-$ лесопарки: A- Шувакишский, B- Калиновский, B- Шарташский, F- Юго-Западный, A- Уктусский; E- Ботанический сад. $\mathcal{K}-$ Ивановское кладбище 1- Sorex sp. 2- Ap. agrarius, 3- Cl. glareolus, 4- Cl. ruitlus, 5- полевки рода Microtus: a- arvalis, 6- oeconomus, 8- agrestis

Распределение мелких млекопитающих по зеленым зонам Свердловска в 1990 г.

Место отлова	% от общего кол-ва животных	Суммарное число видо		
Ботанический сад Лесопарк	29,7	4		
Шувакишский	16,5	5*		
Шарташский	15,5	3		
Калиновский	13,6	3		
Юго-Западный	13,3	4		
Уктусский	11,1	5		
Дендрарий (центр)	0,3	1		
Ивановское кладбище				
в 1988 г.		2		

^{*} В этом лесопарке в 1989 г. на один вид (M. agrestis) было больше.

рода Microtus, так как в характерных для них биотопах ловушки часто оказывались перевернутыми и спущенными белками, которых здесь было очень много. Одна из линий Шарташского лесопарка также активно посещалась белками и иногда оказывалась разряженной почти на 1/3.

Хотя полевок рода *Microtus* мы отловили на всех исследованных участках, но доля их в уловах сильно колебалась (см. рис. 2, a-ж). Если в дендрарии в центральной части города они составляли 100% населения, а на кладбище — 50, то в окраинных лесопарках их доля колебалась от 3,8 до 30,4%. Наиболее многочисленным видом этого рода была обыкновенная полевка, полевка-экономка встречалась гораздо реже, а пашенной полевки было отловлено только две особи в 1989 г. в Шувакишском лесопарке. Рыжая полевка совершенно отсутствовала в центральных парках и Шарташском лесопарке. Она встречалась только по окраинам города, причем, как уже говорилось, доминировала в Калиновском лесопарке.

Таким образом, полевая мышь — доминирующий вид городских териокомплексов. В 1990 г. доля ее составляла 41,8% всех отловленных животных (табл. 2), она присутствовала почти во всех зеленых массивах города (см. рис. 2).

Если объединить виды с близкими экологическими нишами — Ap. agraris и Cl. glareolus — в одну группу, то окажется, что во всех лесопарках (за исключением дендрария) они составляют большую часть населения мелких млекопитающих и основную часть грызунов.

Самый многочисленный вид мелких млекопитающих лесов Среднего Урала — рыжая полевка, часто встречаются полевки рода *Microtus* и лесная мышь. Полевая мышь избегает хвойных лесов, поэтому довольно редка. Соотношение видов на урбани-

Видовой состав мелких млекопитающих Свердловска

	19	990 г.	1989, 1990 гг.		
Вид	п	% от обще- го кол-ва	п	% от обще- го кол-ва	
Sarex sp	95 132 34 6 — 45 4	30,1 41,8 10,8 1,9 — 14,2 1,3	111 291 84 8 2 58 5	19,9 52,1 15 1,4 0,4 10,3 0,9	
Bcero	316		559		

зированных территориях, даже по окраинам города, совершенно иное (см. табл. 2, рис. 2, a—ж). Хотя окраинные лесопарки и представляют собой массивы соснового леса (измененного в той или иной степени), за два года мы не отловили в них ни одного экземпляра лесной мыши. Во всех же городах, где проводили исследование мелких млекопитающих, она встречалась. В лесопарках Москвы (Корнеева, Шпилкин, 1978; Степанова, 1978) этот вид обычен, а полевая мышь редка; доминирующий вид — рыжая полевка. Только в более центральных парках Москвы, окруженных застройками, основной вид — полевая мышь (Степанова, 1978), которому свойственны низкие колебания численности. Полное отсутствие лесной мыши в течение двух лет в зеленых массивах Свердловска, возможно, — следствие депрессии ее численности в эти годы.

Из всех исследованных лесопарков Свердловска только в Калиновском мы не отловили полевую мышь (см. рис. 2, δ), в нем доминирует рыжая полевка (67.9% всего отлова), занимающая такую же экологическую нишу.

Ботанический сад Института леса (около 50 га) окружен со всех сторон жилыми и промышленными застройками, но полностью закрыт для посещения населения. Поэтому можно считать, что рекреационная нагрузка здесь близка к нулю. Животных в Ботаническом саду мы отлавливали на участках, где с момента основания сада пытаются сохранить естественную растительность, т. е. он может служить модельной площадью для выявления действия урбанизации без пресса вытаптывания. Именно здесь в годы исследований *Ар. agrarius* была наиболее многочисленна (89% от общего количества в 1989, 73% — в 1990 г.), что совпадает с результатами К. И. Иванова (1983), а число отловленных видов, несмотря на разнообразие биотопов, было невелико и даже меньше, чем в некоторых других местах (см. табл. 1). Однако

общее количество животных, отловленных в Ботаническом саду, самое высокое — 30% от всего объема за сезон (см. табл. 1), а в Уктусском лесопарке — самое низкое (не считая дендрария) — 11,1%, при большем числе видов, чем в Ботаническом саду. Уктусский лесопарк занимает обширную площадь, растительные ассоциации в нем очень разнообразны, но он активно посещается людьми, чему способствуют близость садов, спортивных баз, плодовой станции, а также благоустройство парка, что, по-видимому, и повлияло на численность животных. Эти результаты позволяют предположить, что рекреация — не ведущий фактор, определяющий состав урбанизированных териокомплексов, но заметно влияющий на общую численность животных, обитающих на территории.

Польские зоологи разработали десятибалльную шкалу оценки участков обитания мелких млекопитающих по следующим пяти параметрам: 1) размеры района, 2) размеры зеленого комплекса, 3) расстояние от центра города, 4) имеющиеся укрытия, 5) степень беспокойства — т. е. давление пресса присутствия человека (Ва-bińska-Werka et al., 1979). Как было условлено авторами, из всех параметров существенное значение для численности грызунов имеют только два последних, очевидно, связанных между собой. Исследования С. Р. Лисина (1983, 1987), а также наше заключение, что рекреация влияет на численность млекопитающих, подтверждают эти выводы. Однако наши результаты позволяют сделать дополнительный вывод о том, что видовое разнообразие определяют другие факторы, возможно, большая дифференциация биотопов.

Для Ap. agrarius — самого многочисленного вида — мы проанализировали демографические характеристики популяций (табл. 3). Во всех популяциях наблюдали преобладание численности самцов над самками, но в разных районах соотношение полов отличалось. У доминировавшей в Калиновском лесопарке рыжей полевки самцов в популяции было в 3,3 раза больше, чем самок. К. И. Иванов (1983), изучавший в течение трех лет грызунов Ботанического сада, также отмечал постоянное преобладание в популяции полевой мыши самцов. Это подтверждает неслучайность такого сдвига в соотношении полов. Только в группе молодых особей Ap. agrarius соотношение полов в разных лесопарках различалось. В двух (I и VII) было больше самцов, а в других (III и V) — самок, но так как количество отловленных молодых в большинстве лесопарков очень невелико, то оно лишь приблизительно может свидетельствовать о реальном соотношении полов.

Во всех популяциях полевой мыши, обследованных в середине лета 1990 г., большую часть составляли животные старших возрастных групп. В Ботаническом саду и Шувакишском лесопарке adultus + subad. было примерно в 2 раза больше, чем juvenis, а в остальных лесопарках молодых было крайне мало (см. табл. 3).

Место отлова	п	Всего самки: самцы	Взрос. самки: самцы	Молодые самки: самцы	Взрослые к молодым	Плодови- тость*
Ботанический сад	152 69	1,1:1	1,6:1	1:1	1:4,2	$\frac{14,4\pm1,6}{8,1\pm0,4}$
Лесопарк Шувакишский	25	1:1,3	1:1,3	1:1.2	1,8:1	$8,25 \pm 0.8$
Шарташский	18	1:2	1:2,4	1:0	17:1	$3,5\pm0,6$
Юго-Западный Уктусский	7	0:7	0:7 1:1,75	2:0	7:0 5,5:1	8,25±0,6

Примечание: В числителе — 1989, в знаменателе — 1990 г.

Это позволяет высказать предположение о высоком уровне смертности ювенильных особей в наиболее посещаемых людьми зеленых зонах. Однако у мышей, отловленных в Ботаническом саду в августе 1989 г., значительно преобладали молодые, что не противоречит предыдущим результатам, так как в конце лета в популяции повышается количество животных, медленно растущих и зимующих неполовозрелыми. Поэтому в этот период преобладают ювенильные особи — 29:123 (старые и молодые соответственно), тогда как в июле 1990 г. соотношение было 42:27.

В зоне повышенной рекреации популяции находятся в стрессированном состоянии, это по различным причинам приводит к уменьшению численности животных (например, за счет уменьшения продолжительности жизни особи). Для поддержания минимальной численности популяций самки должны иметь более высокую плодовитость, что мы и получили при анализе количества эмбрионов и плацентарных пятен на одну самку (см. таб. 3). Несмотря на самую высокую численность животных в Ботаническом саду, на самку там приходится меньшее число эмбрионов, чем в лесопарках, активно посещаемых людьми. Таким образом, хотя у мышей из лесопарков с активной рекреацией потенциал размножения выше, количество молодых особей оказывается меньше. Следовательно, численность в таких популяциях ниже.

Итак, рекреационные процессы, если они не ведут к почти полному разрушению укрытий для мелких млекопитающих (например, в центральном дендрарии и на кладбище), влияя на общую численность, не препятствуют сохранению разнообразия видов. Однако численное соотношение животных разных видов изменяется: многочисленные для неурбанизированных территорий виды становятся редко встречающимися, и наоборот. Новые доминанты занимают в биоценозах экологические ниши прежних видов, ставших редкими. Но это существует до определенной границы

^{*} Среднее количество эмбрионов и плацентарных пятен на одну самку.

разрушенности биоценозов. Затем териокомплексы резко скудеют как по видовому разнообразию, так и количественно, в определенные моменты замещаясь млекопитающими-синантропами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванов К. И. Полевая мышь зеленых насаждений Свердловска / / Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 36—38.

Лисин С. Р. Несинантропные грызуны в большом городе (популяцион-

ный анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

Лисин С. Р. Относительная численность популяций полевой и лесной мышей и их положение в сообществах грызунов на территории Горького / / Наземные и водные экосистемы. Горький, 1984. С. 36-43.

Лисин С. Р. Возрастной состав и половая структура популяций полевой и лесной мышей Горького / / Наземные и водные экосистемы. Горький, 1987. C. 69-74.

Лисин С. Р., Петров В. С. Несинантропные грызуны в большом го-

роде / / Наземные и водные экосистемы. Горький, 1984. С. 3—10.

Корнеева Т. М., Шпилкин А. З. Распределение мелких питающих в зависимости от посещения леса человеком / / Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М., 1978. С. 57-68.

Степанова Н. В. Распределение мелких грызунов на озелененных территориях Москвы / / Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М., 1978. С. 30-32.

Andrzejewski R. Ecological problems of environment management in town / / Wiad. Ecolog. 1975. V. 21. P. 175—186.

Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszc z y ń s k i J. Synurbization processes in population of Apodemus agrarius. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient / / Acta theriologica. 1978. V. 23. P. 341—358.

Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. zation processes in population of Apodemus agrarius. II. Habitats of the striped fild mouse in town / / Acta theriologica. 1979. V. 24. P. 405.

Babińska-Werka J. Food of the striped fild mouse in different types of urbban green areas / / Acta theriologica. 1981. V. 26. P. 285.

Dickman C. R. Habitat fragmentation and vertebrate species in an urban environment // Appl. Ecol. 1987. V. 24. P. 337—351.

Dickman C. R., Doncaster C. P. The ecology of small mammals

in urban habitats. I. Populations in a patchy environnement / / Animal Ecol. 1987. V. 56. P. 629—640.

Dickman C. R., Doncaster C. P. The ecology of small mammals in urban habitats. II. Demography and dispersal / / Animal Ecol. 1989. V. 58. P. 119—127.

Geuse Ph., Bauchau V. Apodemus sylvaticus (Rodentia: Muridae) et Cirthionomys glareolus (Rodentia: Microtidae) competition ou coexistence? // Annls Soc. R. Zool. Beig. 1985. P. 211—220.

Ю. Л. ВИГОРОВ, Н. К. МАЗИНА

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЕТАБОЛИЗМА ВИДОВ И ВИДОВЫХ ФОРМ КРЫС

Крыса, как и человек, относится к числу наиболее изученных существ планеты. Однако знания о крысах накапливаются неравномерно, очень фрагментарны. Плохая координация исследований приводит, например, к тому, что мало изучены и почти не сопоставлены направления, масштабы и факторы дифференциации основных адаптивных систем крыс, и в частности, экологических, поведенческих, морфологических и физиолого-биохимических признаков. А между тем в соотношении изменчивости сразу многих жизненно важных систем может скрываться одна из причин синантропности и немалой экологической пластичности крыс. Затрудняя дератизацию, эта изменчивость может принести немало сюрпризов со стороны этих теневых обитателей экосистем, вот уже тысячелетия создаваемых возле себя людьми.

При изучении разнородности выборок серых крыс Евразии оказалось, что есть признаки, которыми западная номинативная форма пасюка мало отличается от восточной (к востоку от Байкала). Это длина черепа и верхнего ряда коренных зубов, межглазничная, скуловая и слуховая ширина, число пар сосков и расстояния между ними, соотношение отделов кишечника, граница в окраске брюшка и хвоста, число хромосом, электрофоретические спектры белков крови, мозга и печени (гемоглобины, трансферрины, лактат-, малат-, глюкозо-6-фосфат- и альфаглицерофосфатдегидрогеназы, малик-фермент), рисунок складок на нёбе, полулетальные дозы гамма-облучения, графики соотношений между длинами ступни — хвоста, ступни — уха, уха — хвоста, тела — черепа и некоторых других размеров тела и черепа.

Однако применение критерия подвидового различия Э. Майра, метода множественных сравнений Шеффе и многомерного — канонического анализа — к морфологическим признакам пасюка позволило вскрыть, по крайней мере, три группы выборок, и, вероятно, стоящих за ними популяций. Пасюки Забайкалья, Монголии, Амурской области, Северо-Восточного Китая и Северной Кореи отличаются на уровне подвида от пасюков Европы, Урала, Северного Казахстана и Ташкента. Крысы Сахалина, Приморского края, а некоторыми размерами тела — и крысы Южной

Азии мало отличаются от крыс Европы. Вероятно, они похожи или являются непосредственными потомками тех крыс, которые были основателями космополитических популяций вида (Вигоров, 1990). Поэтому изучение адаптаций пасюка этих популяций из коренного ареала вида представляет самостоятельный интерес. Охарактеризовать особенности окислительного метаболизма тканей пасюков, вывезенных с Итурупа — одна из задач этой работы.

Ряд фактов позволяет думать о своеобразии эколого-генетических механизмов и наборов адаптивных стратегий пасюка на коренном ареале и периферии ареала вида, т. е. в Европе, Қазахстане и Западной Сибири. Например, западные пасюки отличаются от восточных меньшей индивидуальной и межвыборочной изменчивостью морфологических признаков, величиной и характером морфологических различий между самцами и самками. Западные пасюки отличаются от восточных большей долей размножающихся самок, ее изменчивостью от выборки к выборке и по сезонам года, характером связи ее с температурой зимы и географической широтой, меньшим диапазоном значений, где проявляется положительная связь между плодовитостью и долей размножающихся самок. Различаются и морфологические реакции крыс на климатические условия на западе и востоке евразийского ареала (Вигоров, 1987, 1988а, б. 1990). Направления и уровни специализации популяций пасюка на относительно недавно (50-400 лет) им освоенной, но гораздо сильнее измененной человеком западной части Евразии могут быть совершенно иными, чем на исконном (не менее 12 тыс. лет) ареале.

Непосредственное (все формы дератизации) и опосредованное (все формы хозяйственной деятельности) влияние людей на специализацию популяций крыс достаточно заметно. Некоторые экологические и морфологические различия синантропных и экзоантропных пасюков послужили основанием для представлений о «серой крысе как жизненной форме грызуна-синантропа» (Соколов, Карасева, 1983). Сравнив строение черепа пасюков, мы убедились, что морфологические изменения синантропных крыс, экзоантропных представителей своего подвида и лабораторных пасюков идут в разных направлениях. Причины, направления и уровни специализации синантропных популяций крыс столь разнообразны, что нет оснований считать, будто синантропные пасюки заслуживают ранга «жизненных форм». Даже у лабораторных крыс Вистар морфологическая дифференциация черепа достигла лишь подвидового ранга (Вигоров, 1985).

Сравнение энергетического обмена у диких и доместицированных крыс было второй задачей этой работы. Различия газообмена и тканевого окислительного метаболизма этих форм крыс хотелось сопоставить с уровнем видовых, сезонных и географических различий. Для этого мы заново пересмотрели материалы по газообмену и терморегуляции белых и диких форм пасюка, черных, туркестанских и пластинчатозубых крыс (незокий), опубликованные

разными авторами (Калабухов, 1950, 1969; Слоним, 1952; Башенина, 1977; Пантелеев, 1983). Характеристики окислительного метаболизма в тканях печени и сердца сравнили у белых крыс Вистар и созданной одним из нас колонии пасюков с Итурупа. Эти крысы, вероятно, завезены на Итуруп японцами 100—200 лет назад, отличаются по морфологии и поведению как от крыс Европы, так и Средней Сибири и Монголии. Они обитают на острове вне конкуренции с другими грызунами и представляют собой одну из популяций экологического оптимума ареала вида. В опытах использовали взрослых крыс первого-второго поколения, размноженных в виварии Свердловска от трех доставленных с Итурупа основателей. Возраст использованных животных составлял от 3,5 до 7,5 мес., масса тела — от 92 до 230 г. В опыты включен и основатель колонии — полуторалетний самец, весящий 252 г. Изучение функциональной активности и ответных реакций энергетического аппарата тканей крыс проводили полярографическим методом с помощью мембранного кислородного электрода типа Кларка. Скорость и мощность окислительного метаболизма в тканях оценивали с помощью методических приемов (Руководство по изучению..., 1973; Мазина, 1984). Резервные возможности энергетического аппарата тканей крыс пытались определить, заставляя зверьков плавать в теплой (25—25,6°C) воде 24 мин, т. е. до появления систематического захлебывания и фырканья.

Особенности энергетического аппарата сердца и печени у диких и лабораторных крыс

Скорости дыхания гомогенатов печени белых лабораторных крыс Вистар и виварной колонии пасюков с Итурупа приведены в табл. 1. Для краткости эти две видовые формы крыс обозначены как «лабораторные» и «дикие». У представителей обеих форм пасюка наблюдалось многократное преобладание темпов окисления янтарной кислоты над темпами окисления глутаминовой. Половые различия в значениях показателей тканевого дыхания у обеих форм крыс имели одинаковую направленность: для самок характерны более высокие скорости тканевого дыхания. Уровень энергетической регуляции дыхания (показатель ДК), косвенно свидетельствующий об эффективности окислительных процессов, у самцов и самок диких крыс не различался, тогда как у самцов лабораторных был на 20% выше, чем у самок.

Значения кинетических показателей тканевого дыхания при субстрате — янтарной кислоте $(V_2,\,V_3,\,V_4)$ у лабораторных крыс были в 1,5-2 раза больше, чем у диких. При этом различия крыс по степени сопряженности окисления и фосфорилирования (ДК) выражены гораздо меньше. Это указывает на то, что эффективная утилизация энергетического субстрата в ткани печени диких крыс наблюдается на фоне меньших скоростей окисления и окислительный метаболизм в ткани печени этих крыс более отрегулирован.

Глутаминовая кислота окислялась гомогенатами печени сам-

Окисление энергетических субстратов гомогенатами печеми диких (с Итурупа) и лабораторных (Вистар) пасюков

Видовая форма	Пол (число	Показатель тканевого дыхания на экзогенных субстратах, $M>m$					
крыс	особей)	V ₂	V_2 V_3		дк		
Дикие	самцы (6) самки (5) самцы (6) самки (5)	Сукци 1560±310 2600±400 Глута 890±250 830±100	6900±520 8500±1560	2510±435 3100±275 870±320 460±225	2,7±0,63 2,2±0,31 3,0±0,41		
Белые Вистар	самцы (8) самки (5) самцы (8) самки (5)	Сукци 2600±214 4200±550 Глута 1590±251 980±250	9870 ± 310 14200 ± 925	2840±170 4800±780 2010±215 650±340	$3,47\pm0,71$ $2,9\pm0,48$ $3,58\pm0,51$ $2,7\pm0,44$		

Примечание. V — скорости дыхания гомогенатов печени, нмоль 0_2 /мин $^{-1}$ г $^{-1}$ сырой ткани; ДК — дыхательный контроль, или коэффициент прочности сопряжения окисления и фосфорилирования, вычисляемый как отношение V_3 к V_4 , т. е. к скорости окисления после исчерпания АДФ. Состав среды инкубации: сахароза — 0,3 M; трис HCL, pH 7,2—0,1 M; ЭДТА — 0,0005 M. Емкость ячейки 1 мл, концентрация гомогената 17 мг сырой ткани, мл $^{-1}$; дыхание регистрировали при температуре 30°С.

цов и самок диких крыс с одинаковой скоростью. Более высокие значения ДК свидетельствовали о лучшей регуляции дыхания в печени самок. Сильнее выражены половые различия глутаматного дыхания у лабораторных крыс: скорости окисления глутамата и величина энергетической регуляции дыхания у самцов заметно выше.

В целом при изучении окисления глутаминовой кислоты прослеживалась такая же тенденция, что и при окислении янтарной кислоты. Скорости дыхания на глутамате в гомогенатах печени у лабораторных крыс были выше, чем у диких. Уровень энергетической регуляции мало различался у самок сравниваемых форм, тогда как значения ДК у лабораторных крыс были в 1,5 раза больше, чем у диких.

В табл. 2 для этих же форм крыс показаны скорость окисления эндогенных энергетических субстратов гомогенатами сердца и печени, а также цитохромоксидазная активность этих тканей. Хорошо заметно, что у лабораторных крыс, особенно у самок, эндогенная окислительная активность гомогенатов более высокая, чем у диких. Скорость эндогенного дыхания в гомогенатах печени лабораторных крыс у самок на 62% больше, чем у самцов, тогда как у диких разница составляет лишь 21%. Скорость эндогенного дыхания гомогенатов сердца диких крыс на четверть превышала

Эндогенное дыхание и цитохромоксидазная активность в гомогенатах сердца и печени диких (с Итурупа) и лабораторных крыс

Показатель	Дикие	пасюки	Белые крысы Вистар		
окислитель- ного мета- болизма	самцы (6 экз.)	самки (5 экз.)	самцы (8 экз.)	самки (5 экз.)	
$V_{_{\mathtt{9H}\mathtt{J}}}$	2300±330	Сердце 1850±260	2510±390	3270±810	
$M\pm m$	680±140	Печень 820±130	800±90	1300±323	
Цитохромокси-	49,0±10,0	Сердце 51,0±9,0	36,0±8,0	41,0±10,0	
дазная актив-	16,4±2,3	Печень 15,3±1,5	17,2±2,6	12,4±3,5	

Примечание: $V_{\rm 3H,I}$ — показатель окисления эндогенных энернетических субстратов гомогенатами тканей в нмоль $0_2/$ мин $^{-1}$ г $^{-1}$ сырой ткани; цитохромоксидазную активность измеряли в нмоль $0_2/$ мин $^{-1}$ мг $^{-1}$ сырой ткани (Агуреев и др., 1979). Среда инкубации для ткани сердца: КСІ — 0,07 M, K_2 HPO $_4$ — 0,005 M, трис HCI — 0,01 M pH 7,2. Концентрация гомогената сердца в ячейке 10 мг сырой ткани на мл $^{-1}$

скорость дыхания у самок, тогда как у лабораторных крыс наблюдалось обратное соотношение.

Активность цитохромоксидазы косвенно свидетельствует о количестве дыхательных цепочек в ткани, т. е. об ее энергетической оснащенности (Агуреев и др., 1979). В сердце исследованных крыс активность цитохромоксидазы в 2—3 раза выше, чем в печени (см. табл. 2). Однако по этому показателю две видовые формы крыс различаются слабо.

Используя применяемый токсикологами тест на мышечную выносливость - плавание в теплой воде, мы попытались оценить резервные возможности энергетического аппарата сердца и печени у диких крыс. Эмоциональный стресс и физическое утомление, вызванные 24-минутным плаванием, заметно изменили темпы окисления эндогенных субстратов и янтарной кислоты в печени крыс, а также активность цитохромоксидазы в сердце. По сравнению с интактными (не плавающими) крысами, скорость эндогенного дыхания и окисления янтарной кислоты в гомогенатах печени самцов достоверно увеличилась, а у самок — уменьшилась (табл. 3). Активность цитохромоксидазы уменьшилась в гомогенатах печени самцов и самок и гомогенатах сердца самок. У самок же уменьшилась и скорость окисления глутаминовой кислоты.

У подверженных эмоциональному и физическому стрессу пасюков темпы окисления субстратов в тканях изменяются приблизительно настолько же, что в митохондриях лесных полевок после выдерживания их в течение часа на холоде при —15°C (Мазина, 1984). После плавания скорость эндогенного окисления и окисления глутаминовой кислоты в печени самок крыс уменьшается на

Показатель окислительного	C	тклонение от контр	ольных значени	1
метаболизма	Самцы	ρ	Самки	р
В печени <i>V</i> _{энд} Сукцинат	+22	<0,05	—31	<0,0
$V_2 \ V_3 \ V_4 \ \mathcal{J} \mathcal{K} \ \Gamma$ Лутамат	+25 +26 +2 +24	<0,01 <0,01 >0,1 <0,01	-27 -4 +4 -10	<0,0 >0,1 >0,1 >0,0
V_2 V_3 V_4 $\mathcal{J}K$ Цитохромоксидаза	+2 +4 +3 +5,6 -16	>0,1 >0,01 >0,1 >0,1 >0,05	$ \begin{array}{rrr} -24 \\ +4 \\ +5 \\ -9,5 \\ -22 \end{array} $	<0,0 >0,1 >0,1 >0,0 <0,0
В сердце V _{энд} Цитохромоксидаза	+12 +1,5	>0,05 >0,1	+13 24	>0,0 <0,0

столько же, что и у охлажденных красных полевок, а скорость окисления янтарной кислоты при синтезе АТФ в печени самцов увеличивается на столько же, что и после охлаждения у красносерых полевок. Заметная противоположность метаболических перестроек в печени самцов и самок крыс затрудняет сопоставление резервных возможностей энергетического аппарата печени разных видов грызунов.

Таким образом, лабораторные белые и вывезенные с Итурупа дикие пасюки различаются по интенсивности окислительных процессов в ткани печени и сердца. Тканевое дыхание у диких пасюков более эффективно, чем у лабораторных крыс номинативного подвида, поскольку на фоне низких скоростей окисления эндогенных и экзогенных субстратов уровень энергетической регуляции дыхания у них достаточно высокий.

