

ISSN 0367-0597

Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2000



ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

<http://www.maik.rssi.ru>



“НАУКА”

МАИК “НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА”

ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ПОПУЛЯЦИИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА В СВЯЗИ С СОСТОЯНИЕМ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

© 2000 г. В. Л. Вершинин, С. Д. Середюк

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

Поступила в редакцию 31.08.99 г.

Исследования, проведенные в 1993 г. на популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) на загрязненной радионуклидами территории в районе оз. Берданиш, выявили ряд особенностей, указывающих на низкое содержание питательных веществ в организме взрослых и сеголеток. Анализ материалов по кормовой базе этой популяции, собранных в тот же период, позволил установить, что в исследуемом районе отмечается упрощение структуры трофических связей, а также резкое снижение разнообразия и биомассы почвенных беспозвоночных – основной пищи амфибий. Это обстоятельство является причиной пищевого дефицита, выражающегося в слабой наполненности желудков животных и низком энергетическом резерве организма, что находит свое отражение в популяционных особенностях.

Ключевые слова: амфибии, остромордая лягушка, трофические связи, почвенная мезофауна, радионуклиды.

Специфика биоценотической роли амфибий определяется тем, что они являются связующим звеном трофических цепей суши и пресноводных водоемов, играя важную роль в переносе вещества и энергии между экосистемами разных биоциклов, где они выступают в связи с особенностями своего развития консументами 1-го порядка, а затем переходят к хищничеству (Гаранин, 1981). Годовое изъятие беспозвоночных земноводными в разных наземных сообществах колеблется в пределах 2–5% продукции, что вполне сравнимо, а иногда и выше по сравнению с птицами (Гильманов, 1987). Для образования сходной биомассы амфибиям требуется в 10 раз меньше пищи, чем птицам и млекопитающим, благодаря низкому уровню метаболизма (Seale, 1982). Экологическая эффективность пойкилотермных позвоночных составляет, по оценкам, около 10% и менее 2% для гомойотермных животных (Мау, 1983). Упрощение и изменение структуры биогеоценозов, отдельных цепей питания приводит к увеличению роли животных организмов как деструкторов органического вещества (Шварц, 1976). В природных экосистемах земноводные потребляют 0.03–0.06% от чистой первичной продукции, а в антропогенных комплексах, где первичная продукция низка, они потребляют около 0.1% (Леонтьева, 1990). На всех стадиях своего жизненного цикла амфибии являются удобным модельным объектом для оценки состояния природной среды. То же самое

можно сказать и о комплексе почвенных беспозвоночных. По этой причине изучение трофологических взаимосвязей таких важных в биоценотическом плане групп в условиях высоких уровней загрязненности радионуклидами представляется нам весьма актуальным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовалась популяция остромордой лягушки *Rana arvalis*, населяющая юго-западный берег оз. Берданиш на участке радиоактивного следа с плотностью загрязнения по ^{90}Sr 1000–500 Ки/км² (территория Южно-Уральского заповедника вблизи Опытной научно-исследовательской станции производственного объединения “Маяк”, Челябинская обл.). В качестве контроля была выбрана популяция того же вида, обитающая в районе относительно чистого Долгобродского водохранилища, расположенного на 90 км западнее границы заповедника. За период исследований отловлено 114 сеголеток и 23 взрослых особи остромордой лягушки. Впоследствии был проведен анализ содержимого желудочно-кишечного тракта взрослых животных. Одновременно на тех же территориях проводилось обследование состояния почвенной мезофауны. В работе рассмотрены изменения структуры, численности и биомассы почвенных беспозвоночных, произошедшие под воздействием сильного радиационного загрязнения на Юж-

Таблица 1. Морфофизиологические показатели взрослых *Rana arvalis*

Популяция, выборка, (n)	Вес тела, г	Длина тела, мм	Индекс, ‰				
			печени	сердца	селезенки	кишечника	почки
Берданиш (10)	4.838 ± 0.72	38.27 ± 1.84	36.5 ± 1.93	3.49 ± 0.28	1.35 ± 0.24	188.36 ± 12.05	3.85 ± 0.38
Долгобродское водохранилище (11)	13.92 ± 1.43	52.9 ± 1.9	39.07 ± 3.1	3.55 ± 0.16	3.05 ± 0.61	174.2 ± 9.75	3.39 ± 0.22

Таблица 2. Средние диаметры яиц остромордой лягушки в