Особенности окислительных процессов в тканях двух видовых форм крыс особенно ярко проявились при окислении янтарной кислоты. В изолированных митохондриях и тканевых препаратах сукцинат является энергетически наиболее эффективным субстратом окисления, так как в отличие от других субстратов сразу же, без промежуточных звеньев, окисляется дыхательной цепью через ФАД — зависимый фермент сукцинатдегидрогеназу. Сукцинат играет ведущую роль в развитии адаптационного синдрома при биохимическом прочтении (Кондрашова, 1974). Четкие различия диких и лабораторных крыс в темпах окисления янтарной кислоты указывают на их адаптивный характер.

Считается, что большинство пород домашних животных пошло по линии морфофункциональной, а не тканевой изменчивости (Шварц, 1972а). Однако «высочайшая степень узкой специализации на фоне общей деспециализации» (Шварц, 1972a, с. 15), которая отличает лабораторных крыс (как и других домашних животных), сопровождается, по нашим данным, и заметной перестройкой энергетического и окислительного метаболизма в тканях. Этот метаболизм лежит в основе любых проявлений жизнедеятельности и приспособления животных к среде обитания. Относительная эффективность тканевого дыхания диких пасюков показывает, что доместикация влияет на тканевый окислительный метаболизм крыс принципиально по-другому, чем на уровне поведенческих и нейроэндокринных реакций. Считают, например, что естественный отбор никогда не «работал» над совершенствованием физиологических механизмов реагирования на ситуации, вызывающие стресс, вследствие чего дикие животные оказываются незащищенными от влияния искусственных условий содержания. Напротив, «лабораторные животные более толерантны к средовым воздействиям, норма их нейроэндокринной системы на возмущающие воздействия значительно шире и соответственно выше компенсаторные возможности организма» (Романова, Калмыкова, 1981, с. 222). Мы сомневаемся в правомерности такого широкого вывода. Очевидно, для его проверки надо изучить эффективность работы важнейших функциональных систем лабораторных крыс в сравнении с крысами, отловленными на разных центральных и периферических участках видовых ареалов.

Изменчивость химической терморегуляции крыс

Основной расход энергии у мелких грызунов идет на теплопродукцию. Способность реагировать на изменения температуры среды изменениями метаболизма зависит от экологической специализации вида, макро- и микроклиматических условий обитания зверьков, их возраста и размера, особенностей теплоизоляции, питания, двигательной активности и многого другого. Такая зависимость метаболизма грызунов от сочетания факторов затрудняет видовые сравнения. Например, и черная крыса и пасюк заняли промежуточное положение между группами видов, имеющих среднюю и низкую степень химической терморегуляции, а классификация крыс по разным характеристикам дала неоднозначный результат (Пантелеев, 1983). В книге А. Д. Слонима (1952) сведены данные по химической терморегуляции нескольких видов и видовых форм крыс, изученной в опытах С. О. Руттенбург, В. П. Калашниковой, А. И. Щегловой, Л. А. Исаакян и Н. А. Архангельской. Ссылаясь на эти материалы, Н. А. Башенина (1977) пишет, что «они настолько различны, что сравнение их затруднительно»

Мы сравнили графики химической терморегуляции (ХТ), построенные по данным таблиц 28, 29 и рис. 55 книги А. Д. Слонима

(1952). Для разных географических и цветовых вариантов одного вида (не смешивая диких и лабораторных пасюков) при каждой из температур среды данные усредняли, рассчитывая обычные статистические показатели. При сравнении графиков оказалось, что у серой, черной и туркестанской крыс они гораздо ближе друг другу, чем к графику для незокии. График ХТ белой лабораторной формы пасюка занял промежуточное положение между графиком ХТ незокии и графиками ХТ видов Rattus. Графики реакций газообмена у белой и серой форм пасюка различались настолько же, что и у разных видов настольщих крыс.

Различия реакций газообмена у белых и диких пасюков зависят от условий проведения опытов и способа оценки интенсивности ХТ. Например, по старым данным Ф. Бенедикта с сотрудниками, Н. И. Калабухов (1950) рассчитал, что в интервале от 28 до 20°С при понижении температуры на 1° теплопродукция, выражаемая количеством калорий на 1 м² поверхности тела за сутки, возрастала у лабораторных пасюков на 6, у диких — на 4%. При пересчете данных книги А. Д. Слонима (1952), П. А. Пантелеев (1983) получил еще большую разницу: при охлаждении на 1° потребление О2 возрастает у белых крыс на 9, у диких пасюков — на 0,5—4,3, у туркестанских и черных крыс — соответственно на 2 и 3,3%.

Мы пересчитали данные из книги А. Д. Слонима для интервала температур 25—10°С, поскольку (судя по графикам ХТ) температура критической точки у разных выборок пасюка была 20—30°, у лабораторных пасюков и черных крыс — 30°, у туркестанских и пластинчатозубых крыс — 25°С. В указанном интервале уменьшение температуры среды на 1° увеличило газообмен диких пасюков в среднем на 2,07, лабораторных белых — 3,99, черных крыс — 3,29, туркестанских — 5,16, незокий — на 8,05%. Следовательно, различия лабораторных и диких форм пасюка по интенсивности ХТ сравнимы с различиями между черной и туркестанской, серой и черной, серой и туркестанской крысами. Однако они меньше, чем различия между видами *Rattus* и незокией.

Обитание крыс в той или иной местности сказывается на величине видовых и внутривидовых различий ХТ. Судя по данным А. Д. Слонима, при опытах в Ленинграде в интервале температур 5—25°С газообмен диких пасюков был выше, чем у белых лабораторных на 0,7—42,6% (в среднем на 26,1). В Сухуми при экспериментальных температурах 10—35°С газообмен 16-месячных белых крыс был выше, чем у диких серых при пяти из шести использованных температур (в среднем на 11,6%). Наоборот, у 6-месячных белых крыс газообмен был меньше (в среднем на 20%), чем у серых диких в четырех случаях из пяти. Достоверность этих различий по средним оценить нельзя, а число экспериментальных температур слишком мало для применения критерия знаков.

При измерениях газообмена крыс в одном и том же городе за-

метны и видовые различия. В интервале 5—30°С потребление кислорода черными крысами в среднем больше, чем пасюками. Однако если сравнивать крыс, взятых из одной и той же местности (Мурманск, Севастополь, Ленинград), в одиннадцати случаях газообмен был выше у черных крыс (в среднем на 34%), а в шести — у пасюков (в среднем на 34%). Согласно критерию знаков, принимается нулевая гипотеза об отсутствии видовых различий. Интересно, что наибольшая видовая разница в потреблении кислорода у крыс проявлялась в северных городах: в Мурманске и Ленинграде она была вдвое больше, чем в месте давнего обитания этих видов — Севастополе.

Различия видовых форм крыс заметны и по межвыборочной изменчивости газообмена. При сравнении разных выборок белых крыс наибольшие различия составляли 50-97% (при опытах в интервале $10-35^{\circ}$ С), у диких пасюков — 11-81, у черных крыс — 38-101%. Коэффициенты вариации газообмена этих крыс соответственно составляли 21-41, 7-27 и 18-31%. Однако при сравнении дисперсий и применении критерия Фишера оказалось, что межвыборочная (географическая) изменчивость газообмена лабораторных крыс лишь при температуре в камере 30° С достоверно (p < 0.05) превышала изменчивость газообмена диких пасюков.

Пересчет данных А. А. Синичкиной (по: Калабухов, 1969) и данных других авторов (Пантелеев, 1983) показал, что при каждой из экспериментально созданных температур географическая изменчивость газообмена пасюков летом меньше, чем зимой. В интервале 5—30°С коэффициенты вариации различаются в 2—22 раза. Сезонные колебания потребления кислорода у пасюков небольшие. Сезонная изменчивость газообмена примерно такая же, что и в разные годы. У пасюков Саратова коэффициенты вариации газообмена по сезонам одного года составили 4,9—11,9%, наибольшие сезоные различия газообмена — 4,8—32,7%. В одинаковые сезоны разных лет коэффициенты вариации газообмена составили 5—15%, наибольшие различия — 9,4—33,2%.

Изменения ректальной температуры тела в зависимости от температуры внешней среды различаются у видовых форм крыс приблизительно настолько же, что и графики ХТ. В интервале $10-25^{\circ}$ С у лабораторных белых и диких пасюков они различались приблизительно так же, как у туркестанской и пластинчатозубой, туркестанской и серой крыс, хотя и меньше, чем у пасюка и черной, черной и туркестанской, особенно — черной и пластинчатозубой крыс. Масштаб видовых и вызванных доместикацией внутривидовых различий крыс удалось сопоставить, рассчитав среднюю (по измерениям при шести экспериментальных температурах среды в интервале $5-30^{\circ}$ С) разницу в температурах тела. Различия температур тела были наибольшими между незокией и черной крысой, в среднем на 12,2%, туркестанской и черной — 8,8, при сравнении пасюка и туркестанской — 5,3, пасюка и незокии — 6,6%. Меньше всех была средняя разница в температурах тела

черной и серой крыс (3,4%), незокии и туркестанской крысы (3,2), лабораторных и диких форм пасюка (4,1%).

Конечно, видовые и внутривидовые сопоставления энергетического обмена и химической терморегуляции крыс надо проводить, учитывая индивидуальную изменчивость параметров, большую пугливость диких зверьков, контрастность условий их обитания. Надо обязательно учитывать и специфику выборки — отловлены ли зверьки на суше или на морских судах, из синантропной или экзоантропной популяции и т. д. Однако и такое сравнение характеристик терморегуляции показало, что зависимость потребления кислорода или ректальной температуры тела у дикой и лабораторной белой форм пасюка от температуры внешней среды может различаться настолько же, насколько у разных видов крыс. Акклимационные, сезонные и годовые сдвиги газообмена пасюка относительно меньше.

Заключение

Считают, что процесс образования пород домашних животных принципиально неравнозначен процессу внутривидовой дифференциации дикого вида, а понятия «подвид» и «порода» далеко не идентичны. Специфика породы определяется потребностями человека, а подвида — приспособлением к своеобразным природным условиям. Морфофизиологическая дифференциация животных при доместикации достигает видового или родового ранга (Шварц, 19726).

Сравнивая пропорции черепа экзоантропных, синантропных и лабораторных пасюков мы обнаружили, что морфологическая дифференциация лабораторных крыс и других представителей этого подвида достигла подвидового ранга (Вигоров, 1985). Сравнение эффективности тканевого дыхания белых и диких крыс дополнило этот вывод и позволило сравнить масштабы дифференциации морфологических признаков и энергетических систем этого вида. Судя по общим характеристикам газообмена и химической терморегуляции, одомашнивание пасюков всего лишь за несколько десятков лет привело к столь же сильным изменениям важнейшей функциональной системы, что и естественная эволюция крыс в течение многих тысяч лет. Реализация масштабной программы изучения факторов, уровней и направлений дифференциации важнейших функциональных систем у разных видов крыс с учетом истории их ареалов, по всей вероятности, позволит разобраться в причинах немалой и столь досаждающей людям экологической пластичности этих зверьков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агуреев А. П., Дедухова В. И., Мохова Е. Н. Тканевое дыхание мышей, обитающих в условиях высокогорья / / Биол. науки. 1979. № 1. С. 19—23.

Башенина Н. В. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1977.

В игоров Ю. Л. Влияет ли синантропность пасюков на строение черепа? // Исследование мелких млекопитающих на Урале. Свердловск, 1985. С. 12—16.

Вигоров Ю. Л. Адаптивная изменчивость крыс в связи с антропогенными условиями / Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 96—97.

В игоров Ю. Л. Географические подразделения пасюка Евразии //Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988а. С. 15—16.

В игоров Ю. Л. О специфике географической изменчивости черной и серой крысы разных частей ареала / / Грызуны. Свердловск, 1988б. Т. 1. С. 23—25.

В и г о р о в Ю. Л. Сравнение пасюков и черных крыс западной и восточной части СССР / / Эволюционные генетические исследования млекопитающих. Владивосток, 1990. Ч. II. С. 72—74.

Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков: Изд-во Харьковского Гос. ун-та, 1950. Ч. 1.

Калабухов Н. И. Периодические изменения в организме грызунов. Л.: Наука, 1969.

Кондрашова М. Н. Участие митохондрий в развитии адаптационного синдрома. Пущино-на-Оке, 1974.

Мазина Н. К. Адаптивные особенности энергетического аппарата печени лесных полевок / / Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 47—62.

Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука, 1983.

Романова Л. Г., Калмыкова Л. Г. Наследование патологических форм поведения и некоторых психических болезней / / Физиологическая генетика и генетика поведения. Л., 1981. С. 219—280.

Руководство по изучению биологического окисления полярографическим методом. М.: Наука, 1973.

Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.

Соколов В. Е., Карасева Е. В. Серая крыса — жизненная форма грызуна-синантропа // Экология и медицинское значение серой крысы (Rattus norvegicus Berk). М., 1983. С. 4—6.

Шварц С. С. Доместикация и эволюция (к теории искусственного отбора) / Проблемы доместикации животных и растений. М., 1972. С. 13—17.

Шварц С. С. Вид, подвид и порода / / Основные проблемы териологии. М., 19726. С. 8—18.

1992

Л. С. НЕКРАСОВА, С. Д. СЕРЕДЮК

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ПРОВОЛОЧНИКОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ КАРАБАШСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА

Накопилось достаточно много данных о том, что жуки-щелкуны Elateridae (особенно их личинки-проволочники) являются хорошими организмами-индикаторами, характеризующими изменение окружающей среды под влиянием деятельности человека (Гиляров, 1949; Гурьева, 1979; Степанов и др., 1984; Степанов, 1988). На нарушенных почвах проволочники могут встречаться в относительно больших количествах, чем остальные представители мезофауны. Поэтому при изучении мезофауны почвенных беспозвоночных животных вблизи Карабашского медеплавильного комбината (КМК) наше внимание было уделено именно этому семейству жуков. Мы проанализировали распределение проволочников в районе влияния выбросов данного комбината, расположенного в южной тайге Урала.

Материал собирали в мае—августе 1988 г. Использовали стандартную методику почвенных раскопок (Гиляров, 1975). Пробы размером $50 \times 50 \times 30$ см брали ежемесячно в десятикратной повторности на шести участках, разноудаленных от КМК, В данный полевой сезон провели 240 раскопок. Участки 1, 2, 3 и 4 (соответственно в 2,3; 3,6; 9,5 и 15 км от КМК) были расположены в юговосточном, а участки 5 и 6 (соответственно в 3,5 и 6,5 км от КМК) — в северо-западном направлениях. Пробы брали на середине холмов с юго-восточной их стороны. Участки 1 (в 2,3 км от КМК) — безлесные эродированные урочища с редкими намывами почвы, где сохранилась травяная растительность; 2—4 — березовые леса, 5 и 6 — березняки с подростом хвойных деревьев.

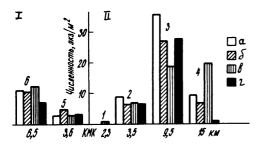


Рис. 1. Численность проволочников на разных участках в районе Карабашского медеплавильного комбината

Здесь и на рис. 2: I-6 — номера участков: a — май, 6 — июнь, a — июль, ϵ — август; 1 — северо-запад, II — юго-восток

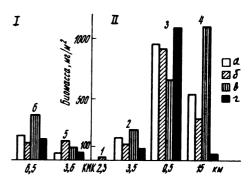


Рис. 2. Биомасса проволочников на разных участках в районе Карабашского медеплавильного комбината

Следует отметить, что участки 2 и 5, расположенные в 3,5 и 3,6 км от комбината, находились в разреженном угнетенном березняке (Черненькова, 1985).

На рисунках 1 и 2 представлены численность и биомасса проволочников на разных участках. Видно, что в радиусе 9,5 км от КМК наблюдается четкая зависимость численности и биомассы от расстояния до источника загрязнения: чем дальше от комбината, тем больше встречается щелкунов. Это прослеживается в течение всех четырех месяцев наших наблюдений. Однако на самом удаленном участке 4, расположенном вблизи границы Ильменского заповедника, их численность и биомасса в мае, июне и августе не достигала таких же величин, как на участке 3 (9,5 км от КМК): численность оказалась меньше в 3,91—34,5, а биомасса в 1,76—24,04 раза. Эти показатели лишь в июле были почти равны или больше, чем на участке 3 (соответственно 20 и 18,4 экз/м², 1114,8 и 665,2 мг/м2). Анализ полученных данных по мезофауне почвенных беспозвоночных на участке 4 позволяет считать его контрольным (Некрасова, 1990), поскольку численность и биомасса мезофауны, трофическая структура и систематическая принадлежность ее представителей близки таковым на участках в разнотравно-папоротниковых березняках в глубине Ильменского заповедника, описанных Ю. И. Коробейниковым (1977). Характерным для чистых участков (участок 4) является доминирование на них дождевых червей, которые составляли 57,05—68,31% (проволочники — 0.99-11.02) по численности и 93.05-97.18% (проволочники — 0,13—1,83) по биомассе от всех представителей мезофауны.

Нами было показано, что численность и биомасса почвенной мезофауны — хороший показатель для характеристики изменений ландшафта в результате деятельности Карабашского медеплавильного комбината (Пястолова и др., 1989). Расчеты коэффициентов корреляции между численностью мезофауны и проволочников, а также между их биомассами показали следующее: если в расчеты включить и контрольный участок 4, то эти коэффициенты равны соответственно 0,3 и 0,37. Если же исключить данные, по-

Встречаемость Elateridae на разных участках в районе медеплавильного комбината, %

	Направление и расстояние от КМК, км						
Вид		юго-во	северо-западное				
	2,3 (1)	3,5(2)	9,5(3)	15(4)	3,5 (5)	6,5(6)	
Selatosomus aeneus L S. impressus F		43,2 20,4	41,7	75,4	65,4	34,4 3,1	
S. nigricornis Panz. Athous subfuscis Müll.	=	9,1	9,5 33,7	19,7	1f,5 3,9	6,2 22,9	
Dalopius marginatus L. Prosternon tesselatum L.	_	11,4	11,5 3,6	1,6	11,5 7.7	31,3 2,1	
Cardiophorus sp	100	11,4 4,5		-			

лученные на участке 4, то коррелятивные связи возрастают. Коэффициенты корреляции соответственно равны 0,85 и 0,68. Это говорит о том, что на участках в радиусе 9,5 км от КМК среди представителей мезофауны роль личинок жуков-щелкунов значительна; их численность и биомасса могут быть информативными показателями нарушенности биоценозов. На эродированном безлесном участке 1 мы обнаружили всего одну личинку щелкуна рода Cardiophorus.

Неодинаковые реакции видов животных на загрязнения почвы выбросами комбината приводят к тому, что их соотношение меняется. Относительная встречаемость восьми видов щелкунов на разном удалении от КМК показана в таблице. На участках в юго-восточном направлении от комбината доля доминирующего вида Selatosomus aeneus меняется от 42—43 (3,5—9,5 км от МК) до 75% (15 км от КМК). Почти вдвое изменяется на этом же протяжении доля S. nigricornis. Однако относительная встречаемость Prosternon tesselatum выше на загрязненных участках 2 и 5, а личинки Cardiophorus и Anostirus встретились лишь на участках 1 и 2, т. е. вблизи комбината.

Причин таких изменений в соотношении видов щелкунов может быть несколько: экологические особенности этих видов, разная толерантность личинок к промышленным выбросам, различный характер распределения особей каждого вида в пространстве. Так, личинки Selatosomus, относительное обилие которых выше на чистых участках, являются лесными видами (Гурьева, 1979). На более загрязненных участках появляются уже лесостепные виды родов Cardiophorus и Anostirus, представители последнего к тому же распределены преимущественно в горных районах (Гурьева, 1989). Подобное явление отмечено в районе металлургического комбината в подзоне северной тайги (по Степанову, 1988). В группе из трех видов щелкунов вместо доминирующего вида

Paranimis costalis на расстоянии 10 и 2 км от источника загрязнения встречались только личинки Athous hasmorrhoidalis, малочисленного на чистых территориях.

Таким образом, значительное обилие в почвенных пробах личинок щелкунов, изменение их качественного состава могут служить индикаторами для определения границ загрязненной территории вблизи южнотаежного медеплавильного комбината. Такое распределение почвенных беспозвоночных определяется, по-видимому, сочетанием нескольких условий: загрязнениями почвы соединениями серы, тяжелыми металлами, повышенной кислотностью почв, ухудшением состояния почвы и фитоценозов. Выбросы Карабашского медеплавильного комбината привели к существенной перестройке экосистемы. Измененное состояние почвы и фитоценозов (Макунина, 1978; Черненькова, 1986), количественные и качественные изменения мезофауны (Некрасова, 1990) — все это свидетельствует о том, что экосистемы в данном районе, по крайней мере, в радиусе 9 км, функционируют в другом режиме, чем на чистой территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.

Гиляров М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1976. С. 12—29.

Гурьева Е. Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae. Л.: Наука, 1979. (Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. XII, вып. 4).

Гурьева Е. Л. Жуки-щелкуны (Élateridae). Подсемейство Athoinae. Л.: Наука, 1989. (Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. XII. Вып. 3).

Коробейников Ю. И. Структура населения почвообитающих беспозвоночных в сосново-березовых лесах Ильменского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977.

Макунина Г. С. Антропогенная модификация низкогорного южнотаежного ландшафта в сфере влияния медеплавильного производства / / Вестн. МГУ. Сер. география. 1978. № 3. С. 61—68.

МГУ. Сер. география. 1978. № 3. С. 61—68. Некрасова Л. С. Трофическая структура почвенных беспозвоночных (мезофауны) вблизи медеплавильного комбината / Животный мир Южного Урала. Оренбург, 1990. С. 34—35.

Пястолова О. А., Некрасова Л. С., Вершинин В. Л. и др. Принципы зоологического контроля // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1989. Т. XII. С. 220—234.

Степанов А. М. Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши / Экотоксикология и охрана природы. М., 1988. С. 28—108.

Степанов А. М., Тихомирова А. Л., Черненькова Т. В., Жулидов А. В. Почвенные животные как индикаторы уровня микроэлементов на заповедных территориях / / Тезисы докладов на Всесоюзном совещании по почвенной зоологии. Ашхабад, 1984. С. 113—114.

Черненькова Т. В. Влияние промышленных выбросов металлургических комбинатов на лесные фитоценозы: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1985.

Черненькова Т. С. Методика комплексной оценки состояния лесных биогеоценозов в зоне влияния промышленных предприятий / / Пограничные проблемы экологии. Свердловск, 1986. С. 116—127.

Э. З. ГАТИЯТУЛЛИНА, Е. Л. ШУПАК

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА жизненного цикла остромордой лягушки ПОД ДЕИСТВИЕМ АНТРОПОГЕННОГО ФАКТОРА

Согласно исследованиям отечественных авторов (Любашевский и др., 1985), вокруг предприятий цветной металлургии на Урале и в Сибири образуются обширные зоны площадью до 1000 км² и более с повышенным содержанием химических соединений, поступающих в окружающую среду с промышленными выбросами. Среди техногенных поллютантов самые токсические — фтор и сернистый ангидрид. Хроническое избыточное поступление фтора и сернистого газа в организмы растений и животных в этих зонах влечет за собой цепь последствий в фито- и зооценозах. В названной работе кратко приведены примеры изменения количества видов позвоночных животных (мелких млекопитающих и амфибий) на загрязняемых фтором территориях.

Цель нашей работы — оценить содержание техногенного фтора в организме амфибий, возможное влияние фтористых и сернистых соединений на рост и развитие особей, пути биогенной трансформации фтора в основных трофодинамических путях.

Материал и методика

Амфибии, в частности остромордая лягушка, — «обобщенный» объект исследования подвергаемых загрязнению экосистем, так как их жизненный цикл проходит в водной и наземной средах.

В качестве основных критериев влияния загрязнения в природных условиях использовали показатель смертности яиц и личинок остромордой лягушки, постэмбриональную скорость роста и развития, изменение пигментации, морфологические уродства, изменение цитологических показателей. Цитологическая методика, используемая нами, описана ранее (Гатиятуллина, 1975). Стадии развития лягушек определяли по таблицам Дабагяна и Слепцовой (1975).

Результаты и обсуждение

Исследование амфибий провели в 1988 г. в окрестностях Карабашского медеплавильного комбината на Южном Урале. Прилегающая к комбинату территория на юго-востоке в направлении господствующих ветров превратилась в безжизненную гор-

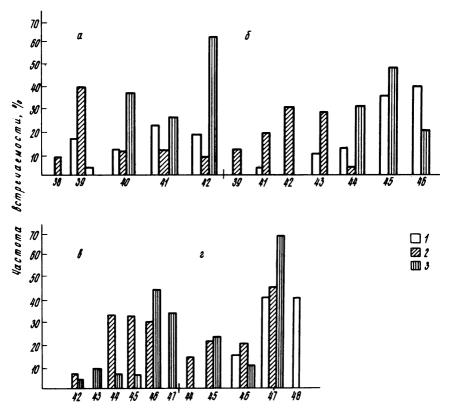


Рис. 1. Соотношение стадий развития личинок остромордой лягушки в отдельных выборках из водоемов в окрестностях Карабашского медеплавильного комбината в 1988 г.

38-48 — стадии развития; a=1 июня, b=7, b=12, b=15 июня; здесь и на рис. b=10 вокрестностях КМК, b=15 км, b=15 км от города

ную пустыню. На южной окраине города в 3 км от источника эмиссии в водоеме (площадью 900 м²) зеленой зоны подсчитали 150 кладок икры остромордой лягушки общей численностью около 110 тыс. яиц (водоем 1). Для контроля использовали водоемы в 6 и 15 км южнее города (водоемы 2 и 3), в которых обнаружили 71 кладку (64 тыс. икринок) и 16 (около 27 тыс. икринок) соответственно.

Размножение лягушек в трех обследованных нами водоемах началось практически одновременно — 23 апреля. Эмбриональное развитие продолжалось две недели. Эмбриональная смертность незначительна. Отмечено снижение скорости роста головастиков в водоеме 2 (рис. 1, 2). Это могло быть связано с относительно более высокой численностью хищников. В конце личиночного периода численность головастиков была в водоеме 1 — 12 500,

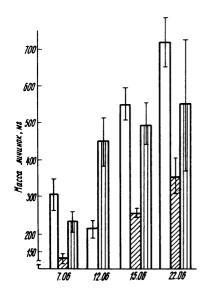


Рис. 2. Рост личинок остромордой лягушки в окрестностях медеплавильного комбината в 1988 г.

или 11,4% от общего количества отложенных икринок; в водоеме 2 — около 1000, или 1,6%; в водоеме 3 — около 1600 головастиков, т. е. почти 10% от общего количества отложенных лягушками яиц.

Выход сеголеток на сушу в этих водоемах начался одновременно — 23 июня. Доля сеголеток с аномалиями развития и заболеваниями невелика: 1,6 и 1,4% в первых водоемах соответственно, в водоеме 3 она значительно ниже — 0,2%.

Результаты изучения митотической активности (MA) и раз-

меров клеток (РК) у личинок остромордой лягушки исследуемых водоемов приведены в табл. 1.

Для сравнения привлечены результаты исследования амфибий, отловленных в окрестностях криолитового завода в г. Полевском Свердловской области. Данные получены в 1983 г. Наблюдения за ростом и развитием остромордой лягушки и сбор особей проводили в водоемах: 4 — в заводском пруду, расположенном в непосредственной близости от криолитового завода, и 5 — в 6 км от источника фтора по розе ветров. По таким жизненно важным показателям, как температурный режим, освещенность, кормность, эти водоемы практически идентичны.

Икрометание началось 28 апреля и продолжалось до 4 мая. Продолжительность эмбриогенеза составила здесь 10—14 дней. Эмбриональная смертность минимальна по сравнению с эмбриональной смертностью в изученных нами популяциях этого вида.

Темпы роста и развития личинок в сравниваемых водоемах различались (рис. 3). В водоеме 4 отмечено торможение развития на протяжении всего личиночного периода. Скорость роста менялась скачкообразно: была ниже в первой половине и резко повышалась к концу личиночного периода. Изменений в окраске личинок и случаев морфологических изменений (уродств) не обнаружено. Результаты цитологического анализа личинок и завершивших метаморфоз сеголеток остромордой лягушки, отловленных в окрестностях криолитового завода, приведены в таблинах 2 и 3.

Во всех пяти обследованных микропопуляциях отмечена общая закономерность изменения МА в процессе развития личинок: среди дифференцированных головастиков по скорости роста

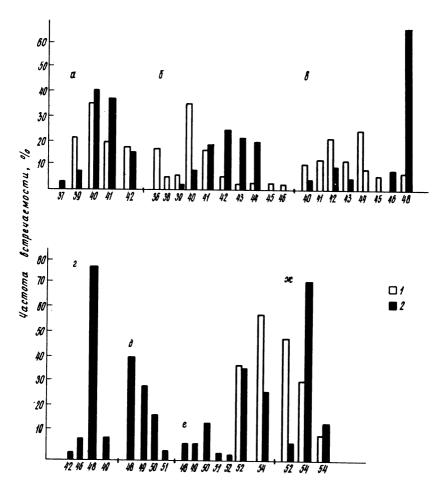


Рис. 3. Соотношение стадии развития личинок остромордой лягушки в отдельных выборках из водоемов в окрестностях криолитового завода. в 1983 г. 37-54- стадии развития; a-7 июня, b-14, b-19, c-26 июня, d-1 июля, e-5, $\varkappa-9$ июля; I- водоем 4 (заводской пруд) вблизи криолитового завода, 2- водоем 5- в 6 км от завода

и развития быстро развивающиеся личинки имели, как правило, более высокую МА. Явление торможения роста и развития, наблюдавшееся у личинок в первой половине периода в водоеме 4 (заводском пруду), на клеточном уровне проявилось в относительно более крупных средних величинах клеток. Основываясь на литературных данных о связи метаболизма тканей животных с размерами составляющих их клеток (Коржуев, 1964; Smith, 1925; Vernberg, 1955a, б; Goniakowska, 1970), можно полагать, что крупные клетки эпителия роговицы этой группы личинок на ранних стадиях свидетельствуют об относительно низком уровне обмена

№ водоема	Дата отлова, 1988 г.	Стадия развития	Масса тела, мг	п	Митотиче- ская ак- тивность	Размеры клеток
1	30.05	40	68,8	4	6,2	14,9
-	2.06	40	90	4 7	8,7	19,1
		41	112,8	6	8,3	21,4
	9.06	45	284,4	ğ	7,7	21,6
	0.00	46	425,6	ğ	8,	21,5
	15.06	47	546,1	, š	13,4	24,9
	20.00	48	651,8	6 9 9 8 6	4,8	23,1
2	1.06	40	54	5	6,4	16,2
		41	67,6	5	8,4	18,1
	7.06	44	140	5 5 6 5 7	2,5	20,6
		45	214,6	5	7,2	21,7
	13.06	46	296,9	7	12,9	21
		47	458,1	8 6 5	14	21,8
	16.06	46	296,7	6	1,5	31,4
		47	429,4	5	2	32,6
3	31.05	42	82,8	3	5,3	23,9
	7.06	44	201,5	3 6 8 7	9,5	19,4
		45	300,8	8	6,1	22,4
	13.06	46	458,6	7	3,7	22,1
		47	685,8	9 7	5,6	25,9
	16.06	47	647,7	7	3,9	29,7
	22.06	47	365,5	2 3	8,5	24,2
		49	676,7	. 3	16	32,2

животных. Крупные размеры клеток и небольшое их количество (малоклеточность ткани), по мнению ряда авторов (Kucias, 1970; Nitecky, Szarski, 1972), способствуют экономии энергии для метаболизма собственно клеток и высвобождению ее для клеточного деления и дифференцировки. Таким образом, оценку результатов изменения интенсивности клеточного деления при воздействии химических загрязнителей следует проводить, сопоставляя, одновозрастные личинки на идентичных стадиях развития.

Результаты, представленные в таблицах 1—3, показывают, что в процессе метаморфоза личинок происходило постепенное уменьшение размеров клеток эпителия. К концу метаморфоза величина их уменьшилась в 2—2,5 раза. Одновременно возрастала интенсивность клеточного деления. Полученные результаты согласуются с данными опытов, в которых было показано, что интенсивность клеточного размножения в эпителии роговицы, кожи и двенадцатиперстной кишки у личинок чернопятнистой лягушки (Rana nigromaculata) нарастала с началом метаморфоза, параллельно изменениям функциональной активности щитовидной железы (Алов, 1964). Рост и деление клеток — сопряженные физиологические процессы. Из табл. 1 видно, что МА и размеры клеток

Митотическая активность и размеры клеток эпителия роговицы личинок остромордой лягушки в водоеме 4 вблизи криолитового завода

Дата отлова.	Стадия разви-	Масса тела, мг			n
1983 г	1119	M±m	M±m	M±m	
7.06	40	30,1±3,6 38,0±10,9	15,4±4,4 28,2±13,7	148,7±8,4 137,1±13,1	8 5
14.06	40 41	50,7±2,8 78,0±7,1	13,2±3,0 17,7±4,2	$125,3\pm13,1$ $118,1\pm8,5$	11 9
19.06	42 43 44	$104,1\pm13,6119,2\pm12,2127,9\pm8,9$	18,9±4,0 18,4±6,2 24,4±5,0	107,3±14,7 116,1±14,0 98,5±3,8	8 5 8
5.07	52 54	$426,2\pm24,4$ $377,5\pm19,5$	19,8±3,5 21,7±4,9	51,1±1,8 58,4±1,5	12 16
9.07	52 54	$595,1\pm22,1$ $525,3\pm11,2$	29,4±2,9 31,5±2,7	Нет свед. 56,2±4,5	26 22
13.07	54	517,8±16,5	20,6±3,1	67,3±4,4	20
		ī	i	1	

Таблица 3 Митотическая активность и размеры клеток эпителия роговицы личинок остромордой лягушки в водоеме 5 в 6 км от криолитового завода

Дата отлова,	Стадия разви-	Масса тела, мг	Митотическая активность	Размеры клеток, мкм	n
1983 г.	тия	M±m	$M\pm m$	M±m	
7.06	40 41	45,1±2,4 63,2±4,8	11,7±1,5 15,2±2,6	128,0±12,5 128,7±17,7	16 15
14.06	41 42 43 44	$76,2\pm8,2$ $105,9\pm12,1$ $123,9\pm8,8$ $141,1\pm6,5$	$15,4\pm1,9$ $19,3\pm3,0$ $18,6\pm1,6$ $22,5\pm3,6$	123,3±11,2 122,7±10,2 104,0±6,0 109,5±7,7	9 12 10 10
19.06	42 46	131,4±23,0 327,1±10,9	$11,6\pm 5,8$ $18,5\pm 1,6$	101,6±10,0 83,6±1,9	5 35
25.06	46	461,2±18,0	$24,2 \pm 2,7$	$67,2\pm2,3$	39
1.07	46 49 50	477,2±26,7 552,1±22,5 617,2±48,3	23,6±4,4 18,4±3,4 18,6±6,2	59,4±1,8 57,5±2,8 57,1±4,6	11 9 5
5.07	50 52 54	466,6±17,3 294,4±10,9 310,5±10,2	$20,1\pm2,9$ $39,8\pm4,9$ $34,1\pm4,6$	70,0±2,3 60,0±1,4 65,9±7,4	8 18 15
9.07	54	339,1±13,4	$33,3\pm3,6$	61,3±2,1	23

Митотическая активность и размеры клеток эпителия роговицы сеголеток остромордой лягушки в окрестностях Карабашского медеплавильного комбината

№ водо-	Период разви-	Дата отлова,	n	Масса тела, мт	Индекс печени, %0	MA	ПРК*
ема	тия	1988 г.		$M \pm m$	M±m	M±m	M±m
1	A	25.06 27.06 29.06	28 30 26	375,1±8,4 394,0±10,6 378,5±1,3	Нет свед. — » — 35,7±1,9	22,9±2,3 16,4±1,6 24,7±4,0	29,3 30,7 30,5
2	Б A	6.07 25.06 29.06	28 30 29	$351,4\pm12,8$ $284,1\pm10,1$ $260,5\pm11,3$	27,1±1,1 Нет свед. 30,4±1,6	$17,5\pm1,8$ $18,6\pm2,7$ $17,0\pm1,3$	37,2 30 32,9
3	Б A	8.07 27.06 29.06	25 30 24	382,8±11,6 483,1±19,6 398,3±15,1	23,6±1,4 Нет свед. 48,8±2,1	$18,0\pm2,0$ $22,6\pm2,3$ $28,5\pm2,0$	33,2 34,2 34,6
	Б	9.07	30	497,9±23,3	$27,1\pm1,7$	$23,5\pm1,5$	33,5

Примечание. А — по окончании метаморфоза; Б — после роста сеголеток на суше; ПРК* — плотность расположения клеток на единице площади эпителия роговицы.

у личинок на последовательных стадиях развития вблизи медеплавильного комбината и в контрольных зонах статистически не различались.

Одновозрастные головастики на идентичных стадиях развития в водоемах вблизи криолитового завода (см. табл. 2) и в 6 км от источника эмиссии (см. табл. 3) по цитологическим показателям существенно также не различались.

По окончании метаморфоза сеголетки в сравниваемых группировках в окрестностях КМК имели практически одинаковые размеры клеток (табл. 4). После роста сеголеток на суше клеточные размеры уменьшались. Изменчивость митотической активности выше, но показатели ее у сеголеток в обследованных водоемах статистически не различались. Приведенные в табл. 4 данные сопоставимы с показателями массы тела, митотической активности и размеров клеток эпителия роговицы у завершивших метаморфоз сеголеток, отловленных в пяти лесных водоемах (лесоучасток Бельский Талицкого района Свердловской области) (табл. 5).

У группы сеголеток, отловленных в окрестностях медеплавильного комбината (см. табл. 4, водоем 1 и 2), в ана-телофазах обнаружены массивные хромосомные повреждения в виде мостов и фрагментации хромосом. Аберрации хромосом выявлены у 10% животных в выборке из водоема 1 от 27 июня и 12% сеголеток среди отловленных 8 июля вблизи водоема 2. В природных лесных водоемах хромосомные аномалии у сеголеток остромордой лягушки ранее не наблюдали. Хотя доля аберрантных лягушек от общего количества проанализированных невелика — менее 3%, появление

Митотическая активность и размеры клеток эпителия роговицы сеголеток остромордой лягушки, развивавшихся в природных лесных водоемах

№ водоема	Масса тела, мг	Митотическая активность	Размеры клеток, мкм	n
	M±m	M ± m	M ± m	
1 2 3 4 5	$\begin{array}{c} 165,2\pm5,7\\ 256,8\pm10,1\\ 471,3\pm9,9\\ 179,7\pm5,9\\ 301,9\pm15,6 \end{array}$	$24,3\pm3,2\\16,0\pm3,5\\18,1\pm2,2\\24,8\pm3,4\\35,2\pm4,4$	$81,4\pm3,1$ $79,3\pm1,8$ $70,5\pm1,7$ $74,5\pm2,\tilde{1}$ $107,6\pm6,4$	117 12 14 18 17

в популяции животных с грубыми перестройками хромосом в клетках свидетельствует о возможной мутагенной активности выбросов, загрязняющих среду их обитания. Вопрос о существовании пороговых доз и концентрации химических соединений, поступающих в окружающую среду с выбросами промышленных предприятий, до сих пор не решен (Саноцкий, Фоменко, 1979; Степанов, 1985). Вместе с тем, известна устойчивость амфибий к закислению среды (Clark, 1986; Pierce, Harvey, 1987). Они успешно размножаются и растут вблизи промышленных предприятий (например, в пруду криолитового завода), накапливая в организме огромное количество фтористых соединений.

Данные анализа концентрации фтора показали, что в личинках остромордой лягушки в 2 км от источника фтора содержится 270 мкг/г, в 15 км — всего 30 мкг/г. В тканях сеголеток в радиусе 5 км от завода содержится 37,8—85,3 мкг/г. В тканях взрослых лягушек под стенами завода фтора накапливаются до 680, в контроле — 35 мкг/г.

Морфофизиологические показатели: масса тела, индексы печени, размеры мозга и его отделов, приведенные в таблицах 4, 6, 7, у сравниваемых групп личинок и сеголеток статистически не различаются.

Установлено, что изменение условий среды ведет к резкому и быстрому изменению генетической структуры (Шварц, Ищенко, 1968). Изучение генетического состава завершивших метаморфоз сеголеток показало, что изменение соотношения разных генотипов в процессе выхода на сушу в водоемах идет синхронно. Практически одинаково соотношение морф после роста сеголеток на суше (табл. 8). Возможно, одна из причин наблюдаемого явления — небольшое расстояние между обследованными водоемами, перемещение взрослых лягушек и сеголеток между ними ведет к слиянию микропопуляций в единое целое. В этом случае повреждающее действие неблагоприятных факторов техногенного загряз-

Размеры мозга и его отделов у личинок остромордой лягушки в окрестностях КМК

	Дата	Стадия	Macc	а, мг		Диаметр	Дл	ина отделов моз	га	
водо- ема	отло- ва, 1988 г.	разви- тия	Тела	Мозга	Индекс мозга	зритель- ной доли	промежу- точного	переднего	обонятель- ного	п
1	30.05	40 41	45,2 73,7	1,5±0,1 1,0±0,3	36,4 14,1	$8,1\pm0,3$ $12,6\pm0,6$ $15,9\pm0,4$	$7,5\pm0,4$ $10,8\pm0,4$ $13,7\pm0,4$	$8,0\pm0,3$ $12,2\pm0,4$ $13,9\pm0,4$	$1,0\pm0,1$ $1,9\pm0,1$ $2,0\pm0,0$	6 9 10
	2.06	40 41	95,6 109,4	$2,0\pm0,1$ $1,6\pm0,1$	22,2 14,6	$16,2\pm0,7$	$12,3\pm0,6$	$13,2\pm0,5$	$2,0\pm0,1$	9
	9.06	45 46	281,6 425,6	$2,7\pm0,2$ $3,2\pm0,2$	7,7 10,2	$22,4\pm0,4$ $23,8\pm0,4$	$16,7\pm0,5$ $19,7\pm1,1$	$19,1\pm0,5$ $20,7\pm0,6$	$3,0\pm0,5$ $3,7\pm0,4$	9
	15.06	47 48	549,1 638,8	$5,4\pm0,5$ $5,9\pm0,5$	9,9 9,2	$27,1\pm0,5$ $27,4\pm0,5$	$23,2\pm0,5$ $22,6\pm0,4$	$25,3\pm0,5$ $27,3\pm0,6$	$5,1\pm0,2$ $5,9\pm0,2$	10 9
2	1.06	40 41	56,3 59,0	$1,2\pm0,2$ $1,3\pm0,1$	20,6 22,9	10.5 ± 0.5 11.5 ± 0.7	$9,7\pm0,9$ $10,5\pm0,9$	$11,2\pm0,7$ $11,3\pm0,4$	$2,0\pm0,4$ $2,0\pm0,1$	6 8
	7.06	44	146,5	$2,6\pm0,1$	17,9	$17,9\pm0,5$ $19,6\pm0,3$	$15,3\pm0,5$ $16,1\pm0,7$	$15,5\pm0,5$ $16,6\pm0,5$	$3,0\pm0,3$ $3,1\pm0,3$	8
	13.06	45 46 47	204,6 332,3 455,6	$2,5\pm0,1$ $3,3\pm0,3$	12,4 10,4	$22,2\pm0,9$ $24,5\pm0,8$	$19,7\pm0,7$ $19,7\pm0,4$ $20,5\pm0,4$	$19,9\pm0,4$ $21,5\pm0,9$	$3,5\pm0,3$ $4,1\pm0,3$	10 8
	16.06	47 46 47	296,7 456,8	$4,1\pm0,3$ $4,0\pm0,3$	13,3 13,7 10,6	$23,3\pm0,6$ $27,4\pm0,4$	$18,3\pm0,6$ $22,8\pm0,8$	$19,6\pm0,3$ $24,8\pm0,7$	$2,7\pm0,2$ $3,6\pm0,1$	7 9
3	31.05	41 42	69,3 106,3	$4,3\pm0,3$ $1,2\pm0,2$	18,3 15,0	$13,0\pm0,5$ $14,0\pm0,6$	$13,2\pm0,7$ $11,6\pm0,6$	$13,3\pm0,4$ $14,3\pm0,5$	$1,2\pm0,2$ $2,3\pm0,3$	6
	7.06	44 44 45	204,7 296,5	$1,6\pm0,2$ $3,2\pm0,4$ $4,7\pm0,3$	16,6 16,7	$25,5\pm0,5$ $27,8\pm0,5$	$16,9\pm0,6$ $16,4\pm0,7$	$17,4\pm0,6$ $18,8\pm0,4$	$2,0\pm0,5$ $2,2\pm0,2$ $2,9\pm0,2$	9 10
	13.06	46 46 47	466,1	$3,8 \pm 0,2$	8,4	$19,3\pm1,1$ $21,3\pm0,4$	$21,7\pm0,7$ $23,3\pm0,8$	$22,7\pm0,7$ $24,2\pm0,6$	$4,1\pm0,3$ $5,1\pm0,2$	10
	16.06	47	693,7 625,2	$4,7\pm0,4$ $6,6\pm0,4$	6,9 10,6	$27,2\pm0,8$ $27,2\pm0,8$ $24,3\pm0,4$	$23,3\pm0,6$ $22,4\pm0,6$ 23,0+3.8	$24,2\pm0.0$ $25,7\pm0.9$ $21,0\pm1.7$	$4,8\pm0,3$ $4,0\pm0,8$	10
	22,06	47 48	341,7 681,6	$6,7\pm0,4$ 12,8 $\pm1,3$	19,6 19,9	$24,3\pm0,4$ $28,0\pm0,4$	$25,0\pm 3,6$ $31,0\pm 0,9$	$38,8\pm1,5$	$7,2\pm0,2$	5

Примечание. Здесь и в табл. 7: размеры мозга и его отделов приведены в единицах окуляр-микрометра (цена деления 0,05).

Размеры мозга и его отделов у сеголеток остромордой лягушки в окрестностях КМК

<u> </u>	Дата	Длина	Диаметр	Д	тина отделов моз	га	
№ Водоема	отло- ва, 1988 г.	тела, мм	диамстр зрительной доли	промежуточ- ного	переднего	обонятель- ного	n
1	25.06	14.8 ± 0.2	$30,1\pm0,3$	$24,5\pm0,3$	$31,1\pm0,5$	8±0,3	30
	27.06	$14\pm0,2$	$28,7\pm0,3$	$22,8\pm0,4$	29.8 ± 0.3	$7,1\pm0,3$	30
	29.06	$15,6\pm0,1$	$30 \pm 0,4$	$22,2\pm0,3$	$30,7\pm0,4$	$6,8\pm0,3$	27
	6.07	$16,3\pm0,3$	$30,1\pm0,5$	$21,2\pm0,3$	$31,4\pm0,3$	$7,6\pm0,4$	30
	7.07	$19,6\pm 0,1$	$32,0\pm0,3$	$21,0\pm0,3$	$36,0\pm0,5$	$7,6\pm0,3$	25
2	25.06	14±0,3	$28,5\pm0,5$	$23,1\pm0,3$	$28,8\pm0,5$	8,8±0,3	30
	29.06	$13,8\pm0,2$	$29,5\pm0,3$	$22,1\pm0,3$	$29,1 \pm 0,4$	$7,5\pm0,4$	30
	8.07	$17,7\pm0,2$	$29,7\pm0,4$	22 ± 0.4	$31,6\pm0,4$	$10,1\pm0,3$	30
	10.07	16 ± 0.3	$29,8\pm0,3$	$22,8\pm0,4$	$31,8\pm0,6$	$6,4\pm0,4$	21
3	27.06	$15,8\pm0,3$	$30,5\pm0,3$	$24\pm0,5$	$29,6\pm0,4$	$9,2\pm 0,5$	30
	29.06	$15,4\pm0,2$	$30,6 \pm 0,4$	$24,1 \pm 0,4$	$30,3\pm0,5$	$8,2\pm0,3$	30
	9.07	$16,3\pm0,4$	$30,5\pm0,4$	$23,6\pm0,3$	$31,6\pm0,5$	10.8 ± 0.4	30

Таблица 8 Частота фенотипа «striata» среди сеголеток остромордой лягушки в окрестностях КМК, %

Дата	№ водоема					
отлова, 1988 г.	1	2	3			
	Пос	окончании метаморф	03а			
24.06 25.06 26.06 29.06 Среднее за весь териод	614/19,7 584/27,1 591/28,3 121/47,1 1910/26,3	450/24,2 454/31,5 214/28,5 277/42,2 1395/30,8	Нет свед. — » — 370/42,2 331/46,2 701/44,1			
		После роста н а с уше				
7.07	1080/24,4	307/29,3	94/29,8			

нения в популяции лягушек не сказывается столь сильно (Шварц, Ищенко, 1968).

Таким образом, под влиянием техногенного загрязнения среды обитания выявлено значительное повышение содержания фтора как в водной, так и в наземной фазах жизненного цикла остромордой лягушки. Анализ морфофизиологических и цитологических показателей, связанных с ростом и развитием, не выявил существенных различий между группами особей из условно чистых и загрязненных биотопов.

Результаты наблюдений позволяют сделать заключение о толерантности изученных микропопуляций личинок и сеголеток остромордой лягушки на территориях, подверженных техногенному загрязнению.

Повышенное содержание фтора в организме лягушек связано прежде всего с аккумуляцией его из внешней среды, так как накопление фтора через пищевые цепи, в которых лягушка является консументом второго и третьего порядка, невелико. Возможная пища взрослых в этом районе (беспозвоночные, дождевые черви) содержит относительно небольшое количество фтора (Любашевский и др., 1985). В то же время, накапливая большое количество фтора в тканях, лягушки могут передавать его дальше по цепям питания, усиливая экологический риск для экосистемы в целом.

Таким образом, можно говорить об опосредованном действии фтора на организм амфибий через неблагоприятные изменения экологических условий их существования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алов И. А. Очерки физиологии митотического деления клеток. М.: Медицина, 1964.

Гатиятуллина Э. З. Явления гипертрофии и гиперплазии при изменении скорости роста и развития личинок амфибий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975.

Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка Rana temporaris L. / / Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442—462.

Коржуев П. А. Гемоглобин. Сравнительная физиология и биохимия. М.: Наука, 1964.

Любашевский Н. М., Садыков О. Ф., Попов Б. В. и др. Техногенный фтор в лесных экосистемах Урала / / Биохимическая экология и медицина. Свердловск, 1985. С. 234—272.

Саноцкий И. В., Фоменко В. Н. Отдаленные последствия влияния химических соединений на организм. М.: Медицина, 1979.

Степанов А. М. Обоснование системы критериев для оценки химического загрязнения биосферы / Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М., 1985. С. 5-12.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки / / Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, № 3. С. 127—134.

Clark K. L. Distribution of anuran population in central Ontario relative to habitat acidity / / Water, Air and Soil Pollution. 1986. V. 30, N 3—4. P. 727—734.

 $G\,o\,n\,i\,a\,k\,o\,w\,s\,k\,a\,L.,\,\,$ The respiration of epythrocytes of some amphibians in vitro / / Bull. Acad. Pol. Sci. Sèr. Biol. 1970. V. 18, N 12. P. 793—797.

Kucias J. Estimation of cell metabolism of aquatic animals by microscope measurement / / Pol. Arch. Hydrobiol. 1970. V. 17 (30), N 1/2. P. 283—288.

Nitecky C., Szarski H. Nucleocytoplasmic ratio of tissue cell of six bird species / / Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Biol. 1972. V. 20, N 5. P. 317—320.

Pierce B. A., Harvey J. M. Geographie variation in acid tole-

rance of connecticut wood frogs / / Copeia. 1987. N 1. P. 94—103.

S m u t h H. M. Cell size and metabolic activity in Amphibia / / Biol. Bull. Wood Hole. 1925. V. 48, N 5. P. 347—378.

Vernberg F. 1. Hematological studies on *Salamandres* in relation to their ecology / / Herpetologia. 1955a. V. 11. P. 129—133.

Vernberg F. I. Correlation of phisiological behavior indexes of activity in the study of *Plethodon cinereus* (Green) and *Plethodon glutinosus* (Green) // Am. Midl. Nat. 1955 b. V. 54, N 2. P. 382—393.

ЖИВОТНЫЕ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЛАНДШАФТА 1992

Л. Е. ЛУКЬЯНОВА, О. А. ЛУКЬЯНОВ

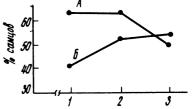
ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Структура популяции в известной мере является отражением основных происходящих в ней процессов — размножения и смертности (Европейская..., 1981). Интенсивность и сбалансированность этих процессов в конечном итоге формируют демографическую структуру населения животных (Коли, 1979). Поэтому можно предположить, что воздействие негативных факторов антропогенной природы на демографические процессы, протекающие в популяциях, приводит к существенным изменениям демографической структуры вида. Последнее (несмотря на некоторую противоречивость) показано многими авторами, изучавшими воздействие антропогенных факторов на демографические характеристики (плодовитость, смертность, число генераций, скорость созревания животных) и половозрастную структуру мелких млекопитающих (Исаев, 1975; Исаев, Покаржевский, 1978; Дьяконов, Кубанцев, 1978; Большаков, Кубанцев, 1984; Литвинчук, 1984; Игнатова, 1986; Катаев, 1987, 1989; и др.).

Исходя из представления о популяции как самоорганизующейся системы (Наумов, 1977 а; Шилов, 1977), можно ожидать, что в условиях антропогенного воздействия большую роль в демографических процессах будут играть компенсаторные механизмы, способствующие адаптации населения к этим воздействиям. Исходя из сформулированных положений, перейдем к основной цели нашего исследования — анализу демографической структуры населения рыжей полевки, обитающей в условиях воздействия техногенных факторов.

Для анализа демографической структуры населения рыжей полевки мы использовали данные, полученные в период с 1987 по 1989 гг. по пятисуточным отловам животных на техногенных и фоновой территориях (табл. 1). Исследования проводили на трансектах, размещенных на территориях, прилегающих к двум предприятиям медеплавильного производства. В качестве фоновой территории использовали заповедную зону, расположенную в 22 и 56 км от источников промышленного загрязнения.

Рис. І. Изменение доли самцов среди особей $_{0}^{\prime}$ трех функциональных групп рыжей полевки,



I-3 — функциональные группы: I — перезимовавшие, 2 — размножающиеся, 3 — неразмножающиеся сеголетки на техногенных (A) и фоновой (Б) территориях

Для анализа демографической структуры населения рыжей полевки животных делили на группы по комплексу таких признаков, как масса и размеры тела, степень развития тимуса, состояние генеративной системы. На основании этих признаков для каждого пола были выделены три функциональные группы: перезимовавшие особи, размножающиеся и неразмножающиеся сеголетки.

Анализ демографической структуры населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях выявил ряд особенностей. На сравниваемых территориях демографическая структура населения (соотношение как полов, так и функционально-возрастных групп) существенно различается ($\alpha \le 0.001$; $\chi^2 = 171.2$ при df = 5). Общее соотношение полов, суммарное по всем функциональным животных фоновой территории сбалансировано $(\alpha > 0,1; \quad \chi^2 = 2,1, \, df = 1)$, в то время как на техногенных территориях оно смещено в пользу самцов (58%) ($\alpha \le 0.001$; $\chi^2 = 12.4$ при df=1). К тому же на этих территориях закономерности изменения соотношения полов с увеличением возраста животных различны. Так, для техногенных территорий характерно возрастание доли самцов среди перезимовавших особей и размножающихся прибылых (до 63%) по сравнению с неполовозрелыми сеголетками (51%), в то время как для фоновой территории имело место противоположное явление — снижение доли самцов среди перезимовавших животных (до 41%) по сравнению с неразмножающимися прибылыми (54%) (рис. 1). Этот факт существен, поскольку подчеркивает специфику процессов формирования соотношения полов населения техногенных и фоновой территорий. В естественных условиях окружения соотношение полов среди перезимовавших особей рыжей полевки смещено, как правило, в сторону преобладания самок (Европейская..., 1981; Большаков, Кубанцев, 1984). Это объясняется тем, что в период размножения гибель постоянно активных самцов увеличивается, тогда как ведущие более скрытый образ жизни беременные и кормящие самки имеют больше шансов выжить.

Соотношение функциональных групп рыжей полевки (см. табл. 1), отражающих возраст и физиологическую зрелость особей, на сравниваемых территориях существенно различается ($\alpha \le 0.001$; $\chi^2 = 142.2$ при df = 2). В населении рыжей полевки фоновой территории преобладают неполовозрелые прибылые (70%), в то время как на техногенных — половозрелые животные (58%), включающие как перезимовавших особей, так и раз-

множающихся сеголеток. Подобное явление обнаружено в популяции кустарниковой полевки, населяющей биогеохимическую молибденовую провинцию Анкавана (Сюзюмова, Карагезян, 1986).

Проанализируем основные причины, связанные с процессами воспроизводства и гибели животных, которые могут приводить к различию функционально-возрастной структуры населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях. Можно предполагать, что следующие три причины могут приводить к преобладанию половозрелых животных в населении техногенных зон по сравнению с фоном:

- 1) пониженная интенсивность размножения животных в техногенных зонах по сравнению с контролем;
- 2) повышенная гибель прибылых особей на техногенных территориях, связанная с дополнительными негативными воздействиями совокупного антропогенного фактора;
- 3) более интенсивная скорость созревания сеголеток на техногенных территориях, приводящая в итоге к повышению доли половозрелых сеголеток в населении и снижению доли неполовозрелых.

Эти причины, на наш взгляд, как отдельно, так и при совместном влиянии могут приводить к существенным различиям функционально-возрастной структуры населения техногенных и фоновой территорий.

Проанализируем последовательно каждую из гипотез. Рассмотрим интенсивность размножения животных на сравниваемых территориях. Оценим ее по следующим показателям: частоте пометов на половозрелую самку и характеристикам плодовитости (среднее число эмбрионов в помете и среднее число желтых тел беременности на самку). При этом следует отметить, что показатель частоты пометов на половозрелую самку является, повидимому, смещенной оценкой действительной частоты пометов, поскольку он оценивается на основе числа рядов плацентарных пятен, выделяемых по их различной интенсивности, а также по наличию эмбрионов в матке. Используя эти признаки, можно в полевых условиях выделять до трех пометов у самки (два ряда плацентарных пятен и наличие эмбрионов). При этом необходимо учитывать, что скорость рассасывания плацентарных пятен так же, как и рубцов беременности, неодинакова и характеризуется значительной индивидуальной изменчивостью, а также связана с размерами пометов, интервалами между родами у самок (Тупикова, 1964; Alibhai, 1982). Последнее в итоге приводит к несоответствию числа рядов плацентарных пятен числу последовательных беременностей самок. Несмотря на некоторое смещение, оценка числа пометов тем не менее тесно коррелирована с действительным числом пометов (Grimnes, Semb-Johansson, 1988), поэтому может с достаточным основанием использоваться в качестве оценки последней.

Исходя из изложенного, проанализируем интенсивность размножения рыжей полевки на техногенных территориях и в заповедной зоне. Репродуктивная характеристика половозрелых самок на сравниваемых территориях приведена в табл. 2. Из этих данных следует, что интенсивность размножения животных на техногенных территориях не только не ниже, но даже выше по сравнению с фоновой территорией. Плодовитость самок, оцененная по среднему числу эмбрионов, на техногенных территориях достоверно выше (5,9), чем на фоновой (5,4) ($\alpha \le 0.01$; t=2.62 при df=153). Потенциальная плодовитость самок, оцениваемая по количеству желтых тел беременности, в зонах техногенного воздействия также оказалась выше (6,5) по сравнению с фоновой территорией (5,8) ($\alpha \le 0.01$; t=2.6 при dt=143). Оценки же числа пометов для сравниваемых территорий статистически не различаются ($\alpha > 0.05$; t = 1.68 при $d\hat{f} = 469$). Следует отметить, что эмбриональная смертность оказалась несколько выше для рыжей полевки техногенных территорий по сравнению с фоновой. Последнее относится как к доимплантационной (отношение разности между средним числом желтых тел беременности и эмбрионов к числу желтых тел, умноженное на 100%), так и к постимплантационной гибели (доля самок с резорбирующимися эмбрионами; в данном случае встречалась резорбция только единичных эмбрионов).

Из проведенного анализа следует, что гипотеза о пониженной интенсивности размножения животных на техногенных территориях по сравнению с фоновой зоной не подтверждается, и для объяснения различий в функционально-возрастной структуре населения рыжей полевки на сравниваемых территориях необходимо привлечь другие гипотезы.

Проанализируем гипотезу о повышенной гибели сеголеток на территориях, подверженных техногенному воздействию, по сравнению с фоновой территорией. При этом естественно предполагать, что в случае, если техногенное воздействие на прибылых особей несущественно, то их доля в населении техногенных территорий должна равняться соответствующей доле на фоновой территории. Более того, в рассматриваемом случае из-за более интенсивного размножения животных техногенных зон доля молодняка в населении рыжей полевки должна даже несколькопревышать аналогичную характеристику населения заповедной территории. При негативном воздействии техногенных факторов на выживаемость молодых особей доля прибылых зверьков в населении техногенных территорий должна снижаться, поэтому логично в качестве относительной оценки выживаемости молодняка на техногенных территориях по сравнению с заповедной зоной предложить отношение числа сеголеток на одну перезимовавшую особь на сравниваемых территориях. (Данные, используемые для этого анализа, приведены в табл. 1.).

Для получения полной картины мы используем суммарные

Демографическая структура населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях

	i	Демографическая группа							
Территория исследования	Пол	Перезимо- вавшие особи	Размножа- ющиеся сеголетки	Неполово- зрелые сеголетки	Σ				
Техногенные	самки	49/9,7	60/11,9	104/20,6	213/42,2				
	самцы	84/16,6	102/20,2	106/21,0	292/57,8				
	Σ	133/26,3	162/32,1	210/41,6	505/100				
Фоновая	самки	175/9,9	116/6,5	566/31,9	857/48,3				
	самцы	123/6,9	127/7,2	668/37,6	918/51,7				
	Σ	298/16,8	243/13,7	1234/69,5	1775/100				

Примечание. В числителе — число животных данной демографической группы, знаменателе — % от суммарного числа животных, отловленных на данной территории.

Таблица 2 Репродуктивная характеристика размножающихся самок на техногенных и фоновой территориях

Территории исследования	Число пометов			Показатель плодовитости			Смертность, %*	
	n	Оценка	n	Эмбрионы	n	Желтые тела	до им- план- тации	эмбри- ональ- ная
Техногенные	104	1,63±0,041	53	5,91±0,166	50	6,51±0,257	9,2	5,7
Фоновая	367	1,71±0,024	102	5,37±0,122	95	5,76±0,132	6,8	2,9
:		t=1,68	1	t = 2,62		t = 2.6		

^{*} Доля самок с резорбированными эмбрионами, %.

Таблица 3 Характеристика смертности перезимовавших особей на техногенных и фоновой территориях (по данным пятисуточных отловов)

Территории исследования	Первый период	Проме- жуток между период перио- дами, сут		Мгновен- ная смерт- ность, d	Смерт- ность за месяц, % 100 · (I _e -d· 30 ₎	
Техногенные	7740/0,672	4610/0,195	46	0,027	55,5	
Фоновая	2790/1,9	2700/0,704	43	0,023	49,8	

Примечание. В числителе — число л/с, в знаменателе — обилие на 100 л/с.

данные по самцам и самкам. Доля прибылых в населении рыжей полевки техногенных территорий (73,7%) оказалась достоверно ниже аналогичной характеристики населения фона $(\alpha \le 0.001; \gamma^2 = 23.3 \text{ при} \quad df = 1)$. В техногенных зонах на одну перезимовавшую особь приходилось 2,8 прибылых, в то время как на фоновой территории практически вдвое больше — 4,96. На этом основании можно считать, что выживаемость прибылых особей на техногенных территориях существенно ниже, чем на фоновой, и составляет 56,4% от выживаемости сеголеток заповедной территории. Таким образом, из-за дополнительного негативного воздействия техногенных факторов гибель прибылых особей в техногенных зонах на 43,6% превышает соответствующую характеристику населения фоновой территории. Этот факт хорошо согласуется с полученными данными о повышенной эмбриональной смертности животных в техногенных зонах и позволяет полагать, что повышенная интенсивность размножения животных в условиях техногенного воздействия является, скорее всего, компенсаторным механизмом, позволяющим популяции адаптироваться к дополнительному негативному воздействию техногенных факторов.

Следует отметить, что повышенная гибель животных в условиях техногенного воздействия характерна не только для прибылых особей, но также и для перезимовавших животных. Оценки смертности последних получены на основе учета их обилия в начале и конце летнего сезона. В данном случае очевидно, что обилие перезимовавших особей в течение летнего сезона должно постепенно снижаться вследствие их гибели. Значительное число эмпирических данных показывает, что снижение численности животных определенной возрастной группы со временем с достаточно высокой степенью приближения описывается экспоненциальной зависимостью (законом снижающейся геометрической прогрессии) (Макфедьен, 1965; Одум, 1975; Коли, 1979; Пианка, 1981). Принимая это утверждение за основу, можно оценить мгновенную смертность перезимовавших особей, располагая информацией по обилию животных $(l_1 \ \text{и} \ l_2)$ в два разных периода обследования, разделенных временным промежутком t. В данном случае

$$d = (\ln I_1 - \ln I_2) / t.$$

(Коли, 1979). Этот показатель связан с показателем гибели животных D_t за определенный промежуток времени t зависимостью:

$$D_t(\%) = (I - e^{d \cdot t}) \cdot 100\%.$$

Применяя эту процедуру для анализа обилия перезимовавших особей в два разных периода обследования, мы обнаружили (см. табл. 3), что смертность перезимовавших особей в техно-

генных зонах выше (56%/мес), чем на фоновой территории (50%/мес). Но эти различия несравнимы с различиями показателей смертности прибылых особей на фоновой и техногенных территориях, последние существенно выше. Это может объясняться различием жизненных ситуаций, в которых оказываются молодые и зрелые животные на техногенных территориях. Выживаемость прибылых в условиях ограниченного числа микростаций техногенной среды в первую очередь определяется успешностью поиска подходящих микроучастков. На стадии поиска, по-видимому, и гибнет большая часть сеголеток. В случае же успешного выбора подходящих микростаций животные как бы уходят из-под прямого влияния техногенных факторов и вероятность их выживания поэтому может существенно возрастать. Последнее, вероятно, и характерно для перезимовавших особей, прошедших «сито» предшествующего поискового этапа.

Полученные нами факты однозначно свидетельствуют, что в условиях повышенной техногенной нагрузки смертность особей рыжей полевки возрастает. Гибель особенно велика для группы прибылых особей, что полностью подтверждает гипотезу о повышенной смертности сеголеток на техногенных территориях и в значительной степени объясняет различия в функционально-возрастной структуре населения рыжей полевки на фоне и территориях, подверженных техногенному воздействию. Но это, в свою очередь, не исключает правомерность гипотезы о более интенсивном созревании сеголеток в техногенных зонах, компенсирующем дополнительные потери животных и вносящем определенный вклад в функционально-возрастную структуру населения. Проверку этой гипотезы проведем следующим образом. Если скорость созревания сеголеток не различается на сравниваемых территориях, то отношение размножающихся прибылых к перезимовавшим на этих территориях будет одинаковым. В случае, если в одной из сравниваемых зон интенсивность созревания будет выше, то соответственно и отношение размножающихся сеголеток к перезимовавшим животным должно возрасти во столько раз, во сколько выше скорость созревания.

Анализ данных (см. табл. 1) показывает, что доля (54,9%) размножающихся прибылых среди половозрелой части населения рыжей полевки на техногенных территориях существенно превосходит эту характеристику населения (45,1%) фоновой территории ($\alpha \le 0.01$; $\chi^2 = 7.65$ при df = 1). На техногенных территориях на одного перезимовавшего приходится по 1,22 размножающемуся прибылому зверьку, в то время как на фоновой — 0,82. Таким образом, интенсивность созревания сеголеток на техногенных территориях приблизительно в 1,5 раза превышает аналогичную характеристику населения фоновой территории, что в очередной раз подчеркивает важность саморегулирующих механизмов адаптации популяций к неблагоприятным условиям среды.

Таким образом, в популяциях рыжей полевки на техногенных территориях демографические процессы, связанные с рождаемостью, гибелью, созреванием особей протекает по-разному. Вследствие неблагоприятного воздействия техногенных факторов смертность животных в зонах промышленного влияния существенно повышена, что в результате обратной связи приводит к интенсификации процессов воспроизводства населения. Воспроизводство животных на техногенных территориях увеличивается как за счет возрастания скорости созревания сеголеток, так и за счет повышения плодовитости полевок. Этот ответ популяции на воздействие негативных техногенных факторов и позволяет в какой-то степени компенсировать повышенную дополнительную гибель животных.

Своеобразие демографических процессов в конечном итоге определяют различия в функционально-возрастной структуре населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях. Функционально-возрастная структура населения техногенных зон в основном определяется взаимно дополняющими процессами, связанными с повышенной гибелью прибылых и повышенной скоростью созревания выживших молодых животных. Другие процессы, связанные с повышенной гибелью перезимовавших особей, более выраженной эмбриональной смертностью, увеличенной плодовитостью рыжей полевки на техногенных территориях, также подчеркивают негативное воздействие техногенных факторов, но не вносит больших изменений в функциональновозрастную структуру населения.

Природные популяции животных относятся к открытым биологическим системам, большую роль в поддержании целостности которых играют миграционные процессы (Петрусевич, 1962; Наумов, 1977; Шилов, 1977; Щипанов, 1987). Ненаправленно перемещающиеся особи почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. Эти особи, по мнению Н. П. Наумова (1977), выполняют информационную роль между структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен. По-видимому, не менее значительна их роль в освоении новых территорий. Поэтому есть все основания полагать, что миграционная структура населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях будет различной. Для исследования этого положения мы использовали анализ (Лукьянов, 1988, 1989), который позволяет на основе последовательных суточных отловов животных количественно оценивать численность оседлых животных, обитающих на территории изъятия, а также поток проходящих через территорию отлова и уловистость животных.

Последовательные суточные уловы рыжей полевки, полученные на техногенных и фоновой территориях и выраженные в виде относительной численности животных на 100 ловушек, представлены на рис. 2. Для техногенных территорий мы располагаем

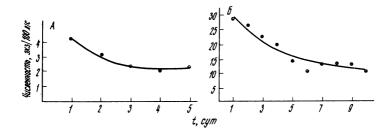


Рис. 2. Кривые вылова рыжей полевки на техногенных (A) и фоновой (Б) терториях

 $A: N=4,1, \ M=3,7, \ p=0,56; \ E: N=81,4, \ M=36,1, \ p=0,26, \ где \ N-$ численность оседлых особей, M- поток мигрирующих особей за сутки, p- улавливаемость животных

данными по пятисуточным отловам, а для фоновой — десятисуточным (для этого анализа различия в продолжительности изъятия значения не имеют, хотя более длительное изъятие, как правило, дает и более достоверную информацию). Всего в зонах техногенного воздействия и на фоновой территории было отработано 12 650 и 12 750 л/с и отловлено 364 и 2196 особей, соответственно.

Обработка кривых вылова (см. рис. 2) по предложенной ранее процедуре (Лукьянов, 1989) показала, что численность оседлых особей в техногенных зонах составляла 4,1 на 100 л/с, суточный поток транзитных особей был равен 3,7 на 100 л/с, улавливаемость — 56%/сут. Коэффициент подвижности населения, равный отношению проходящих к оседлым особям, в данном случае был равен 90,5% (этот коэффициент по смыслу близок к показателю, предложенному Н. И. Наумовым (1955). На фоновой территории население характеризовалось следующими показателями: численность оседлых особей — 81,4 животных на 100 л/с, суточный поток мигрантов — 36,1 особей на 100 л/с, улавливаемость животных — 26%/сут., коэффициент подвижности населения — 44,3%.

Из полученных характеристик наибольший интерес представляют коэффициент подвижности населения и улавливаемость животных. Первая характеристика отражает в целом интенсивность миграционных процессов, протекающих в популяциях, вторая же в значительной степени зависит от поисковой активности животных (Смирнов, 1964; Коли, 1979; Лукьянов, 1988, 1989; Gurnell, 1978).

Коэффициент подвижности населения на техногенных территориях вдвое выше, чем на фоновой, что может, вероятно, служить иллюстрацией авторегуляторной информационной роли проходящих особей в поддержании целостности пространственной структуры вида в условиях разреженной плотности. Поддержание необходимого уровня информационных контактов в

пессимальных условиях техногенной среды, а также, вероятно, и ограниченность кормовых ресурсов могут определять повышенную поисковую активность особей, что в итоге и может объяснить двукратное возрастание уловистости рыжей полевки на техногенных территориях по сравнению с фоновой.

Отмеченный эффект возрастания подвижности населения в техногенной среде хорошо согласуется с данными о возрастании подвижности населения в пессимальных условиях существования, причем вне зависимости от того, имеет ли это отношение к периферии ареала либо к фазе депрессии численности популяций (Наумов, 1955; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Кутенков, 1979, 1979a; Stickel, 1960).

Таким образом, приспособление рыжей полевки к воздействию негативных техногенных факторов определяется высокой экологической валентностью данного вида. В популяциях рыжей полевки в условиях техногенного воздействия вырабатываются специфические демографические особенности, позволяющие животным существовать в этих условиях среды. В первую очередь это связано с интенсификацией процессов воспроизводства, что выражается в увеличении плодовитости животных и более раннем созревании молодых особей. Одновременно с этим механизм регуляции информационных связей между особями в популяции приводит к повышению подвижности населения, что в итоге позволяет поддерживать целостность популяционной структуры вида в условиях разреженной плотности. Эти адаптации — ответная реакция популяции на негативное воздействие, они позволяют компенсировать повышенную смертность животных в техногенных условиях.

Приведенные данные в целом подтверждают, а также и далее развивают концепцию адаптации популяций широко распространенных видов мелких млекопитающих к экстремальным условиям существования, предложенную уральскими экологами (Шварц, 1959а, 6, 1963, 1980; Шварц и др., 1964; Пястолова, 1967; Большаков, 1969, 1972; Шварц, Большаков, 1979). По этой концепции, приспособление популяций широко распространенных видов к экстремальным условиям Субарктики и горным условиям связано с большей интенсификацией процессов жизнедеятельности по сравнению с популяциями, обитающими в нормальных условиях существования (центр ареала вида, равнинные популяции). Это выражается в раннем половом созревании животных, увеличении численности помета и периода размножения, что позволяет компенсировать повышенную гибель животных в экстремальных природных условиях существования.

Таким образом, комплексы адаптаций вида к экстремальным условиям как природной, так и техногенной среды аналогичны и характеризуют общую неспецифическую реакцию популяций эврибионтных видов к экстремальным условиям существования. Это подчеркивает активную роль популяционных систем, позволяющих

виду осваивать уже имеющиеся и вновь возникающие экстремальные условия существования — основу эволюционных преобразований вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих / / Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. Вып. 71. С. 28—36.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к гор-

ным условиям. М.: Наука, 1972.

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984.

Дьяконов В. Н., Кубанцев Б. С. Влияние биологического метода борьбы на популяционные характеристики обыкновенной полевки в условиях северных районов Нижнего Поволжья / / Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1978. С. 126—135.

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975.

Игнатова Н. К. Население мышевидных грызунов в зоне импактного техногенного воздействия // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. М., 1986. С. 55—56.

И с а е в С. И. Некоторые вопросы экологии размножения диких грызунов в связи с обитанием в загрязненных 90 Sr биогеоценозах / / Экология, 1975. № 1. С. 45—51.

Исаев С. И., Покаржевский А. Д. Рост и половое созревание лесных мышей при повышенном содержании ⁹⁰Sг в биогеоценозе / Экология. 1978. № 3. С. 64—68.

Катаев Г. Д. Влияние измененной окружающей среды на состояние мелких млекопитающих северной тайги / / Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. $M_{\cdot,i}$ 1987. С. 89—90.

Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие как индикаторы состояния окружающей среды на Кольском полуострове / / Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л., 1989. Вып. 5. С. 228—235.

Коли Г. Анализ популяций животных. М.: Мир, 1979.

Кутенков А. П. Использование территории европейской рыжей полевкой (Clethrionomys glareolus Schreber.) в разных типах лесов заповедника «Кивач»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979 а.

Кутенков А. П. Использование территории рыжей полевкой в условиях низкой плотности популяций // Зоол. журн. 1979 б. Т. 58, вып. 2, С. 234—240,

Литвинчук Н. К. Некоторые данные по накоплению тяжелых металлов в организме азиатской лесной мыши / / Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 117—118.

Лукьянов О. А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия / / Экология. 1988. № 1. С. 47—55.

Лукьянов О. А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки / Экология. 1989. № 2. С. 32—41.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1966.

Наумов Н. П. Изучение подвижности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / / Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179—202.

Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих / / Успехи современной териологии. М., 1977. С. 93—110.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем / / Биологическая кибернетика. М., 1977 а. С. 336—397.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.

Петрусевич К. К. Экологическая характеристика мигрирующей части популяции мелких грызунов / / Вопр. экологии. М., 1962. Т. 6. С. 116.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981.

Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности ческих популяций полевки-экономки: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1967.

Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1964.

Сюзюмова Л. М., Карагезян А. Р. Особенности экологии кустарниковой полевки и лесной мыши в Анкаване / / Техногенные элементы и животный организм. Свердловск, 1986. С. 14-22.

Тупикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих / / Методы изучения природных очагов болезней человека. М., 1964. С. 154-191.

Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широкораспространенных видов полевок на Крайнем Севере / / Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959 а. Т. 1, вып. 1. C. 239—254.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Micromammalia) к условиям существования в Субарктике / / Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959 б. Т. 1, вып. 1. С. 177—219.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1963. Т. 1, вып. 33.

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

Шварц С. С., Большаков В. Н. Экология субарктических Містоmammalia Западной Сибири и их роль в экосистемах / / Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 3-20.

Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания / / Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 4. С. 483—487.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений

у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977.

Щипанов Н. А. Функциональная структура популяции и синантропизм мелких млекопитающих / /Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч. 1. С. 78-80.

Alibhai S. K. Persistence of placental scars in the bank vole, Clethrionomys glareolus / J. Zool. 1982. V. 197. N 2. P. 157—162.

Grimnes A., Semb-Johansson A. Duration and reliability of placental scars in the Norwegian lemming Lemmus lemmus (L. / / Fauna Norv. Ser. A. 1988. V. 9. P. 53-57.

Gurnell J. Observations on trap response in confined populations of wood mice, Apodemus sylvaticus / J. Zool. Lond. 1978. V. 185. N 2. P. 279—287.

Stickel L. F. Peromyscus ranges at high and low population densities / / Mammal. 1960. V. 41, N 4. P. 433-441.

1992

А. А. КОВАЛЬЧУК, Н. В. МИКШЕВИЧ

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И УРОВНИ НАКОПЛЕНИЯ МЕДИ, ЦИНКА И КАДМИЯ В ТКАНЯХ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ В ФОНОВЫХ УСЛОВИЯХ

В современных условиях развития общества охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов превратились в одну из сложнейших проблем, разрешение которой требует приложения усилий в самых различных направлениях. Известно, что в биосферу ежегодно поступает большое количество токсичных веществ. Перечень всех твердых, жидких и газообразных загрязнителей, опасных для окружающей среды, содержал бы несколько десятков тысяч наименований. Однако, по Маргалефу (1975), термин «загрязнители» следует использовать только для эмиссий, образующихся в результате деятельности человека и проникающих в водную и наземную экосистемы в таких концентрациях, которые вызывают нарушения, повреждения и гибель отдельных особей, популяций, сообществ и разрушение ландшафтов.

Техногенные воздействия на экосистемы ставят под угрозу существование всей сети корреляций между абиотической средой и биоценозом. Поэтому для защиты живых организмов разрабатывается система раннего предупреждения на основе регионального и глобального мониторинга. С учетом всей сложности естественных и антропогенных стрессов, которые могут оказывать влияние и маскировать ответные реакции различных жизненных форм на воздействие эмиссионной нагрузки, в настоящее время необходим анализ ответных реакций животных и растений. Трудность, связанная с установлением потенциальной токсичности того или иного загрязнителя в экосистеме, состоит в том, что значимость выбранных параметров на уровне популяции весьма неопределенна. Часто критерием устойчивости или чувствительности организмов к действию загрязнителя служит их смертность.

Следовательно, лабораторные эксперименты при контролируемых условиях необходимы для получения информации и данных, описывающих ответную реакцию организма на нарушение качества окружающей среды. Организмы реагируют на эмиссии путем изменений в процессах метаболизма и физиологии или аккумуляции особо высоких концентраций загрязнителя. И если

высокие концентрации эмиссий приводят к острым макроскопическим видимым воздействиям (поражениям), то более низкое их содержание вызывает хронические повреждения, что остается скрытым и может быть выявлено лишь путем физиологических и биохимических анализов.

Биоиндикация возможна как на субмолекулярном и клеточном уровнях, так и на тканевом, на органах и целом организме, на популяциях, биоценозах и экосистемах. Во множестве публикаций по оценке степени воздействия эмиссий описаны лабораторные исследования, в которых используются биохимические, биофизические, микроскопические и физиологические анализы.

Многолетние наблюдения и исследования показали, что к опасным загрязнителям относятся тяжелые металлы. Изучение закономерностей, определяющих поведение тяжелых металлов в окружающей среде, необходимо при оценке воздействия потоков загрязнителей на экосистемы. Многие металлы (микроэлементы) входят в состав биологически активных веществ, выполняют физиологические функции в организме, и значительные отклонения в соотношении их естественных концентраций вызывают его гибель. Следовательно, мы никогда не сумеем реально оценить патологию, не зная норму, что обусловливает изучение функционирования не затронутых или относительно не затронутых влиянием человека экосистем.

Эти соображения и определили наш подход к оценке поведения техногенных загрязнителей на экосистемном уровне, позволяющий решать вопросы экологического нормирования.

Настоящее сообщение является фрагментом комплексных исследований в плане биомониторинга по изучению влияния антропогенных факторов в виде токсикологического действия потоков техногенных загрязнений предприятий цветной металлургии на природные популяции животных.

Материал и методы исследования

Учитывая, что состояние популяций широко распространенных видов животных может служить биологическим индикатором отклонений в биоценозе как при климатических изменениях, так и при антропогенных факторах воздействия, мы исследовали в этих целях энергетический и пластический обмен типичных представителей мелких млекопитающих фауны Среднего Урала.

В качестве объектов исследования использованы мелкие млекопитающие, составляющие основу фауны лесостепного Зауралья (поймы р. Пышмы в районах Талицкого лесхоза) — полевки-экономки, узкочерепные, лесная и полевая мыши, рыжая и красная полевки, лесная мышовка, обыкновенная бурозубка, кутора. Животных отлавливали на территориях, окружающих Припышминский лесной массив, занятых пашнями, посевами многолетних трав, березово-осиновыми колками. Полевки-экономки обитают в пойме р. Пышмы по берегам стариц и в заболоченных участках леса. Узкочерепные полевки отловлены на левом берегу

р. Пышмы и в зеленомошно-хвощовых ельниках, где присутствуют посадки сосен. Рыжая полевка и землеройки встречаются чаще всего в захламленных лесах с густым подлеском в пойме р. Пышмы. Соседствуют с лесной мышью в зарослях малины, шиповника. Обилие валежника, трухлявых пней создает оптимальные условия для рыжей полевки. Эти полевки с полифазным типом активности попадали в ловушки в любое время суток.

Красная полевка присутствует на более высоком левом берегу реки в зарослях кустарника, представленного малинником, смородиной, черемухой, осиной. Исследования на группах животных проведены с 1982 по 1990 гг. в полевых и лабораторных условиях. Стандартизация полевого материала проводилась согласно методам экспериментальной экологии (Покровский, Большаков, 1979; Хлебович, 1981).

Основной обмен замеряли по потреблению кислорода газоанализатором типа MH-5130 (мл $0_2/1$ г сырой массы животного за 1 ч). Параметры окислительного метаболизма тканей определяли полярографическим методом с помощью электрода Кларка в ячейке объемом 1 мл при температуре 37° C.

Для характеристики состояния окислительного метаболизма митохондрий печени и сердца определяли следующие показатели: $V_{\rm 9}$ — скорость эндогенного дыхания; $V_{\rm c}$, $V_{\rm rn}$ — скорость окисления экзогенных энергетических субстратов — янтарной и глутаминовой кислот; $V_{\rm 3}$ — скорость окисления энергетических субстратов при синтезе АТФ; $V_{\rm ф}$ — скорость фосфорилирования АДФ и АТФ при окислении экзогенных энергетических субстратов — показатель, характеризующий эффективность и мощность окислительного метаболизма; АДФ/О — коэффициент эффективности окислительного фосфорилирования; ДК — коэффициент прочности энергетической регуляции окисления и фосфорилирования; $V_{\rm ДН\Phi}$ — $V_{\rm 3}$ — величину резерва дыхательной активности митохондрий; $V_{\rm ДН\Phi}$ — $V_{\rm 4}$ — величину диапазона дыхательной активности митохондрий. Скорости дыхания митохондрий выражали в наноатомах кислорода в минуту на 1 г белка. Содержание белка в митохондриальной суспензии определяли по методу Лоури.

В органах и тканях отловленных животных определяли содержание меди, цинка, свинца и кадмия методом атомной абсорбции на однолучевом анализаторе Спектр-4А-1. В целях предотвращения потерь определяемых элементов осуществляли мокрую минерализацию проб животной ткани (азотной и хлорной кислотами).

Атомизация проведена в пламени «пропан—воздух» (Хавезов, Цалев, 1983). Точность анализа при определении металлов в образцах проб органов и тканей — по меди и цинку не менее 10%, по кадмию — 20%. При обработке экспериментальных данных на ПМКБЗ-38 использованы стандартные методы статистики (Рокицкий, 1973).

Результаты и обсуждение

В целях получения общих представлений о закономерностях видовой изменчивости морфофизиологических и энергетических параметров организма, связанных с экологическими особенностями условий обитания и образа жизни отдельных популяций, проведен анализ основного обмена у девяти видов грызунов, обитающих в Талицком районе Свердловской области, где не присутствует токсикологическое действие потоков техногенных загрязнений предприятий цветной металлургии на природные популяции животных. Установлено, что у рыжих полевок, отловленных в загрязненной зоне, повышение уровня основного обмена сопровождалось активацией потребления энергии (табл. 1). При этом, если в фоновой зоне у полевок наблюдаются достоверные различия по основному обмену между самцами и самками, то в условиях техногенного загрязнения они отсутствуют: $P_{O_2=5}$, 4 мл, $O_2/\Gamma \cdot \Psi$ ($t_{cr}=0$, $92 < t_{095}=2$, 04).

В условиях загрязненной территории тяжелыми металлами у животных наблюдали стимуляцию энергетического обмена с активацией биогенеза митохондриального белка на 65% ($p \le 0.05$).

Учитывая, что при адаптации энергетический гемеостаз любого организма поддерживается на всех уровнях организации — от высших форм поведения до молекулярных механизмов трансформации энергии, — мы рассмотрим роль тканевой биоэнер-

Таблица 1
Основной обмен мелких млекопитающих Среднего Урала
(Талицкий р-н, Свердловская обл.)

Вид	Пол	Масса тела, г	Потребление кислорода, мл/г · ч	Ректальная температура, °C
Красная полевка		15,6±0,5	3,45±0,1	36,8±0,6
Рыжая		$16,4\pm0,6$	$4,3\pm0,6$	$36,7\pm0,1$
Полевка-экономка		$18,8\pm2,4$ $29,5\pm0,8$	$3,7\pm0,2$ $4,2\pm0,65$	37,7±0,6
Узкочерепная полевка		$11,85 \pm 0,42$	$7,1\pm0,2$	$37,6\pm0,3$
		$10,9\pm0,9$	$6,2\pm0,2$	_
Лесная мышь		14.8 ± 0.08	$6,0\pm0,23$	_
		22,0±0,1	6,73 <u>+</u> 0,35	
Полевая мышь		$15,8\pm1,2$	$5,8\pm0,3$	_
		$18,1 \pm 1,0$	$6,4\pm0,32$	_
Лесная мышовка		$7,6\pm0,37$	$8,0\pm0,4$	_
Обыкновенная бурозубка	1	$6,9\pm0,97$	$10,71\pm0,7$	_
	İ	$8,04 \pm 0,03$	$9,5\pm0,07$	$33,9\pm0,6$
Кутора	1	$13,4\pm0,36$	$9,86 \pm 0,34$	_

Окислительный метаболизм печени и сердца исследуемых грызунов ($p \leqslant 0.05$)

Вид	Масса тела, г	Орган	Индекс органа	Митох — белок	V 3	V ₃	<i>V</i> _φ <i>V</i> _э	АДФ/О	<i>V</i> _{ДНФ} — <i>V</i> ₃	v _{ДНФ} —v₁
Полевки Рыжая Красная Полевка-экономка Узкочередная Лесная мышовка Полевая мышь Лесная мышь Лесная мышь Кутора	9,7 26,1 24 7,2		65,3 6,48 63,9 6,93 — — — — — —	1,3 1,4 1,9 2,3 2,1 2,1 0,9 0,54 2 	21,5 15,8 38,5 18,5 27,2 24,5 14,8 5,3 5,1 17,07 15,8 13,2 14,2 10,8	122±4,1 62,1 204 100 49,8 64,3 61,2 45,7 38,2 69 50,6 52,8 71,8 98,4	$150\pm1,2\\1,05\\320\\180\\101,2\\96,5\\69,3\\75,3\\54\\96,1\\92,4\\110,9\\120,6\\146$	1,35 1,05 1,6 1,8 1,9 1,5 1,06 1,4 1,4 1,4 1,8 2 1,7	76 40,1 40 — 49,1 — 21,3 50,1 — 24 30,2	118 72,4 100 — — 72 — 56,8 — — 55 75

 $[\]Pi$ римечание. I — печень, II — сердце.

Содержание тяжелых металлов в органах животных из природных популяций ($p \le 0.05$)

Вид	Органы и ткани	Концентрация, мкг/г сырой массы			
	Органы и ткани	медн	цинка	кадмия	
Рыжая полевка	1 1	5,28	20,19	0,05	
	II	2,42	18,3	0,39	
	111	3,32	21,68	15,69	
Полевка-экономка	I	4,75	32,24	0,015	
	II	1,92	18,12	0,21	
	III	1,48	20,12	9,02	
Лесные мыши	I	2,98	25,53	0,1	
	II	3,35	13,14	0,38	
	III		24,2	0,95	
Землеройки	I	13,14	28,24	0,2	
	II	7,68	13,67	0,39	
	III		14,74	0,55	

Примечание. I — печень; II — почки; III — селезенка.

гетики в развитии широкого спектра адаптивных реакций, в пределах которого и формируется своеобразный устойчивый тип реагирования на специфический раздражитель, обеспечивающий типичное приспособление представителей именно этого вида и данной популяции к конкретным условиям обитания. Результаты анализа видовых особенностей тканевого энергетического метаболизма мелких грызунов в зависимости от их экологической специализации представлены в табл. 2. Следует отметить активацию синтеза митохондриального белка у землероек (2,4 и 4,5) при наличии оптимально энергизованного состояния миокарда и печени с достаточно высокой скоростью фосфорилирования и максимальной наработкой АТФ (см. табл. 2). Поддержание гомеостаза сопровождается и активацией дыхательного газообмена у этих млекопитающих ($10,71\pm0,7$ и $9,5\pm0,07$) (см. табл. 1). Налицо продолжающийся низкоэнергетический сдвиг в функциональном состоянии митохондрий миокарда и печени лесной мышовки: низкая мощность биосинтетических процессов, невысокая скорость фосфорилирования, уровень синтеза АТФ невысок.

Общая направленность и характер функционального состояния энергетического аппарата тканей исследуемых животных, повидимому, связаны как с условиями обитания, так и с образом жизни конкретных видов.

Данные по поведению техногенных потоков меди, цинка, кадмия и свинца в системе «почва—растение—животное» показали, что при эмиссиях указанных металлов, определяющих их содержание в почве, значительно превышающее ПДК, соотношение между ними меняется в процессе продвижения по пищевой цепи,

что определяется видовой спецификой обмена каждого ее вида (Микшевич, Ковальчук, 1988).

Нами определены концентрации металлов в критических для каждого элемента органах и тканях у представителей трех групп животных, характеризующихся экологическими особенностями существования видов и отдельных популяций (табл. 3). Уровни накопления меди и кадмия в тканях насекомоядных достоверно отличны от таковых у полевок и лесных мышей, что свидетельствует, как минимум, об экологических различиях этих видов, обусловленных характером питания. Следует отметить, что определенные нами уровни аккумуляции изученных тяжелых металлов в тканях этих особей можно считать в качестве фоновых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Микшевич Н. В., Ковальчук А. А. Тяжелые металлы в системе «почва—растение—животное» в зоне действия медеплавильного предприятия // Тяжелые металлы в окружающей среде и охрана природы. Москва, 1988. С. 127—130.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология. М.: Наука, 1979.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высш. шк., 1973. Хавезов И., Цалев Д. Атомно-абсорбционный анализ. Л.: Химия, 1983.

Хлебович В. В. Акклиматизация животных организмов. Л.: Наука, 1981.

Margalef R. External factors and ecosystem stability / / Schweiz Leitschrift Hydrobiol. 1975. V. 37. P. 102—107.

1992

Л. Е. ЛУКЬЯНОВА, О. А. ЛУКЬЯНОВ

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБИЛИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ НА ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Обилие и пространственная структура населения — показатели, отражающие степень благополучия существования вида в природной среде, его биологический успех и приспособительную пластичность (Шварц, 1960, 1967, 1972; Наумов, 1967; Ивантер, 1975; Флинт, 1977; Шилов, 1977). Эти показатели являются интегральными, отражающими, с одной стороны, степень сбалансированности процессов рождаемости, смертности, миграции в популяциях, а с другой — указывающими на емкость и пригодность местообитаний для данного вида животных (Коли, 1979; Макфедьен, 1965; Одум, 1975).

Для большинства популяций мелких млекопитающих характерно неравномерное размещение особей в пространстве, что в свою очередь определяется значительной гетерогенностью среды обитания животных, а также социальными и информационными отношениями между особями в популяции (Наумов, 1977; Садыков, 1983; Лукьянов, Садыков, 1983; Тимофеев, 1983).

Факты, приведенные в ряде исследований, свидетельствуют о значительном вкладе пространственных характеристик в динамику численности вида (Шварц, 1967; Садыков и др., 1981; Безель и др., 1986; Бененсон, Садыков, 1989; Brown, 1969; Fretwell, Lucas, 1969). Последнее демонстрирует взаимозависимость различных популяционных параметров и их обусловленность факторами эндогенной (плотность) и экзогенной (кормообеспеченность, погодные условия и др.) природы.

В условиях техногенной нагрузки можно ожидать, что как прямое, так и косвенное воздействие техногенных факторов будет отражаться на обилии, на пространственной структуре вида. При этом могут наблюдаться интенсивная инсуляризация местообитаний животных, приводящая к возрастанию мозаичности среды (Биология..., 1983), и сдвиг обилия и характера пространственной структуры в сторону, отражающую степень благополучия вида в данных условиях среды. Исходя из этого можно предположить, что в ряду популяционных параметров показатели обилия и пространственной структуры будут одними из наиболее чутких, улавливающих антропогенное изменение среды. В связи с этим

в настоящем исследовании мы поставили цель — охарактеризовать обилие и пространственную структуру населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber.) на территориях, подверженных воздействию техногенных факторов.

Материал для данного исследования собран в ходе полевых работ, проведенных на Среднем Урале в период 1987—1989 гг. в летне-осенний сезон (июнь-сентябрь). Отлов грызунов проводили на территориях техногенного воздействия, прилегающих к двум предприятиям медеплавильного производства, и на фоновой заповедной территории, расположенной в 22 и 56 км от этих источников промышленного загрязнения. Исследования проводили на трансектах, размещенных в западном направлении от промышленных предприятий, преимущественно в темнохвойных лесах. Для отлова животных использовали проволочные давилки, которые выставляли линиями (обычно по 50-200 ловушек) в 10 м друг от друга на срок от 5 до 10 сут. Отметим, что для анализа обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки мы использовали данные, полученные только по первым пяти суткам отлова. Эта продолжительность изъятия позволяет в значительной степени избежать нежелательного влияния погодных факторов на улавливаемость животных, а также негативных эффектов, связанных с избирательным отловом различных демографических групп (Лукьянов, 1983, 1988а, б). Проверку ловушек проводили ежедневно в утренние часы. Каждая ловушка линии имела порядковый номер, что позволяло регистрировать места поимки животных и служило основой для количественного анализа обилия и пространственной структуры населения животных.

В работе использованы данные, полученные в результате обработки 3455 экз. рыжей полевки. Всех отловленных животных по комплексу признаков (степени развития тимуса, массе и размерам тела, состоянию генеративной системы) разделили на три функциональные группы: перезимовавшие особи, размножающиеся и неразмножающиеся сеголетки.

Для характеристики обилия и пространственной структуры населения животных использовали четыре показателя, на наш взгляд, всесторонне описывающие эти параметры.

Общее обилие (I), выражаемое в числе отловленных особей на $100\,$ л/с, рассчитывали обычным способом по формуле: $I==(c/d)\cdot 100$, где c — число отловленных особей за $5\,$ сут, d — число отработанных ловушко-суток $(d=a\cdot t,$ где a — общее число ловушек, t — число суток отлова, в данном случае t=5). Этот показатель отражает совокупное обилие животных на территории, включающей все типы микроучастков, часть из которых непригодна для обитания вида и не заселена им. Общее обилие выражает в некотором смысле емкость и пригодность среды обитания в целом для населения вида.

Частное обилие (A) — обилие вида на микроучастках, заселенных животными, выражено числом отловленных особей на

100 л/с, рассчитано по формуле: $A = c/f \cdot 100$, где c — количество отловленных животных за 5 сут, f — число отработанных ловушкосуток в микростациях (микроучастках) ($f = b \cdot t$, где b — частное число ловушек из общего количества d, отлавливавших животных, отражает число микроучастков территории, занятых зверьками, t — количество суток отлова). Этот показатель отражает обилие животных на подходящих микроучастках территории, которые они реально заселяют. Естественно предположить, что частное обилие должно характеризоваться меньшей изменчивостью по сравнению с общим, одновременно отражающим как собственно частное обилие, так и долю территории, пригодную для обитания животных. Отметим, что предложенные нами показатели общего и частного обилия имеют много общего с показателями низшей и экономической плотности, введенными ранее Ч. Элтоном (1934) для описания населения животных. Показатели общего и частного обилия отражают в первую очередь характеристики численности вида. Для описания собственно пространственной структуры населения мы вводим показатели заселенности животными территории и агрегированности населения.

Заселенность территории (F) отражает долю (%) от обследованной территории, заселенную животными. Заселенность рассчитывается по формуле: $F = b/a \cdot 100$, где a — общее количество ловушек, b — частное число ловушек, попавшее на территорию, заселенную животными. Этот показатель отражает совокупную емкость всей территории для особей данного вида. Показатель заселенности равен 0, если территория абсолютно непригодна для животных, и 100 — в случае, противоположном первому, т. е. когда животные осваивают всю территорию.

В качестве меры агрегированности (Ag), или степени скученности населения мы используем индекс Уитфорда (Whitford, 1949), который в данном случае равен отношению частного обилия (A) и заселенности территории (F): Ag = A/F.

Этот показатель принимает наименьшее значение при выравненном размещении животных по территории и возрастает с увеличением мозаичности (когда небольшое число ловушек попадает на микроучастки, плотно заселенные животными, а оставшиеся — на территорию, не заселенную зверьками).

Поскольку все предложенные нами показатели обилия и пространственной структуры — статистические величины, то для оценки доверительных интервалов, в пределах которых лежат действительные значения интересующих нас параметров, необходимо представить формулы вычисления стандартных ошибок показателей обилия и пространственной структуры. Воспользовавшись основными статистическими правилами и предположениями о варьировании анализируемых случайных величин (Смирнов, 1964; Вентцель, 1969; Плохинский, 1970; Лукьянов, 1983, 1988а; Гласс, Стэнли, 1976), мы приводим формулы для оценок стандартных ошибок показателей.

Стандартная ошибка показателя общего обилия имеет следующий вид:

$$S_I = 100/d \cdot \sqrt{c}$$

где c — число отловленных животных, d — общее число отработанных ловушко-суток. Стандартная ошибка показателя частного обилия рассчитывается по формуле

$$S_A = 100/f \cdot \sqrt{c},$$

где c — число отловленных животных, f — частное число отработанных ловушко-суток. В этих формулах предполагается, что число отловленных животных варьирует по закону Пуассона, что хорошо подтверждается эмпирическими данными (Смирнов, 1964; Лукьянов, 1983).

Стандартная ошибка показателя заселенности территории вычисляется по формуле

$$S_F = \sqrt{F \cdot (100 - F)/a}$$

где F — заселенность территории, %; a — общее число ловушек. При этом предполагается, что показатель заселенности — случайная величина, варьирующая по биномиальному закону (Плохинский, 1970); Гласс, Стэнли, 1976).

Стандартная ошибка индекса агрегированности имеет следующий вид:

$$S_{Ag} = A/F \sqrt{(S_A/A)^2 + (S_F/F)^2},$$

где A — показатель частного обилия, S_A — его стандартная ошибка, F — показатель заселенности, S_F — его стандартная ошибка. Данная формула основана на правиле вычисления стандартной ошибки частного двух случайных величин (Вентцель, 1969; Плохинский, 1970).

На основе исходных данных по пятисуточным отловам, обилию и пространственной структуре рыжей полевки, полученных в период полевых работ 1987—1989 гг. на техногенных и фоновой территориях, мы получили усредненные оценки показателей обилия и пространственной структуры населения животных (см. таблицу).

Анализируя полученные оценки, следует отметить, что по всем показателям население рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях существенно различается (уровень значимости различий, исходя из критерия Стьюдента, меньше 0,001). Население техногенных территорий характеризуется приблизительно в 7 раз более низким уровнем общего обилия по сравнению с фоновой территорией (3,6 и 24,3 экз/100 л/с). Это связано, на наш взгляд, во-первых, с более низкой долей микроучастков на техногенных территориях, пригодных для обитания рыжей полевки, что находит свое выражение в их меньшей заселенности (13,3%) по сравнению

Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных (А) и фоновой (Б) территориях

Показатель	A	Б	<i>t</i> -критерий
Общее число ловушко-суток	2540	1275	-
Общее обилие (I), экз/100 л/с Частное обилие (A),	$3,59 \pm 0,20$	24,31±0,68	29,2*
экз./100 л/с Заселенность	26,99±1,54	$42,55\pm1,19$	8,0*
территорий (F) , $\%$ Агрегированность (Ag)	13,30±0,67 2,03±0,12	57,14±1,39 0,75±0,02	28,4* 10,5*

^{*} α≤ 0,001, уровень значимости различий по t -критерию.

с заповедной (57,1%). Во-вторых, емкость микроучастков, пригодных для обитания рыжей полевки в техногенных районах, в 1,6 раза ниже по сравнению с заповедной территорией (соответственно 27 и 42,6 экз/100 л/с) (см. таблицу). Исходя из аналитических соотношений индексов обилия изаселенности ($I=A\cdot F/100$), можно сделать вывод, что логарифмированное отношение показателей общего обилия рыжей полевки на промышленных и фоновой территориях слагается из суммы логарифмированных отношений частного обилия и заселенности сравниваемых районов ($In\ (I_B/I_A)=In\ (A_B/A_A)+In\ (F_B/F_A)$). В данном случае вклад различий индексов заселенности в логарифмированное отношение показателя общего обилия на фоновой и техногенных территориях составляет 76%, остаток (24%) приходится на компоненту различий в уровне частного обилия рыжей полевки в микроучастках этих районов.

На основании этого можно заключить, что более низкий уровень общего обилия рыжей полевки на техногенных территориях по сравнению с заповедной в первую очередь обусловлен снижением доли микроучастков, пригодных для обитания животных. Существенно меньшую роль в этом процессе играет емкость заселенных микроучастков. Это можно объяснить тем, что при совокупной техногенной нагрузке, выражающейся в загрязнении среды поллютантами, рекреации и т. п., в первую очередь происходит совокупная деградация среды, которая неизбежно приводит к разрушению местообитания вида. Местообитания инсуляризируются, и доля фрагментов с благоприятными условиями существования по сравнению с исходной зоной снижается (при предельных нагрузках она снижается до нуля), что и отражается

на показателях заселенности населением территории. При этом вид сохраняется в тех осколках местообитаний, где емкость микроучастков позволяет поддерживать нормальную жизнедеятельность. Хотя естественно, что деградация среды в какой-то степени снижает и емкость этих микроучастков, что отражается на показателях частного обидия населения. При этом опережающее снижение числа микроучастков, пригодных для обитания вида в техногенных районах, по сравнению со снижением емкости этих микростаций приводит к повышению агрегированности населения. В данном случае агрегированность населения рыжей полевки на техногенных территориях в 2,7 раза выше, чем на заповедной, т. е. животные, обитающие в условиях промышленного воздействия, сосредоточены на ограниченном числе микроучастков, где они достигают значительного уровня обилия.

Представленные данные свидетельствуют о значительном негативном влиянии техногенных факторов на население рыжей полевки. Эти воздействия приводят в целом к сокращению по сравнению с фоновой территорией общего обилия вида на 85%, заселенности территории — 76, возрастанию агрегированности населения — 63 и снижению обилия животных в микроучастках на 37%.

Проанализируем воздействие техногелных факторов по градиенту их нагрузки на обилие и пространственную структуру населения рыжей полевки. Ранее для количественной оценки изменения численности животных нами была предложена математическая модель данного явления (Лукьянова и др., 1990). В настоящем исследовании мы предлагаем несколько иную модификацию модели рассматриваемого явления, базирующуюся на большем количестве эмпирических данных и, на наш взгляд, лучше отражающую суть явления. Предположим, что относительная пригодность пространства для населения рыжей полевки, выражаемая в конкретных показателях общего и частного обилия, заселенности, агрегированности, по мере приближения от фоновой территории к техногенному источнику воздействия уменьшается по экспоненциальному закону (выбор которого продиктован теоретическими и эмпирическими основаниями) (Берзиня, 1980: Петросян, Захаров. 1986; Саппоп, 1976; Окиво, 1980):

$$P_z = e^{k' \cdot z}, \tag{1}$$

где z — расстояние от фона, k — показатель жесткости воздействия техногенных факторов (чем жестче последние, тем значительнее снижается пригодность местообитания по мере приближения к источнику на единицу расстояния). Относительная пригодность территории для населения изменяется от единицы (при z=0) до нуля. Поскольку z=m-x, где m — расстояние от источника до фона, x — расстояние от источника, то, подставляя z в выражение (1), получаем уравнение, связывающее относительную пригодность P_x территории для животных на расстоянии x

от источника воздействия с показателем жесткости k техногенных факторов, расстоянием от источника воздействия x и расстоянием между источником и фоном m:

$$P_x = e^{-k' \cdot (m-x)} \tag{2}$$

Очевидно, что нормированные показатели обилия и пространственной структуры населения по отношению к значениям фона (при принятии характеристик населения фона за единицу) связаны с относительной пригодностью среды для животных, обитающих на расстоянии x от источника воздействия, следующей функциональной зависимостью:

$$Y_{x} = P_{x}^{-\alpha \cdot k \cdot (m - x)}. \tag{3}$$

где Y_x — нормированные значения показателя на расстоянии xот источника, а - коэффициент соответствия между значениями данного показателя и пригодностью среды. При x=m значения нормированных показателей и пригодности среды равны единице. Подчеркнем, что в данном общем случае мы под У подразумеваем любой из четырех нормированных по отношению к фону показателей обилия и пространственной структуры населения (общего и частного обилия, заселенности территории, агрегированности). Естественно, что коэффициенты α для каждого показателя обилия и пространственной структуры населения специфичны, а их произведение на коэффициент «жесткости» техногенных факторов в целом также отражает «жесткость» воздействия этих факторов на показатели. Обозначая произведение $\alpha \cdot k'$ за k', где k означает жесткость воздействия техногенных факторов на характеристики населения животных, получаем выражение, связывающее нормированные показатели обилия и пространственной структуры населения на расстоянии х км от источника воздействия с показателем жесткости k техногенных факторов, расстоянием от источника воздействия х, расстоянием между источником и фо-HOM m:

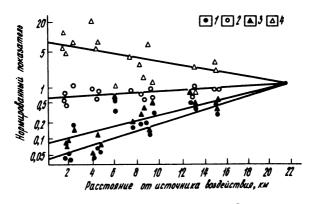
$$Y_x = e^{-k \cdot (m-x)}. (4)$$

Для вычисления коэффициента жесткости k техногенных факторов прологарифмируем уравнение (4)

$$\ln Y_x = -k \cdot (m \cdot x) = -k \cdot m + k \cdot x \tag{5}$$

и, воспользовавшись методом наименьших квадратов (Ферстер, Ренц, 1983), оценим коэффициент k последнего уравнения регрессии.

В случае, если влияние техногенных факторов на показатели обилия и пространственной структуры населения животных ока-



Изменение показателей обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки по мере удаления от источника техногенного воздействия I — общее обилие, 2 — частное обилие, 3 — заселенность территории. 4 — вгрерированность

зывает определенное воздействие, то коэффициенты корреляции между $\ln Y_{x}x$ должны достоверно отличаться от нуля.

Применим разработанную нами процедуру для анализа изменения обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки в пространстве «техногенный источник—фон», используя нормированные показатели этих параметров. Процедура нормирования показателей позволяет использовать всю информацию, полученную за весь период исследования.

Изменение нормированных значений показателей общего и частного обилия, заселенности и агрессивности населения рыжей полевки в зависимости от расстояния до источника техногенного воздействия в полулогарифмическом масштабе представлено на рисунке. В данном масштабе для всех показателей характерна линейная зависимость от расстояния до источника техногенного воздействия.

Наибольшее отрицательное воздействие техногенные факторы оказывают на общее обилие животных $-I:\ln I=-0.144\ (m-x)$, где m — расстояние от источника до фона. Показатель жесткости техногенных факторов ($k=0.144\pm0.0072$) показывает, что по мере удаления от источника техногенного воздействия на 1 км логарифмированное значение нормированного показателя общего обилия возрастает на $0.144\ (\text{см. рисунок})$. Корреляция между логарифмированными значениями показателя и расстоянием от источника воздействия высока и равна 0.93, при $df=20\$ достоверно отличается от нуля ($\alpha \leqslant 0.001$).

Существенно меньшее отрицательное влияние оказывают техногенные факторы на частное обилие особей в микростациях — A. В данном случае $\ln A = -0.026 \ (m-x)$ и показатель жесткости техногенных факторов $k = 0.026 \pm 0.004$ значительно ниже, чем для общего обилия. Последнее еще раз подтверждает мнение о том, что частное обилие — несравненно более стабильная популя-

ционная характеристика по отношению к показателю общего обилия. По этой причине связь логарифмированных значений этого показателя с расстоянием от источника менее тесная: r=0,59 ($\alpha \leqslant 0,01$ при df=20), что подчеркивает увеличение нормированного показателя частного обилия по мере возрастания расстояния от источника техногенного воздействия (см. рисунок).

Техногенная нагрузка также оказывает существенное воздействие на заселенность животными территории. Логарифмированные значения индекса заселенности возрастают по мере удаления от источника промышленного влияния. Связь между значениями этого показателя и расстоянием от источника воздействия положительна (r=0,88, $\alpha \le 0,001$ при df=20) и выражается следующим уравнением: 1 n F=-0,118 · (m-x), где k=0,118±0,008 оценивает «жесткость» техногенных факторов для данной характеристики и показывает, что по мере удаления от источника промышленного воздействия на 1 км логарифмированное значение нормированного показателя заселенности возрастает на 0,118.

Отметим, что воздействие техногенных факторов на общее обилие (0,144) складывается из воздействий, оказываемых этими факторами на частное обилие вида (0,026) и заселенность животными территории (0,118). Это вновь подчеркивает определяющую роль заселенности территории в формировании общего обилия вида и большую «чувствительность» этой характеристики к факторам техногенной природы. Значительная уязвимость заселенности территории при воздействии техногенных факторов в конечном итоге приводит к существенному вкладу этой характеристики в снижение общего обилия вида в зонах промышленного загрязнения.

В отличие от показателей обилия и заселенности, агрегированность населения по мере удаления от источника воздействия постепенно снижается, достигая наименьших значений на фоновой территории (см. рисунок). Связь между логарифмированными значениями нормированного показателя агрегированности и расстоянием от источника воздействия (х) линейна и отрицательна $(r=-0.759, \alpha \leq 0.001$ при df=20) и выражается следующим уравнением: $1nAg = 0.093 \cdot (m-x)$, где $k = -0.093 \pm 0.011$. В данном случае показатель жесткости техногенных факторов (-0,093) равен разности соответственных значений коэффициентов воздействия техногенных факторов частного обилия (0,026) и заселенности (0,118), что вытекает из функциональной зависимости показателей агрегированности, частного обилия и заселенности. Это, в свою очередь, подчеркивает превалирующее значение последней характеристики в характере пространственного распределения населения рыжей полевки на обследуемых террито-

Таким образом, изучение изменения обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки в пространстве «техно-

генный источник—фон» показывает, что значение этих характеристик населения в зависимости от удаления от источника воздействия изменяется по экспоненциальному закону. При этом нормированные показатели общего и частного обилия, заселенности территории по мере удаления от источника техногенного влияния постепенно нарастают, достигая на фоновой территории значения единицы. Для показателя агрегированности населения наблюдается обратная зависимость, т. е. наибольшая скученность животных характерна для территорий, прилегающих к источнику промышленного воздействия, по мере удаления от него агрегированности снижается, достигая минимального значения на фоновой территории.

Наибольшее влияние факторы техногенной природы оказывают на общее обилие, заселенность территории животными и их агрегированность. Влияние же техногенных факторов на частное обилие менее значительно. Также отметим, что главная роль в градиентном изменении показателей общего обилия и агрегированности в зависимости от удаления от источника промышленного влияния принадлежит показателю заселенности, что подчеркивает ведущую роль этого параметра в формировании обилия и пространственной структуры населения вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В. С., Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Влияние техногенного загрязнения среды на динамику численности мелких млекопитающих в мозаичных местообитаниях // Техногенные элементы и животный организм. Свердловск, 1986. С. 37—42. Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Концепция и модель популя-

Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Концепция и модель популяционной динамики мелких млекопитающих в гетерогенной среде / /Журнал общественной биологии. 1989. Т. 50, № 2. С. 244—259.

Берзиня А. Я. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей / / Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига, 1980. С. 28—45.

Биология охраны природы / Под ред. М. Сулея, Б. Уилкокса. М.: Мир, 1983. Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М.: Наука, 1969. Гласс Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и пси-

Гласс Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и пси хологии. М.: Прогресс, 1976.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975.

Коли Г. Анализ популяций животных. М.: Мир, 1979.

Лукьянов О. А. Исследование относительного обилия и демографической структуры полевок рода *Clethrionomys* по результатам многодневного вылова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

Лукьянов О. А. Изменение основных размерных показателей полевок рода *Clethrionomys* в ходе многодневного вылова давилками / / Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск, 1988а. С.49—63.

Лукьянов О. А. Исследование репрезентативности оценок популяционных параметров мелких млекопитающих, получаемых методом ловушколиний / Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск, 19886. С. 64—79.

Лукьянов О. А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия / / Экология. 1988в. № 1.

C. 47—55.

Лукьянов О. А., Садыков О. Ф. Статистический анализ пространственной структуры // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 9—24.

Лукьянова Л. Е., Пястолова О. А., Лукьянов О. А., Микшевич Н. В. Изучение популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия / / Экология. 1990. № 2. С. 53—61.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965.

Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных / / Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1470—1486.

Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих / / Успехи современной териологии. М., 1977. С. 93—110.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.

Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Петросян Л. А., Захаров В. В. Введение в математическую экологию. Л.: Изд-во ЛГУ, 1986.

Садыков О. Ф. Значение исследований пространственной структуры популяций / / Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 3—8.

Садыков О. Ф., Баженов А. В., Жигальский О. А., Лукьянов О. А. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных, биотопов верхних поясов гор Южного Урала / / Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 84—86.

Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Сверд-

ловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1964.

Тимофеев В. И. Аэровизуальная оценка пространственного распределения обыкновенной полевки в агроценозах / / Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 39—72.

Ферстер Э., Ренц В. Методы корреляционного и регрессионного

анализа. М.: Финансы и статистика, 1983.

Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977.

Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Свердловск, УФАН СССР, 1960.

Ш в а р ц С. С. Популяционная структура вида / / Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1456—1469.

Ш в а р ц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии / / Экология. 1972. № 6. С. 13—19.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений уживотных. М.: Изд-во МГУ, 1977.

Элтон Ч. Экология животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1934.

Brown J. L. Territorial behavior and population regulation in birds // Wilson Bull. 1969. V. 81. P. 293—329.

Cannon H. L. Lead in vegetation / / Geol. Surv. Profess. Pap. 1976. N 957. P. 53—72.

Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds / / Acta Biotheor. 1969. V. 19. P. 16—36.

Okubo A. Diffusion and ecological problems: Mathematical models. Berlin; Heidelberg; N-Y: Springer-Verlag, 1980. V. 10.

Whitford P. B. Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth / / Ecology. 1949. N 30. P. 199—208.

Н. В. МИКШЕВИЧ, А. А. КОВАЛЬЧУК

РИНВИНДИ ОТОНТНЕЧУЛНОЯ ЭМЕИНАХАМ О В КИНВИЛОВИНЕ ОТОНЕНИЕ ОТОНЕНИЕ В ОТОНЕНИ

Целый ряд обстоятельств определяет интерес к изучению механизмов, управляющих поведением различных элементов, в том числе и тяжелых металлов, в организме животных. (В последнем случае актуальность проблемы обусловлена и чрезвычайно интенсивным загрязнением окружающей среды выбросами металлургических предприятий.) Знание этих механизмов позволяет, с одной стороны, подойти к построению моделей, адекватных реально протекающим процессам, а с другой — использовать вскрытые процессы для решения практических задач (например, детоксикации организма).

Один из таких процессов — конкуренция, проявляющаяся в ингибировании накопления одного элемента избытком другого, близкого к нему по химическим свойствам. Явление конкуренции отмечено для тяжелых металлов в токсикологических исследованиях (Bourcier et al., 1981; Левина, 1972). Помимо этого, оно чрезвычайно важно и в практическом отношении, поскольку сложность состава техногенных потоков загрязнений способствует созданию условий для его реализации. В частности, медеплавильные предприятия выбрасывают в природную среду сложные по составу потоки загрязнений, содержащие различные элементы, в том числе и такие, как медь, цинк, кадмий и др. (Большаков и др., 1986). В зоне действия медеплавильных предприятий некоторые исследователи также отмечают возможность проявления конкуренции, влияющей на депонирование токсичных тяжелых металлов в критических органах мелких млекопитающих (Wren, 1986; Микшевич, Ковальчук, 1990).

Это побудило нас дать качественную оценку влияния конкуренции на накопление в организме животных экзогенного тяжелого металла при следующих исходных посылках.

Высокий уровень гомостатической регуляции микроэлемента допускает поддержание относительно стабильного его содержания в различных органах и тканях в отличие от экзогенного металла, накапливающегося в организме пропорционально содер-

жанию его в окружающей среде (Wren, 1986; Smith, Rongstad, 1982).

Депонирование металлов осуществляется из крови, где они находятся в ионной форме и в виде комплексных соединений с белками (Рагозина, 1972). В критических органах и тканях металлы также фиксируются биолигандами (Bourcier et al., 1981), причем в случае хронического поступления можно считать, что в системе устанавливается динамическое равновесие.

Будем считать, что оба металла в силу близости химических свойств образуют комплексы с одним и тем же приоритетным биолигандом, присутствующим по отношению к комплексообразователям в многократном избытке. В таком случае процессами комплексообразования с другими лигандами можно пренебречь. Взаимодействие «моль на моль» приводит к образованию комплекса состава 1:1.

Кроме того, будем считать, что скорости образования комплексов «металл—приоритетный биолиганд» достаточно высоки и для рассматриваемой пары металлов различаются незначимо.

В случае выполнения этих условий количество депонируемого экзогенного металла будет определяться концентрацией его комплексной формы в критическом органе, которую можно рассчитать, рассматривая равновесие в системе «два металла—один биолиганд».

Обозначения: M_e — эндогенный металл (микроэлемент), $M_{\rm T}$ — экзогенный металл (токсикант), BL— биолиганд, фиксирующий металл в органе-депо в виде комплекса MBL. C_i^t — общее количество i-го компонента в системе, K_i — константа устойчивости i-го комплекса в концентрационном выражении, t— индекс, обозначающий общую (суммарную) концентрацию всех форм того или иного компонента в органе или ткани.

Будем считать, что общая концентрация эндогенного металла больше, чем общая концентрация токсиканта, т. е. $[M_{\rm e}]_t > [M_{\rm T}]_t$, а также существует значительный избыток лиганда по отношению к металлам:

$$[BL]_t \gg [M_e]_t$$
.

гле

Тогда в случае достижения равновесия можно записать в концентрационном выражении:

$$[M_{\tau}] + [BL] = [M_{\tau}BL];$$
 (1)

 $[M_e] + [BL] = [M_eBL],$ (2)

$$[M_{e}DL] = [M_{e}DL], \tag{2}$$

 $K_1 = [M_{\tau}BL] / [M_{\tau}] [BL] \text{ if } K_2 = [M_{e}BL] / [M_{e}] [BL].$

Уравнения материального баланса для металлов и лиганда:

$$C_{M_{\tau}}^{t} = [M_{\tau}] + [M_{\tau}BL].$$
 (3)

$$C_{M_e}^t = [M_e] + [M_eBL].$$
 (4)

$$C_{BL}^{t} = [BL] + [M_{\tau}BL] + [M_{\rho}BL]. \tag{5}$$

Выразим долю комплексной формы токсиканта $(M_{_{\rm T}}BL)$ как функцию отношения концентраций конкурирующих элементов. Поделим уравнение (4) на (3), выразив предварительно концентрации свободных (незакомплексованных) форм металлов из уравнений для K_1 и K_2 :

$$[M_e] = [M_e BL]/K_2 \cdot [BL], a [M_T] = [M_T BL]/K_1 \cdot [BL].$$
 (6)

Тогда

$$C'_{M_e} = [M_eBL]/K_2 \cdot [BL] + [M_eBL] = [M_eBL \cdot (1+1/K_2 \cdot [BL]),$$

$$C_{M_{\tau}} = [M_{\tau}BL] / K_{1} \cdot [BL] + [M_{\tau}BL] = [M_{\tau}BL] \cdot (1 + 1/K_{1}[BL]).$$

Выразив из отношения $C_{M_d}^t/C_{M_{\pi}}^t$ ко нцентрацию $[M_{\rm e}BL]$, получим

$$[M_{e}BL] = C_{M_{e}} \cdot [M_{\tau}BL] \cdot (1 + 1/K_{1} \cdot [BL]) / C_{M_{\tau}}^{\prime} \cdot (1 + 1/K_{2} \cdot [BL]).$$

$$(7)$$

Подставляя (7) в (5) и преобразуя к удобному виду, получаем выражение для концентрации комплексной (детонированной) формы экзогенного металла:

$$[M_{\tau}BL] = (C_{BL}^{t} - [BL])/\{1 + C_{M_{e}}^{t} \cdot (1 + 1/K_{1} \cdot [BL]/C_{M_{\tau}}^{t} \cdot (1 + 1/K_{2} \cdot [BL])\}.$$
(8)

Полученная зависимость (8) позволяет оценить влияние различных факторов конкуренции (отношение концентраций конкурирующих металлов, величины констант устойчивости образующихся комплексов и т. п.) на накопление токсиканта критическими органами и тканями.

Представляет интерес исследование полученной функции. Полагая в качестве аргумента отношение $C'_{M_e}/\ C'_{M_\tau}$, а остальным переменным задавая конкретные целочисленные значения, можно видеть, что зависимость $[M_{\tau}BL] = f\ (C'_{M_e}\ /\ C'_{M_{\tau}})$ имеет характер гиперболы.

Конкуренция предполагает избыток одного металла по отношению к другому, а именно, $C_{M_e}^t > C_{M_i}^t$ Это условие выполняется в случае загрязнения окружающей среды выбросами медеплавильных предприятий, где и в сырье и в выбросах в атмосферу концентрация эндогенных металлов (например, меди и цинка) превышает концентрацию токсиканта (например, кадмия) (Боль-

шаков и др., 1986; Ковальчук, Микшевич, 1988а). Это в свою очередь обусловливает в общем такое же соотношение и в почве, и в кормовом рационе мелких млекопитающих (Микшевич, Ковальчук, 1990; Ковальчук, Микшевич, 1988а, б), т. е. реально осуществляется условие

$$C_{M_e}^t \gg C_{M_{\tau}}^t$$

В силу того обстоятельства, что и экзогенный и эндогенный металлы находятся в организме на уровне микроконцентраций, по-видимому, справедливым будет предположение, что лишь малая доля приоритетного биолиганда участвует в образовании комплекса с металлами.

Иначе говоря, справедливо соотношение:

$$C_{BL}^t \geq (C_{M_e}^t + C_{M_{\tau}}^t)$$
, или $C_{BL}^t \approx [BL]$.

В таком случае, выражая концентрации биолиганда в долях единицы, исследуем влияние некоторых факторов на относительную концентрацию комплексной формы токсиканта, ответственной, по нашим предположениям, за его накопление в критических органах и тканях. В качестве аргумента взято отношение общей концентрации эндогенного металла к общей концентрации токсиканта.

Анализ зависимости показывает, что величины констант устойчивости образующихся комплексов не будут существенным образом влиять на накопление токсиканта. Действительно, полагая общую концентрацию биолиганда равной 1, а свободную равную 0,9, мы получили, что доля экзогенного металла, связанного в комплекс, изменялась в пределах от 0,032 до 0,067 при отношении $C_{M_e}^t/C_{M_{\overline{1}}}^t=1$ и в пределах от 0,002 до 0,0004 при стократном избытке микроэлемента. Значения констант устойчивости при этом задавали от 10^5 до 1. Естественно, что минимальные накопления соответствуют случаю минимальной константы для комплекса токсиканта и максимальной — для микроэлемента (см. таблицу).

Максимальное влияние на депонирование экзогенного элемента должна оказывать «степень использования биолиганда», соответствующая разности (C_{BL}^{\prime} —[BL]). Реально эта величина, по-видимому, связана с общей «нагрузкой» организма по металлам. Расчет показывает, что если обе константы устойчивости равны 10^5 , то доля токсиканта в комплексной форме равна 0.25 при [BL] = 0.5 и 0.45 — при [BL] = 0.1, для $C_{M_e}^{\prime}$ / $C_{M_{\mp}}^{\prime}$ =1. В случае стократного избытка микроэлемента для аналогичных условий доля токсиканта в комплексной с биолигандом форме равна соответственно 0.005 и 0.009.

Накопление токсиканта при различных значениях констант устойчивости образующих соединений $(C_{RI}^{\ell}=1,\ [BL]=0.9)$

Значение констант устойчивости	Концентрация микроэлемента	Доля	Значение констант устойчивости	Концентрация микроэлемента	Доля
$\begin{split} &K_2 \! = \! 10^5 \\ &K_1 \! = \! 10^5 \\ &K_2 \! = \! 10^5 \\ &K_1 \! = \! 10^4 \\ &K_2 \! = \! 10^5 \\ &K_1 \! = \! 10^3 \\ &K_1 \! = \! 10^3 \\ &K_2 \! = \! 10^5 \\ &K_1 \! = \! 10^2 \end{split}$	1 25 99 1 25 99 1 25 99 1 25	0,05 0,0038 0,001 0,0499 0,0038 0,001 0,0499 0,0038 0,00099 0,0497 0,0038 0,00098	$K_2 = 10^5$ $K_1 = 10$ $K_2 = 10^5$ $K_1 = 1$ $K_1 = 1$ $K_2 = 1$ $K_1 = 10^5$ $K_2 = 1$	1 25 99 1 25 99 1 25 99 1 25 99	0,0473 0,0034 0,0009 0,0321 0,0018 0,00047 0,05 0,0038 0,001 0,0678 0,0077 0,002

Накопление токсиканта при
$$C_{BL}^{\prime}=1$$
 и $[BL]=0.5,~K_1=10^5,~K_2=10^5$ $C_{M_e}^{\prime}/C_{M_T}^{\prime}$ 1 5 15 25 75 99 $[M_{\tau}BL]$ 0,25 0,0625 0,03125 0,01923 0,0065 0,005

Накопление токсиканта при
$$C_{BL}^{\prime}=1$$
 и $[BL]=0,1$ $K_2=10^5,$ $K_1=10^5$ $C_{M_e}^{\prime}$ / $C_{M_T}^{\prime}$ 1 5 15 25 75 99 $[M_{_TBL}]$ 0,45 0,15 0,056 0,0346 0,01184 0,009

Следует отметить интенсивное влияние избытка эндогенного металла на накопление токсиканта. Если при отношении $C'M_e/S'_{M_{\rm T}}=1$ доля комплексной формы последнего равна 0,45, то пятнадцатикратный избыток $M_{\rm e}$ снижает ее до 0,05, а двадцатипятикратный — до 0,03 (см. таблицу):

Исходя из предложенной модели, рассмотрим условия и степень проявления конкуренции в случае загрязнения природной среды выбросами медеплавильных предприятий. В качестве эндогенного металла в этом случае можно рассматривать медь или цинк, а в качестве токсиканта — кадмий. Поскольку и собственно в выбросах предприятия и в звеньях пищевой цепи «почва—растения—животные» медь и цинк присутствуют в значительном избытке по отношению к кадмию, можно считать, что конкуренция способствует многократному подавлению аккумуляции последнего. В то же время даже стократный и более избыток микроэле-

мента не приводит к стопроцентному подавлению депонирования токсиканта. Эти же условия выполняются и в случае естественных содержаний рассматриваемых металлов в окружающей среде.

Несмотря на то, что описанная модель основана лишь на рассмотрении химических равновесий и не учитывает специфики физиологических процессов, в значительной мере определяющих характер обменных процессов, она может служить обоснованием экспериментальных данных по конкурентному влиянию избытка микроэлемента на накопление сходного с ним в химическом отношении токсиканта. Кроме того, из изложенного следует, что избыток первого можно направленно использовать для подавления процесса депонирования второго.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левина Э. Н. Общая токсикология металлов. М.: Медицина, 1972. Большаков В. Н., Микшевич Н. В., Передерий О. Г. Экологическая оценка деятельности предприятий цветной металлургии. Свердловск, 1986.

Микшевич Н. В., Ковальчук Л. А. Влияние конкуренции на поведение тяжелых металлов в системе «почва—растения—животные» / / Животные в условиях антропогенного ландшафта. Свердловск, 1990. С. 114.

Рагозина Э. М. Комплексообразующая способность биолигандов / /

Медицинская радиология. 1972. Т. 17, № 11. С. 46.

Ковальчук Л. А., Микшевич Н. В. Энергетический обмен мелких млекопитающих в зоне действия выбросов медеплавильного предприятия / / Экология. 1988 а. № 4. С. 86.

Ковальчук Л. А., Микшевич Н. В. Особенности поведения техногенных потоков меди, цинка, кадмия и свинца на экосистемном уровне //Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988 б. С. 31.

Bourcier D. R., Sharma R. P., Brinkerhoff C. R. Cadmium-copper interaction: Tissue accumulation and subcelullar distribution of cadmium in mice after simultaneous administration of cadmium and copper // Trace Subst. Environ. Health. V. 15. Proc. Univ. Mo. 15 th Annu Conf. Columbia. Mo. Fina 1—4. 1981. Columbia, Mo. 1981. P. 190—197.

Wren C. D. Mammals as biological monitors of environmental metal levels // Environ. Monit. and Assement. 1986. V. 6, N 2. P. 127—144.

Smith G. J., Rongstad O. J. Small mammals heavy metals concentrations from mined and Control Sites // Environ. Pollut. 1982. V. 28. P. 121—134.

3. Л. СТЕПАНОВА, Н. Ф. БАБУШКИНА, Г. С. КУЛИКОВА

ВЛИЯНИЕ ПЕСТИЦИДОВ НА МИКРОСОМАЛЬНОЕ ОКИСЛЕНИЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ В ПЕЧЕНИ МЫՍЈЕЙ

Химизация сельского хозяйства способствует контакту все возрастающего числа людей и животных со средствами защиты растений, большинство из которых липидорастворимы, т. е. объектом их интенсивного воздействия становятся биомембраны, являющиеся средоточием всех важнейших жизненных процессов в клетке. Существующие методы контроля, основанные на количественном определении пестицидов в почве и продукции, явно не достаточны для оценки степени загрязненности, особенно при комбинированном, а также последовательном применении различных пестицидов. Эффективность оценки степени загрязненности может быть существенно увеличена путем использования методов биоиндикации основных жизненных процессов: системы микросомального окисления, ответственной за обезвреживание чужеродных соединений, и энергетического обмена в митохондриях печени как показателя общей резистентности организма.

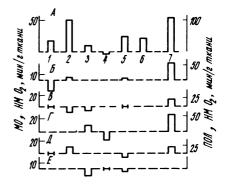
Материал и методика исследований

Работа проводилась на половозрелых самцах лабораторных мышей. Животных декапитировали. Извлеченную печень помещали в охлажденную до 0°С сахарозную среду выделения, взвешивали, гомогенизировали. Митохондрии выделяли методом дифференциального центрифугирования. Скорость дыхания митохондрий определяли полярографически, с помощью закрытого электрода Кларка в среде, содержащей 250 мМ сахарозы, 10 мМ КСІ, 3 мМ КН₂РО₄, 5 мМ MgSO₄, рН 7,4 при температуре 22°С. Митохондриальный белок определяли по Лоури.

Постмитохондриальную жидкость (фракция S=10), содержащую фрагменты эндоплазматического ретикулума, использовали для определения скорости микросомального окисления и ферментативного перекисного окисления липидов (ПОЛ) по скорости потребления кислорода при окислении стандартных субстратов аминопирина и анилина и пестицидов. Инкубационная смесь содержала 100 мМ трио-HCl, 0,5 мМ DTA, 16 мМ Mg²⁺ и 3 мМ НАДФ · Н₂, рН 7,5. Реакцию начинали добавлением 0,1 мл фракции S-10. Аминопиринактивируемое поглощение кислорода измеряли в присутствии 8 мМ аминопирина, анилинактиви-

Микросомальное окисление и ферментативное перекисное окисление липидов (HM O_2 , мин/г ткани) в печени лабораторных мышей после введения пестицидов

А— контроль, микросомальное окисление при гидроксилировании субстратов: I— анилин, 2— аминопирин, 3— цимбуш, 4— хомецин, 5— рамрод, 6— цимбуш+сумицидин, 7— ферментативное перекисное окисление липидов; B— то же, после введения цимбуша; B— после хомецина; Γ — после рамрода; D— после смеси цимбуша и сумицидина; E— после аминопирина. E— после диминия соответствует исходному уровню эндогенного дыхания, E— с свободного окисления НАДФ · E



руемое — в присутствии 3 мМ анилина, пестициды вносили в количестве $\Pi \Pi_{50}$. При измерении поглощения кислорода, стимулируемого пирофосфатом железа (перекисное окисление липидов), в ячейку полярографа вносили 0.012 мМ FeSO₄ (NH₄)₂SO₄ и 0.000 мМ NaPP (Арчаков и др., 1968).

Пестициды определяли на хроматографе «Цвет-164» с электронозахватным и термоионным детекторами на стеклянной колонке, $1 \text{ м} \times 3 \text{ мм}$ заполненной хроматомом N-AW -ДМСS 0,16-0,2 мм с 5% неподвижной фазы SE-30.

Результаты и их обсуждение

Стандартные субстраты микросомального окисления анилин и аминопирин увеличивали активность монооксигеназной системы на 14 и 37% соответственно (см. рисунок). Это обычная величина для неиндуцированной системы микросомального окисления (Арчаков, 1975). Введение в ячейку полярографа пестицидов также вызывало некоторое увеличение активности монооксигеназной системы: на 7% при введении цимбуша, на 16 при введении смеси цимбуша с сумицидином и на 18% — рамрода. Хомецин ингибировал активность монооксигеназной системы на 2%. Таким образом, введение некоторых пестицидов по отдельности вызывало увеличение уровня гидроксилазной активности печени мышей. В то же время все названные пестициды, внесенные после других пестицидов или после стандартных субстратов, снижали гидроксилазную активность печени до нуля или ингибировали ее (см. рисунок, \mathcal{B} — \mathcal{E}). При этом необходимо отметить существенное ингибирование НАДФ • Н2 — зависимого перекисного окисления липидов на фоне внесенных пестицидов. Известно, что в процессе метаболизма ксенобиотиков монооксигеназной системой продуцируются активные радикалы, инициирующие процессы ПОЛ (Владимиров, Арчаков, 1972). Низкая скорость ПОЛ при ингибировании метаболизма введенных пестицидов указывает, вероятно, на блокирование пестицидами какого-то общего звена в электронно-транспортной цепи окисления НАДФ • Н2.

Вариант	Добавки в среду инкубаций	n	V.	V_3
Контроль	5 мМ янтарной кислоты	9	23,0±1,36	72.3 ± 4.06
	5 мМ янтарной кислоты + 1 мМ ЭДТА	9	$27,1 \pm 1,55$	$95,6 \pm 5,27$
Опыт	5 мМ янтарной кислоты 5 мМ янтарной	13	19,7±1,8	64.7 ± 5.22
	ям янтарной кислоты+ 1 мМ ЭДТА	13	$20,6\pm1,04$	74.4 ± 2.97

 Π р и м е ч а н и е. V_4 — скорость дыхания в состоянии покоя; V_3 — скорость дыхания в активном дыхательный контроль; n — число опытов; скорость дыхания; NMO_2 , мин/мг белка

Наблюдаемое ингибирование гидроксилазной активности печени при последовательном введении двух пестицидов или пестицидов на фоне анилина и аминопирина позволяет предполагать, что в реальных условиях, когда почва насыщена различными удобрениями, пестицидами и веществами, поступающими из атмосферы, угнетение функции монооксигеназной системы должно наблюдаться значительно чаще, чем активация. Для проверки этого предположения провели изучение влияния почвенной вытяжки одного из полей Свердловской области на микросомальное окисление и энергетический метаболизм в печени мышей in vivo. На этом поле (луковом) провели довсходовую обработку гербицидом рамрод. Смежное с ним картофельное поле обработали цимбушем против колорадского жука. В пробах почв лукового поля, взятых в сентябре, найдены следовые количества рамрода. В отдельных пробах содержание рамрода в почве доходило до 4,2 мг/кг. Остаточных количеств других пестицидов в почве не обнаружено.

Через сутки после однократного внутрибрюшинного введения почвенной вытяжки с лукового поля активность монооксигеназной системы снизилась на 45% по сравнению с контролем (почвенная вытяжка Ботсада, где не применялись гербициды и удобрения) (см. таблицу). Столь выраженное ингибирование привело к тому, что система детоксикации не смогла обеспечить обезвреживание поступающих токсических веществ, вызвавших существенные сдвиги в энергетическом обмене печени. Большинство показателей оказались сниженными: уровень окислительных процессов на янтарной кислоте как в состоянии покоя, так и в активном состоянии, а также скорость фосфорилирования и свободное окис-

с фосфорилированием и разобщенного дыхания митохондрий печени мышей

дк	АДФ/О	$v_{_{f \Phi}}$	<i>V</i> _{ДНФ}
3,2±0,24	1,4±0,08	103,6±8,01	72,4±2,29
3,6±0,17	1,4±0,06	137,3±6,88	87,7±4,96
3,3±0,12	1,4±0,09	88,9±5,81	$60,7\pm3,26$
3,6±0,13	1,4±0,09	108,9±6,52	66,7±2,52

состоянин; $V_{\mbox{Д}\mbox{H}\mbox{\Phi}}$ — скорость разобщенного дыхания; $V_{\mbox{\Phi}}$ — скорость фосфорилирования; ДК —

ление на янтарной кислоте (после разобщения динитрофенолом). Дыхательный контроль и степень сопряженности дыхания с фосфорилированием (отношение АДФ/О) при этом не изменялись. Снижение скорости окисления янтарной кислоты в дыхательной цепи митохондрий у опытных животных не было связано со щавелево-уксусным ингибированием сукцинатдегидрогеназы, так как не снималось добавлением к янтарной кислоте 2 мМ глутамата (различия не достоверны). Введение ЭДТА в среду инкубации активировало энергетический обмен как у опытных, так и у контрольных животных, но в контроле активирующий эффект был достоверно выше. По-видимому, добавление ЭДТА стабилизирует работу дыхательной цепи, повышая энергизацию митохондрий путем изменения работы Са-транспортирующих систем. В этом случае более низкий активирующий эффект ЭДТА в группе опытных животных может быть обусловлен тем, что в условиях угнетения митохондриального дыхания происходит пропорциональное снижение скорости поглощения кальция митохондриями. Проведенные исследования показали, что отдельные пестициды могут изменять активность монооксигеназной системы в пиноком диапазоне от более-менее выпаженной активации до

Проведенные исследования показали, что отдельные пестициды могут изменять активность монооксигеназной системы в широком диапазоне от более-менее выраженной активации до ингибирования. Аналогичные данные получены многими авторами, изучавшими влияние пестицидов на оксидазы смешанной функции (Кузьминская и др., 1976, 1977; Фудель-Осипова и др., 1981). Последовательное или одновременное внесение пестицидов или пестицида на фоне других субстратов микросомального окисления угнетает активность монооксигеназной системы in vitro и in vivo. Угнетение деятельности системы, призванной охранять внутреннюю среду организма от чужеродных соединений, приводит к непосред-

ственному влиянию этих веществ на биомембраны и локализованные в них ферментные системы, вызывая повреждение клеток, снижение общей резистентности и появление той или иной патологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арчаков А. И., Девиченский В. М., Карузина И. И. и др. Влияние концентрации буфера на скорость реакций транспорта электронов в микросомах печени / / Биохимия. 1968. Т. 33, № 3. С. 479—487.

Арчаков А. И. Микросомальное окисление. М.: Наука, 1975.

Владимиров Ю. А., Арчаков А. И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972.

Кузьминская У. А., Якушко В. Е., Берсан Л. В. Влияние некоторых пестицидов на активность микросомальных оксидаз смешанной функции / / Гигиена применения, токсикология пестицидов и клиника отравлений. М., 1976. Вып. 11, т. 1. С. 69—73.

Кузьминская У. А., Якушко В. Е., Светлый С. С. Активность детоксицирующей микросомальной системы печени при воздействии некоторых комбинаций хлор-, фосфорорганических и дитиокарбаматных пестицидов / / Гигиена применения, токсикология пестицидов и клиника отравлений. М., 1977. Вып. 11, т. 2. С. 76—81.

Фудель-Осипова С. И., Каган Ю. С., Ковтун С. Д. и Физиолого-биохимический механизм действия пестицидов. Киев: Наук думка, 1981.

1992

О. А. ПЯСТОЛОВА, Д. Н. ТАРХНИШВИЛИ

ВЗАИМОСВЯЗЬ УСЛОВИЙ СРЕДЫ И ТЕМПОВ МЕТАМОРФОЗА ЛИЧИНОК ТРИТОНОВ

Многочисленными исследованиями, проведенными на различных группах животных, в том числе и на личинках амфибий, установлено влияние их плотности на скорость прохождения онтогенеза отдельными особями. Некоторые авторы (Роус С. и Роус Ф., 1964; Шварц, Пястолова, 1970 а, б; Пястолова, Иванова, 1974; Semeitch, Caldwell, 1982; Smith-Gill, Gill, 1978; и др.) показали неоднозначность действия эффекта группы на скорость прохождения отдельных этапов развития у различных видов амфибий в условиях лабораторного эксперимента.

В настоящей работе анализируется влияние изменения плотности в результате снижения уровня воды на скорость прохождения предметаморфозных стадий развития двух видов тритонов в природных условиях. Исследования проведены в небольших замкнутых водоемах Восточной Грузии, где происходит совместное развитие личинок малоазиатского (*Triturus vittatus*) и обыкновенного (*T. vulgaris*) тритонов. Объект и методы исследования описаны ранее (Пястолова, Тархнишвили, 1985, 1986, 1989).

При проведении исследований в естественных условиях учитывали ряд факторов. Прежде всего нельзя считать постоянной плотность личиночных группировок. Она может снижаться в результате естественной элиминации. Реальная плотность в скоплениях также постоянно меняется в результате перемещения животных в пределах водоема. Наконец, мелкие водоемы, в которых развиваются личинки амфибий, довольно часто мелеют и пересыхают, вследствие чего плотность может существенно увеличиваться.

Показано влияние плотности на выживаемость ранних стадий личинок тритонов. В частности, установлено, что в начале периода развития плотность не зависит от общих размеров водоема. Наиболее высокая плотность, наблюдаемая нами (более 5 личинок на 1 л воды), — в относительно крупном водоеме. Напротив, плотность личинок в небольшом водоеме (5×3 м) не превышала 1 особи на 1 л.

В начале развития отмечена существенная плотностнозависимая смертность, в результате которой к концу июня, а часто и раньше, концентрация личинок сильно снижается. Таким образом, в

n	Вид	ı,
Водоем	T.vittatus	T.vulgaris
Цодоретское озеро	31,6+1,2	
1	23.9 ± 1.2	$19,4\pm0,8$
2	$28,3\pm1,1$	22.7 ± 1.1
3	$24,0\pm1,0$	$20,3\pm1,0$
4	$13,5\pm0,8$	$9,1 \pm 0,8$

Примечание. 1—4 — водоемы (перечислены в порядке убывания их величины).

ходе дальнейшего развития личинок в непересыхающих водоемах их плотность ниже значения, которое могло бы вызвать плотностнозависимую смертность или заметно повлиять на скорость роста и развития особей. Однако в мелких пересыхающих водоемах она может значительно повышаться и, согласно данным В. Г. Ищенко (1984), метаморфоз личинок хвостатых амфибий наступает раньше обычного.

Скорость роста и развития личинок тритонов определяется динамикой сложного комплекса условий, характерной для каждого отдельного водоема. В наиболее крупных водоемах рост личинок особенно интенсивен. Здесь более высокие значения отношения массы особей к их линейным размерам. В табл. 1 приведены средние размеры личинок из разных водоемов (данные от 18 июля 1985 г.). Из табл. 1 видно, что тенденция к снижению скорости роста в зависимости от размеров водоема может нарушаться. Так, размеры личинок в относительно крупном водоеме 1 меньше, чем в водоеме 2. Наиболее мелкие размеры личинок из водоема 4 определяются не столько условиями их развития, сколько поздним выклевом. Если в остальных местообитаниях пик выклева приходится на начало июня, то в водоеме 4 только на конец месяца.

Условия водоема (кормность, наличие пространства для передвижения, температура воды) также существенно влияют на интенсивность прохождения очередных стадий личиночного развития до начала метаморфоза. Так, в наиболее крупном Цодоретском озере с благоприятными условиями развития наблюдается ускоренное прохождение ранних стадий (37—51) личинок малоазиатского тритона; 18 июля 1985 г. 96% личинок из этого водоема достигли стадий 52—53, т. е. интенсивность прохождения очередных стадий развития до начала метаморфоза существенно зависит от конкретных условий развития.

Отдельные метаморфизирующие личинки (стадии 54) в водоемах 1, 2 и 4 появляются в первой половине августа. Количество находящихся на этой стадии особей, однако, не превышает 20%

от их общей численности. По данным Д. Н. Тархнишвили, О. А. Пястоловой (1989), массовый метаморфоз начинается только во второй половине августа (особенно синхронно у обыкновенного тритона) и в основном завершается к началу сентября. При этом сроки метаморфоза в различных непересыхающих водоемах практически не различаются и не зависят от конкретных условий в каждом из них. Надо отметить, что ни в одном непересыхающем водоеме плотность в августе не превышает 1 личинки на 2 л воды. Таким образом, сроки метаморфоза исследованных популяций в условиях невысокой плотности стабильны для личинок малоазиатского и обыкновенного тритонов. Они практически не зависят от конкретных условий развития, хотя последние оказывают заметное влияние на скорость линейного роста особи и темпы прохождения очередных личиночных стадий.

Водоем 3 регулярно пересыхает в течение лета. При этом в 1983 и 1985 гг. пересыхание, начинавшееся уже в первой половине июля, завершалось к середине августа. Особенно интенсивное повышение плотности наблюдалось в 1984 г. Снижение уровня воды, начавшееся в первых числах июля, завершилось уже к середине месяца. В начале пересыхания плотность составляет 1-2 личинки на 1 л, т. е. весьма незначительна. Однако в дальнейшем она резко увеличивается.

Пересыхание водоема 3 во все годы наблюдений проявлялось после перехода большей части личинок на предметаморфозные стадии (52-53). В 1983 и 1985 гг. оно стало весьма заметным во второй половине июля. Например, в 1983 г. плотность личинок превысила 1 особь на 1 л уже 20 июля, т. е. была выше, чем во всех остальных водоемах (Тархнишвили, Пястолова, 1986). Однако интенсивность перехода личинок на стадии 52-53 была несколько выше по сравнению со скоростью перехода животных на эти же стадии в Цодоретском озере, где население личинок наиболее разрежено, или в водоеме 2 в 1985 г., в котором, несмотря на интенсивную эвтрофикацию, плотность оставалась низкой. Следует отметить, что 8 августа 1983 г., в канун полного пересыхания водоема 3, доля личинок, перешедших на стадии 52-53, была заметно выше, чем в других водоемах.

Размеры личинок 52-53 стадий из водоема 3 несколько меньше размеров особей тех же стадий, взятых одновременно с ними из водоемов 1 и 2, особенно у обыкновенного тритона (табл. 2). Распределение размеров личинок в июле неоднозначно, 15—20 июля наиболее мелкие личинки встречались в непересыхающем водоеме 2 в 1983 г.

Однако начало пересыхания и связанное с ним постепенное повышение плотности личинок оказывают решающее влияние на скорость прохождения последней предметаморфозной стадии 53 и начало метаморфоза. В водоеме 3 в 1983 и 1985 гг. первые метаморфизирующие личинки появились уже в середине июля, причем у малоазиатского тритона их доля 15—20 июля составляла

i			Стади	
Водоем	Год	52		
		15—20 июля	8 августа	
Цодоретское озеро	1985	29,4/—	—/—	
i	1983	<u> </u>	/_ 24,0/	
	1984	24,2/20,9	-/-	
	1985	26,8/21,1	-/-	
2	1983	21,9/16,5	22,4/20,3	
	1984	26,3/20,1	-/-	
	1985	26,4/21,9	-/-	
3	1983	18,1/17,5	18,9/—	
i i	1985	23,5/—	-/-	
4	1984	31,8/—	-/-	

Примечание. В числителе — T. vittatus, в знаменателе — T. vulgaris.

33—40%. Особенно интенсифицируется метаморфоз личинок в канун полного пересыхания. 8 августа 1983 г. доля личинок T. vittatus на стадии 54 из водоема 3 составила 41%, T. vulgaris на этой же стадии — 91, в водоемах 1 и 2 в это же время проходят метаморфоз менее 20% личинок. Таким образом, при постепенном пересыхании водоема 3 в 1983 и 1985 гг. наступление метаморфоза сильно растянуто по сравнению с другими водоемами. По мере снижения уровня воды и повышения плотности наиболее продвинутые в развитии личинки в укороченные сроки проходят метаморфоз и выходят на сушу, метаморфоз в среднем наступает примерно в 1,5 раза раньше обычного. Постепенное повышение плотности проявляется как в ускорении прохождения личинками последней стадии развития, так и в нарушении синхронности метаморфоза. Сходный эффект (без ускорения метаморфоза) отмечен в опытах с личинками обыкновенной саламандры (Пястолова, Иванова, 1974).

Иная картина наблюдалась при очень резком пересыхании водоема 3 в 1984 г. Стадийный состав личинок 3 июля в этом водоеме практически не отличался от стадийного состава личинок из других водоемов. Приведем данные, характеризующие стадийный состав личинок в разных водоемах (в скобках номер водоема), %:

Вид	Стадия 52—53		Стадия 54			
T. vittatus	39(1)	0(2)	14(3)	11(1)	0(2)	14(3)
T. vulgaris	40(1)	19(2)	36(3)	20(1)	0(2)	18(3)

53		54		
15—20 июля	8 августа	15—20 июля	8 августа	
34,0/— —/— 30,4/— 31,7/26,7 27,9/20,8 31,5/26,7 32,3/30,0 25,7/19,9 23,5/22,5 —/—	-/- 30,7/24,7 -/- 26,5/26,2 -/- 22,1/14,5 -/-	-/- -/- -/- 29/29,8 -/- -/- -/- 28,3/- 26,9/23,8 -/-	-/- 35,1/28,5 -/- -/- -/28,7 -/- 23,8/18,4 -/-	

Однако к 15 июля водоем полностью высох. При этом почти все личинки малоазиатского и обыкновенного тритонов в рекордно короткие сроки прошли стадии 52—53 и 54 и вышли на сушу. Отдельные погибшие личинки, найденные на дне водоема, находились на стадиях 51—52. Таким образом, резкое повышение плотности в результате пересыхания определяет синхронный метаморфоз личинок в рекордно короткие сроки (в 2 раза быстрее обычного). Следует отметить, что интенсифицируется развитие личинок, находящихся на относительно поздних стадиях. Личинки, не достигшие последней предметаморфозной стадии, задерживаются в развитии и погибают. Если учитывать не весь период личиночного развития, а скорость прохождения последних предметаморфозных стадий, то при резком пересыхании водоемов и повышении плотности она увеличивается примерно в 10 раз по сравнению с обычной.

Проведенный анализ позволяет сформулировать следующие выволы:

- 1. Скорость линейного роста личинок тритонов, а также интенсивность прохождения ими очередных стадий развития до предметаморфозного этапа определяются взаимодействием комплекса факторов среды, характерного для водоема, в котором происходит их развитие. Поэтому в естественных условиях выделить влияние плотности на эти характеристики сложно.
- 2. В непересыхающих водоемах, где плотность личинок низкая, вне зависимости от конкретных условий обитания и сроков прохождения очередных личиночных стадий метаморфоз большей части личинок тритонов происходит в конце августа.
 - 3. При постепенном повышении плотности населения личинок

в результате медленного пересыхания водоема синхронность начала метаморфоза нарушается. Метаморфоз растянут при общем ускорении сроков прохождения последней предметаморфозной стадии.

- 4. При резком снижении уровня воды и пересыхании водоема (в течение 10 дней) очень резко сокращается период прохождения. личинками последних предметаморфозных стадий; метаморфоз животные проходят в рекордно короткие сроки.
- 5. Десинхронизация метаморфоза при повышении плотности видоспецифична, в наибольшей мере она проявляется у малоазиатского тритона.

Таким образом, проявление эффекта группы у личинок тритонов определяется не только абсолютной величиной плотности особей, но также временем ее повышения и интенсивностью последнего, величиной снижения численности в результате элиминации особей и другими динамическими эффектами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

И щенко В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях / / Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984. С. 26—36.

Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры / Экология. 1974.

№ 2. C. 50—55.

Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях / / Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 48-55.

Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. Особенности личинок симпатрических видов тритонов Кавказа / / Тр. Ин-та зоологии АН СССР. М., 1986. № 158. С. 150—154.

Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск: УрО АН СССР, 1989.

Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих

рост / / Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 263—276.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия / / Экология. 1970 а. № 1. C. 77—82.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия / / Экология. 1970. № 2. С. 38—54.

Semlitch R. D., Caldwell J. P. Effect of density on growth metamorphosis and survivorship in tadpoles of Scaphiopus holbrooki / / Ecology. 1982. V. 63, N 4. P. 905-911.

Smith-Gill S. J., Gill D. E. Curvilinearities in the competition equations: an experiment with Ranid tadpoles / / Amer. Natur. 1978. V. 112, N 985. P. 557—569.

1992

Л. С. НЕКРАСОВА

ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЛИОФИЛИЗАТА КУЛЬТУРАЛЬНЫХ СРЕД ЛИЧИНОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Известно, что водные животные в процессе своей жизнедеятельности выделяют в окружающую среду биологически активные вещества. Одни из них обладают ингибирующим, другие — стимулирующим действием. Культуральные среды, в которых развивались личинки кровососущих комаров, влияют на конспецифичных особей и на особей других видов. Среды, полученные от перенаселенных личиночных популяций, обладают иным действием, чем среды от поселений малой плотности и чистой воды (Moore, Whitacre, 1972; Dadd, Kleinjan, 1974; Некрасова, 1977). Так, окукливание 50% личинок Anopheles stephensi в воде из-под перенаселенных культур наступало на 44 ч позже, чем в воде изпод культур малой плотности и дистиллированной воде (Reisen, 1975). В ряде случаев, например, в опытах на Culex pipiens и Aedes flavescens, разбавленные культуральные среды не влияли на сроки развития личинок, увеличивая при этом их смертность (Некрасова, 1977; Дубицкий, 1978). Задерживающие рост и развитие личинок вещества выделяются при некоторой пороговой плотности (Ikeshoji, Mulla, 1970 a; Dadd, Kleinjan, 1974; Reisen, 1975; Некрасова, 1977). В опытах на Aedes caspius dorsalis и Culex pipiens установлено, что такая задержка роста и развития, а также увеличение смертности комаров наблюдается при использовании культуральных сред («воды скоплений» из поселений большой плотности) от личинок того же вида (Некрасова, 1977). Однако разведенная и цельная «вода скоплений» от личинок A. c. dorsalis и A. vexans ускоряли развитие комаров C. pipiens.

Влияние таких сред со временем может ослабевать (Jkeshoji, Mulla, 1970 a, б). Хорошим способом сохранения растворенных в этих средах веществ для дальнейших экспериментов является их лиофилизация. В опытах на головастиках остромордой лягушки был активен лиофилизат, хранившийся при комнатной температуре шесть лет (Рункова и др., 1985). Нам необходимо было определить, насколько сохраняют свою активность вещества из культуральных сред личинок разных видов комаров. Для этого мы использовали лиофильную сушку культуральных сред, полу-

ченных при разной плотности содержания личинок.

Материал и методика

Культуральные среды получили при выращивании личинок комаров рода Aedes. В поллитровые сосуды с объемом воды 200 мл рассадили по 10 (0,05 экз/мл, малая плотность) и 200 (1экз/мл, большая плотность) личинок комаров II возраста. Во всех лабораторных культурах доминировал Aedes leucomelas (84,3%). Кроме него были особи A. cataphylla (14,1%), A. flavescens (0,64%), A. punctor (0,64%), A. c. dorsalis (0,32%). По окончании развития личинок комаров эти среды (а именно: среду из-под поселений малой плотности и среду из-под личиночных поселений большой плотности — «воду скоплений») отфильтровали через бумажный фильтр и поставили в холодильник, где они находились в течение 1,5 мес при температуре +4°C.

Сухой остаток (лиофилизат) культуральных сред получен З. П. Силиной 29—30 июня 1989 г. на лабораторном лиофилизаторе Е-960. Для этого по 2 л каждой из сред (по 0,5 л в сосуд прибора) помещали в лиофилизатор, где в течение 36 ч проходил процесс сушки в режиме, принятом для лиофилизации сывороточных белков. Порошкообразный сухой остаток ссыпали в конические колбочки с притертыми пробками (объемом 100 мл), оклеивали пластырем и помещали в холодильник. Масса сухого остатка от двух видов культуральных сред приведена в табл. 1.

В августе-сентябре 1989 г. провели опыт, в котором изучали биологическую активность сухого остатка. Лиофилизат каждой из сред из четырех колбочек объединили и растворили в таком же объеме воды, из какого он был получен, т. е. в 2 л отстойной водопроводной воды. Полученные растворы разлили по 200 мл в поллитровые сосуды. Эксперимент включал четыре варианта: 1 — чистая отстойная водопроводная вода (контроль, 10 повторностей), 2 — раствор лиофилизата из культуральных сред от поселений малой плотности (10 повторностей), 3 — разведенный в 20 раз раствор лиофилизата «воды скоплений» (10 повторностей), 4 — раствор лиофилизата «воды скоплений» (9 повторностей). Реципиентами были личинки комаров Culex pipiens pipiens L., отловленные в природе. В каждый сосуд с перечисленными выше средами посадили по 20 личинок II стадии развития. Средний вес личинок этого возраста составлял 0,22 мг. Личинок комаров кормили растертыми сухими бокоплавами и вареными листьями одуванчика. Изучали рост и развитие, выживаемость комаров, а также изменчивость этих параметров.

Результаты и их обсуждение

О выживаемости комаров *C. р. pipiens* в разных средах можно судить по рис. 1. Наиболее сходной оказалась гибель насекомых в вариантах 2 и 3 опыта. От исходного числа личинок их выжило 62 и 65% соответственно. Наименьшая выживаемость комаров (18%) была в растворе лиофилизата «воды скоплений».

Масса сухого остатка (лиофилизата) из двух видов культуральных сред, мг

№ сосуда	Культуральная среда из-под поселений малой плотности	«Вода скоплений»
1	88,35	253
2	115,15	266,7
3	122,3	298,7
4	137,2	404,9

Таблица 2

Macca комаров C.p.pipiens, развивавшихся в растворах лиофилизата культуральных сред личинок Aedes, мг

Пока- за- тель	Чистая вода (1)	Раствор лиофили- зата поселений малой плот- ности (2)	Разбав- ленный раствор лиофи- лизата «воды скоплений» (3)	Раствор лиофили- зата «во- ды скопле- ний» (4)	t-критерий Стьюдента			
			Куко.	лки				
n M ±m σ Cυ,%	83 3,07 0,094 0,862 28,07	128 3,3 0,178 0,807 26,36	136 2,93 0,069 0,801 27,35	33 3,74 0,139 0,8 21,41	$ \begin{array}{c cccc} 1 - 2 = 1,61 \\ 1 - 3 = 1,28 \\ 1 - 4 = 3,99 \\ 2 - 3 = 3,43 \\ 2 - 4 = 3,07 \\ 3 - 4 = 5,28 \end{array} $	$ \rho < 0.001 $ $ \rho < 0.011 $ $ \rho < 0.001 $ $ \rho < 0.001 $		
	Самцы имаго							
n M $\pm m$ σ C_v ,%	36 1,56 0,072 0,43 27,51	53 1,6 0,047 0,342 21,42	63 1,44 0,03 0,236 16,4	16 1,87 0,108 0,434 23,23	1-2=0,46 1-3=1,53 1-4=2,38 2-3=2,86 2-4=2,29 3-4=3,84	p < 0.05 p < 0.01 p < 0.05 p < 0.01		
Самки имаго								
n M $\pm m$ G C_v ,%	42 2,07 0,082 0,534 25,81	71 2,21 0,058 0,487 22,02	66 2,06 0,047 0,381 18,53	17 2,58 0,13 0,538 20,86	$ \begin{vmatrix} 1-2=1,39 \\ 1-3=0,10 \\ 1-4=3,32 \\ 2-3=2,01 \\ 2-4=2,60 \\ 3-4=3,76 \end{vmatrix} $	p<0,1 p<0,05 p<0,05 p<0,01		

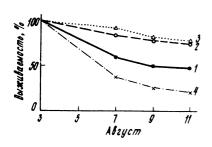




Рис. 1. Выживаемость комаров С. р. pipiens в разных средах

Здесь и на рис. 2—4: I — чистая вода (контроль), 2 — раствор лиофилизата культуральных сред от поселений малой плотности личинок комаров Aedes, 3 — разбавленный раствор лиофилизата «воды скоплений» личинок Aedes, 4 — раствор лиофилизата «воды скоплений» личинок Aedes, 4 — раствор лиофилизата «воды скоплений» личинок Aedes

Рис. 2. Кислотность разных сред и выживаемость комаров *С. р. pipiens* 1—выживаемость комаров *С. р. pipiens*, 1i—pH среды в начале опыта, 1/1—pH среды в конце опыта

Чтобы решить, является ли этот раствор токсичным из-за веществ лиофилизата или здесь влияла кислотность среды, мы провели следующие сравнения. На рис. 2 видно, что в начале опыта как «вода скоплений», так и среда с лиофилизатом сред от поселений малой плотности были щелочными (рН=8 и 7,9). Затем в процессе содержания в них личинок С. р. pipiens произошло их подкисление до рН=6,9 и 6,7 соответственно. Однако в первом случае (вариант 4) выживаемость комаров была в 3,4 раза меньше, чем во втором (в варианте 2). Следовательно, раствор лиофилизата, полученный из «воды скоплений», как и непосредственно нативная «вода скоплений» (Некрасова, 1977), обладал токсическим действием.

В чистой воде, в отличие от растворов лиофилизатов в вариантах 2 и 3, выживаемость комаров C. p. pipiens оказалась ниже на 22 и 25%. По-видимому, в этом случае большая смертность насекомых связана с исходно пониженной кислотностью отстойной водопроводной воды (pH=6). Известно, что кислая среда хуже переносится личинками кровососущих комаров, чем щелочная (Беклемишев, 1944).

Анализ полученных данных позволяет считать, что малая выживаемость комаров в растворе лиофилизата «воды скоплений» связана с токсическим эффектом этой среды, а относительно низкая выживаемость в чистой отстойной воде (контроле) по сравнению с вариантами 2 и 3 — с ее пониженной кислотностью.

Средний вес личинок *С. р. pipiens* в начале опыта составлял 0,22 мг. Масса куколок оказалась большей в варианте 4, где личинки развивались в растворе лиофилизата «воды скоплений» (табл. 2). Она была в 1,15 и 1,28 раза выше, чем в других вариантах. Соответственно и взрослые насекомые — самцы и самки —

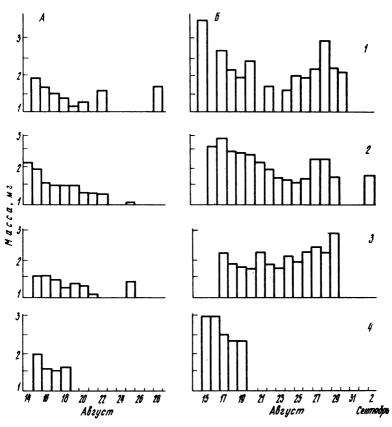


Рис. 3. Средний вес комаров C. p. pipiens в разные дни их выплода. A- самцы, B- самки

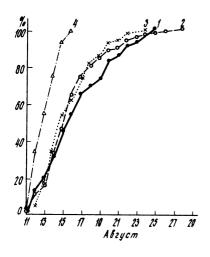


Рис. 4. Ход окукливания комаров C. p. pipiens в разных средах комаров Aedes (кумулятивные кривые)

в этом варианте были крупнее (p<0,05; p<0,001). В среде лиофилизата от поселений малой плотности масса комаров оказалась больше, чем в разведенной «воде скоплений». Обычно в среднем самки крупнее самцов. В нашем опыте масса самок достоверно была больше массы самцов во всех вариантах на 33—43%.

Коэффициент вариации массы куколок составлял 21,4-28,1% (см. табл. 2). Различий в изменчивости этого показателя на данной стадии развития комаров между вариантами не обнаружено. У самцов взрослых насекомых масса варьировала от 16,4 до 27,5%, у самок — от 18,5 до 25,8%. Наиболее вариабельными оказались комары, вылетевшие из раствора лиофилизата «воды скоплений», наименее — в разбавленной «воде скоплений». В чистой воде и растворе лиофилизата культур малой плотности комары были более разнообразны, чем в разведенной «воде скоплений». В вариантах 2 и 3 масса самок оказалась более вариабельной, чем самцов (p < 0,001).

Анализ массы комаров, появившихся в разные дни периода окрыления, показал, что масса самцов в начале этого периода была больше, чем в последующие дни. Лишь отдельные особи в конце периода окрыления в вариантах 1 и 3 были крупными (рис. 3). У самок такой четкой картины изменения массы тела в зависимости от времени их выплода мы не наблюдали, хотя в вариантах 1 и 3 можно проследить некоторый спад, а потом увеличение массы комаров.

В каждом из четырех вариантов опыта выплодилось чуть больше самцов, чем самок (в 1,06-1,3 раза). Однако расчеты по χ^2 показали, что реальное соотношение полов не отличалось от теоретического, равного соотношению 1:1.

В табл. З представлено среднее время развития комаров в разных средах, т. е. время с начала эксперимента, когда личинки были 11 возраста, до появления имаго. Как и в природе (Гуцевич и др., 1970), во всех вариантах опыта развитие самцов проходило быстрее, чем самок. Эти различия по времени развития составили 13—28%.

Развитие оставшихся в живых личинок и куколок проходило быстрей в растворе лиофилизата «воды скоплений», чем в других средах (см. табл. 3; рис. 4). Здесь они развивались и более синхронно. Так, вариабельность особей по этому показателю была меньше, чем в других вариантах (C_v =7,6 и 7,7%, сравни с 12—20,4%).

В опытах с использованием нативной «воды скоплений» от личинок *Aedes* ранее мы отмечали более быстрое развитие личинок-реципиентов *C. pipiens* по сравнению с контролем (Некрасова, 1977). Подобное ускорение развития *C. p. pipiens* было и в растворе лиофилизата «воды скоплений» (см. табл. 3, рис. 4). Отличие в действии нативной среды и лиофилизата заключается в том, что в растворе лиофилизата за короткое время погибло много личинок *C. p. pipiens*. Их выжило 18%, в то время как в «воде

Среднее время развития комаров C.p.pipiens в растворах лиофилизата культуральных сред личинок Aedes, дни

Пока- за- тель	Чистая вода (1)	Раствор лиофили- зата поселений малой плот- ности (2)	Разбав- ленный раствор лиофи- лизата «воды скоплений» (3)	Раствор лиофили- зата «во- ды скопле- ний» (4)	1-критерий Стьюдента			
Самцы								
$n \\ M \\ \pm m \\ \sigma \\ C_v, \%$	36 14,69 0,439 2,638 17,96	53 14,38 0,287 2,087 14,51	63 14,35 0,216 1,715 11,95	16 12,62 0,239 0,957 7,58	$\begin{vmatrix} 1-2=0.59\\1-3=0.69\\1-4=4.14\\2-3=0.08\\2-4=4.71\end{vmatrix}$	<i>p</i> <0,001 <i>p</i> <0,001		
Самки								
n M $\pm m$ $C_v, \%$	42 18,81 0,588 3,814 20,28	71 18,11 0,438 3,69 20,37	67 18,03 0,393 3,219 17,85	17 14,24 0,264 1,091 7,67	1-2=0,95 1-3=1,1 1-4=7,09 2-3=0,13 2-4=7,56 3-4=8,0	p<0,001 p<0,001 p<0,001		

скоплений» от комаров A.c.dorsalis и A.vexans 75—85%, т. е. раствор лиофилизата «воды скоплений» обладал токсическим действием по отношению к личинкам-реципиентам рода Culex. Возможно, вещества, способствующие лучшему их выживанию (Dadd, Kleinjan, 1974), разрушаются даже при лиофильной сушке культуральных сред. Однако наряду с некоторыми белковыми веществами сохраняют активность и низкомолекулярные соединения, которые остаются в среде даже после их кратковременного нагревания до 100°С (Лопатин, 1982, 1983). Вероятно, такие вещества и вызывают гибель большинства личинок комаров.

Действие лиофилизата на рост *C. pipiens* качественно иное, чем действие нативных сред. Так, в наших ранних опытах в разбавленной «воде скоплений» и чистой воде личинки-реципиенты *C. pipiens* росли лучше, чем в «воде скоплений» (Некрасова, 1977). В настоящем эксперименте крупнее всего были комары, содержащиеся в лиофилизате «воды скоплений» (см. табл. 2).

В контрольных условиях (чистой воде) личинки \hat{C} . p. pipiens развивались медленнее. Это было особенно заметно по сравнению с личинками из нативных сред. В этой связи можно припомнить, что для нормального развития личинок кровососущих комаров этого вида необходимо наличие растворенных органических и неорганических веществ, витаминов и сопутствующих микроорганизмов, которые служат для личинок кормом (Беклемишев, 1944; Clements, 1963).

Итак, раствор лиофилизата «воды скоплений» от личинок Aedes увеличивает смертность личинок C. p. pipiens. Оставшиеся в живых особи росли и развивались в нем лучше, чем в других

средах, в том числе и чистой воде.

Наибольшая выживаемость C. p. pipiens отмечена в культуральных средах с лиофилизатами от поселений Aedes малой плотности и разведенной «воды скоплений». В чистой воде смертность комаров была выше, чем в этих средах, по-видимому, за счет большей кислотности среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (Anopheles maculipennis Mg.). М.: Медгиз, 1944.

Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары, семейство Culicidae (Фауна СССР. Насекомые двукрылые). Л.: Наука, 1970. Т. 3, вып. 4.

Дубицкий А. М. Биологические методы борьбы с гнусом в СССР. Алма-

Ата: Наука, 1978.

Лопатин О. Е. Влияние плотности личиночных культур кровососущих комаров на их численность, рост и развитие. 1. Изменение изучаемых параметров при разных условиях содержания личинок. Алма-Ата: Ин-т зоологии АН Каз. ССР, 1982. Деп. в ВИНИТИ 17.04.82. № 1860—82.

Лопатин О. Е. Влияние плотности личиночных культур кровососущих комаров на их численность, рост и развитие. 2. Влияние фильтрата жидкости, полученной при культивировании. Алма-Ата: Ин-т зоологии АН Каз ССР, 1983. Деп. в ВИНИТИ 10.06.83. № 3824—83.

Некрасова Л. С. Экспериментальное изучение влияния поселений личинок кровососущих комаров на их рост, развитие и выживаемость:

Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977.

Рункова Г. Г., Вульфсон А. М., Колесникова Г. Г. Специфично действующий фактор среды из модельных популяций амфибий и перспективы его практического использования в онкологии и вирусологии / / Биохимическая экология и медицина. Свердловск, 1985. Вып. 2. С. 29—59.

Clements A. M. The physiology of mosquitoes, N.-Y.: The Macmillan Co., 1963.

Dadd R. H., Kleinjan J. E. Autophagostimulant from Culex pipiens larvae: distinction from other mosquito larval factors / / Environ. Entomol. 1974. V. 3, N 1. P. 21-28.

Ikeshoji T., Mulla Mir S. Overcrowding fastors of mosquito larvae // J. Econ. Entomol. 1970 a. V. 63, N 1. P. 90—96.

Ikeshoji T., Mulla Mir S. Overcrowding factors of mosquito larvae. 2. Crowth-retarding and bacteriostatic effects of the overcrowding factors of mosquito larvae / / J. Econ. Entomol. 1970b. V. 63, N 6. P. 1737—1743.

Moore C. G., Whitacre D. M. Competition in mosquitoes. 2. Producti-

on of Aedes aegupti larvae growth retardant at various densities and nutrition

levels / / Ann. Entomol. Soc. Amer. 1972. V. 65. P. 915-918.

Reisen W. K. Intraspecific competition in *Anopheles stephensi* Liston // Mosquito News. 1975. V. 35, N 4. P. 473—482.

СОДЕРЖАНИЕ

		ние	3
В.	Л.	В ершинин. Морфофизнологические особенности сеголеток бурых лягушек на городских территориях	4
В.	Л.	Вершинин, Е. А. Трубецкая. Смертность бурых лягушек, в эмбриональный, личиночный и постметаморфический периоды при разном уровне антропогенного воздействия	12
		Трубецкая. Адаптивные механизмы развития личинок остромордой лягушки	21
		Черноусова. Несинантропные мелкие млекопитающие озелененных территорий Свердловска.	28
		Вигоров, Н. К. Мазина. Дифференциация мета- болизма видов и видовых форм крыс.	39
		Некрасова, С. Д. Середюк. О распределении проволочников в зоне влияния Карабашского медеплавильного комбината	50
Э.	3.	Гатиятуллина, Е. Л. Щупак. Эколого-физиоло- гическая характеристика жизненного цикла остромордой лягушки под действием антропогенного фактора.	54
Л.	E.	Лукьянова, О. А. Лукьянов. Особенности де- мографической структуры населения рыжей полевки в	
A.	Α.	условиях техногенного воздействия	66 78
		Лукьянова, О.А.Лукьянов. Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях.	85
		Микшевич, А. А. Ковальчук. О механизме конкурентного влияния на накопление экзогенного тяжелого металла в организме животного	96
3.	Л.	Степанова, Н. Ф. Бабушкина, Г. С. Кули- кова. Влияние пестицидов на микросомальное окисление и энергетический метаболизм в печени мышей.	102
Ο.	Α.	Пястолова, Д. Н. Тархнишвили. Взаимо- связь условий среды и темпов метаморфоза личинок три-	
Л.	C.	тонов	107
		маров	113

Морфофизиологические особенности сеголеток бурых лягушек на городских территориях. В е р ш и н и н В. Л. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

(

(

777

į

1

?

7

(

7

į

?

1111

~~~~~~~~~~~~~~~~~

Статья содержит данные по многолетней динамике индексов печени и сердца сеголеток Rana arvalis и R. temporaria из популяций, подверженных разному уровню антропогенного воздействия. Обсуждаются выявленные отличия и специфика динамики этих показателей на городской территории и за ее пределами.

Табл. 2. Ил. 6. Библиогр. 20 назв.

УДК 591:597.6

Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический периоды при разном уровне антропогенного воздействия. В ершинин В. Л., Трубецкая Е. А. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Приводятся результаты полевых и экспериментальных исследований по выживаемости эмбрионов личинок и сеголеток бурых лягушек (Rana arvalis, R. temporaria) из городских и пригородных популяций, а также данные по смертности личинок, содержавшихся в растворах додецил сульфата натрия (ПАВ).

Табл. 1. Ил. 3. Библиогр. 37 назв.

УДК 502.5:591.5:597.6

Адаптивные механизмы развития личинок остромордой лягушки. Трубецкая Е. А. Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Сравниваются особенности развития личинок остромордой лягушки от двух групп кладок из городской и пригородной популяций, содержавшихся в эксперименте под влиянием трех концентраций додецил сульфата натрия (ПАВ). Отмечается более длительное прохождение стадии 39 с растянутым периодом выхода из метаморфоз личинок городской группы по сравнению с пригородной. Наблюдается общая тенденция задержки развития на стадиях 39—40 и более быстрого темпа выхода на сушу из растворов высокой концентрации.

Табл. 3. Ил. 2. Библиогр. 7 назв.

УДК 591.4/5 559.323.4 (471.341—2)

Несинантропные мелкие млекопитающие озелененных территорий Свердловска. Черноусова Н. Ф. //Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Проанализированы численность и видовой состав мелких млекопитающих лесопарков и парков Екатеринбурга. Промышленные эмиссии, транспорт и рекреация влияют на растительные сообщества города. Неравномерное распределение этих воздействий приводит к разному прессу антропогенного влияния в различных частях города и дифференциации зеленых насаждений, вследствие чего в лесопарках создаются своеобразные териокомплексы. Результаты позволяют заключить, что рекреация до определенного момента не оказывает воздействия на видовой состав териокомплекса, а влияет на общую численность животных.

Табл. 3. Ил. 2. Библиогр. 15 назв.

УДК 599.32.4+591,5 (577.121.4)

1

Дифференциация метаболизма видов и видовых форм крыс. В игоров Ю. Л., Мазин Н. К. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Лабораторные (Вистар) и дикие (вывезенные с Итурупа и размноженные в Екатеринбурге) пасюки различаются по интенсивности окислительных процессов в ткани печени и сердца, особенно при окислении янтарной кислоты. Это указывает на приспособительный характер различий. Тканевое дыхание у пасюков с Итурупа, т. е. из района коренного ареала вида, более эффективно.

Анализ имеющихся в литературе данных по химической терморегуляции видовых форм крыс показал, что характеристики терморегуляции у лабораторных белых и диких пасюков могли различаться настолько же, что и у разных видов крыс. Это позволило сопоставить масштабы дифференциации морфологических признаков, окислительного метаболизма и терморегуляции крыс при влиянии одомашнивания и естественных факторов.

Табл. 3. Библиогр. 18 назв.

# УДК 502.5:595.765.4

О распределении проволочников в зоне влияния Карабашского медеплавильного комбината. Некрасова Л. С., Середюк С. Д. / Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Начато изучение фауны и экологии проволочников, личинок жуков-щелкунов (Elateridae, Coleoptera) в районе Карабашского медеплавильного комбината (Южный Урал). На участках, удаленных на разное расстояние от комбината, меняется соотношение видов этих насекомых. Приведены данные по сезонной динамике численности и биомассы проволочников.

Табл. 1. Ил. 2. Библиогр. 12 назв.

#### УДК 591.52:597.8

Эколого-физиологическая характеристика жизненного цикла остромордой лягушки под действием антропогенного фактора. Гатиятуллина Э. З., Щупак Е. Л. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Приведены результаты исследования роста и развития личинок остромордой лягушки в зоне действия криолитового и медеплавильного предприятий в сопоставлении с соответствующими показателями у животных, обитающих на фоновых территориях. Под влиянием техногенного загрязнения среды обитания выявлено значительное повышение содержания фтора как в водной, так и в наземной фазах жизненного цикла остромордой лягушки. Анализ морфофизиологических и цитологических показателей, связанных с ростом и развитием, не выявил существенных различий между группами особей из условно чистых и загрязненных биотопов. Показана относительная толерантность остромордой лягушки к поступающим в окружающую среду повреждающим химическим загрязнениям.

Табл. 8. Ил. 3. Библиогр. 16 назв.

Особенности демографической структуры населения рыжей полевки в условиях техногенного воздействия. Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Проведен анализ демографической структуры населения рыжей полевки, обитающей в условиях техногенного воздействия и на фоновой (заповедной) территории. Выявлено, что в популяциях рыжей полевки на техногенных территориях демографические процессы, связанные с рождаемостью, гибелью, созреванием особей, протекают по-разному. Отмечено, что приспособление рыжей полевки к воздействию неблагоприятных техногенных факторов определяется высокой экологической валентностью данного вида. В популяциях последнего в условиях техногенного воздействия вырабатываются специфические демографические особенности, позволяющие животным существовать в данных условиях среды. В первую очередь это связано с интенсификацией процессов воспроизводства (что выражается в увеличении плодовитости животных) и более ранним созреванием молодых особей. Вместе с тем механизм регуляции информационных связей между особями в популяции приводит к повышению подвижности населения, что позволяет поддерживать целостность популяционной структуры вида в условиях разреженной плотности, вызванной техногенными условиями среды.

~~~~~~~~~~~~~~~~

22222

Табл. 3. Ил. 2. Виблиогр. 40 назв.

УДК 599.32:504.74

Энергетический обмен и уровни накопления меди, цинка и кадмия в тканях мелких грызунов в фоновых условия. Ковальчук А. А., Микшевич Н. В. //Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Для получения общих преставлений о закономерностях видовой изменчивости морфофизиологических и энергетических параметров организма, связанных с экологическими особенностями условий обитания, проведен анализ основного обмена у девяти видов мелких грызунов, отловленных в Талицком районе Свердловской области. Определены концентрации меди, цинка и кадмия в печени, почке и селезенке у рыжей полевки, полевки-экономки, лесной мыши, землеройки. Уровни накопления меди и кадмия тканями насекомоядных отличны от таковых у полевок и лесных мышей. Уровни аккумуляции изученных тяжелых металлов в тканях этих животных можно считать фоновыми.

Табл. 3. Библиогр. 6 назв.

УЛК 599.32:504.74

Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях. Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. // Животны в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Дана характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на территориях, прилегающих к предприятиям медеплавильного производства, и на фоновой (заповедной) территории. Для характеристики использованы показатели общего и частного обилия, агрегированности животных, а также показатель заселенности территории животными. На основании большого эмпирического материала показано, что наибольшее

влияние техногенные факторы оказывают на общее обилие, заселенность территории животными и их агрегированность. Влияние же факторов техногенной природы на частное обилие менее значительно.

Изучение изменения обилия и пространственной структуры населения по мере продвижения от источника техногенного воздействия к фоновой территории показало, что значения данных характеристик изменяются по экспоненциальному закону. При этом нормированные показатели общего, частного обилия и заселенности животными территории при удалении от источника загрязнения постепенно нарастают, достигая на фоновой территории значения единицы, для показателя агрегированности населения наблюдается обратная зависимость.

Табл. 1. Ил. 1. Библиогр. 36 назв.

УДК 504.74.05:504.054

2222222222222

О механизме конкурентного влияния на накопление экзогенного тяжелого металла в организме животного. Микшевич Н. В., Ковальчук А. А. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Представлена модель механизма конкурентного влияния на накопление в организме животного экзогенного тяжелого металла. Она основана лишь на рассмотрении химических равновесий и не учитывает специфики физиологических процессов, в значительной мере определяющих характер обменных процессов. Модель может служить обоснованием экспериментальных данных по конкурентному влиянию избытка микроэлемента на накопление сходного с ним в химическом отношении токсиканта.

Табл. 1. Библиогр. 9 назв.

УДК 504.74.05:504.054

Влияние пестицидов на микросомальное окисление и энергетический метаболизм в печени мышей. Степанова З. Л., Бабушкина Н. Ф., Куликова Г. С. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

С помощью полярографического метода исследовано влияние некоторых пестицидов в отдельности, а также последовательности двух и более веществ на активность монооксигеназной системы и энергетический метаболизм печени мышей. Показаны снижение энергизации митохондрий и ингибирование монооксигеназной активности in vitro и in vivo под действием некоторых пестицидов и их сочетаний.

Табл. 1. Ил. 1. Библиогр. 6 назв.

УДК 574.3:591.52

Взаимосвязь условий среды и темпов метаморфоза личинок тритонов. Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатерин-бург: УрО РАН, 1992.

На примере личинок двух совместно обитающих видов тритонов анализируется влияние изменения плотности популяции на скорость прохождения предметаморфозных стадий развития. При резком снижении уровня воды значительно сокращается период прохождения предметаморфозных стадий. Десинхронизация метаморфоза при повышении плотности населения личи-

нок видоспецифична. В наибольшей степени она проявляется у малоазиатского тритона.

Табл. 2. Библиогр. 10 назв.

УДК 591.5:595.771

Изучение биологической активности лиофилизата культуральных сред личинок кровососущих комаров. Некрасова Л. С. // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992.

Сухой остаток культуральных сред от поселений личинок комаров Aedes получили на лабораторном лиофилизаторе Е-960. В растворах лиофилизата выращивали личинок-реципиентов Culex pipiens pipiens. Раствор лнофилизата «воды скоплений» увеличивал смертность личинок С. р. pipiens. Оставшиеся в живых особи (18%) росли и развивались в нем лучше, чем в других средах, в том числе и чистой воде. Наибольшая выживаемость С. р. pipiens. отмечена в средах с лиофилизатами от поселений малой плотности и в разбавленной «воде скоплений» от личинок Aedes. В чистой воде смертность комаров была выше, чем в этих средах, видимо, за счет большей кислотности среды.

22222222222222

Табл. 3. Ил. 4. Библиогр. 13 назв.

ЖИВОТНЫЕ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЛАНДШАФТА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и НИСОУрО РАН по плану выпуска 1992 г.

Редактор С. С. Гаврилова Художник М. Н. Гарипов Техн. редактор Е. М. Бородулина Корректоры Г. К. Лохиева, Г. Н. Старкова

НИСО № 177 (90)—1749. Сдано в набор 20.01.91. Подписано в печать 1.10.92. Формат $60\times 90^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Усл. п. л. 8. Уч.-изд. л. 9. Тираж 600 экз. Заказ 2544. Цена С—1749.

Институт экологии растений и животных. 620219, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202. Типография Управления печати и массовой информации. г. Каменск-Уральский, ул. Ленина, 3.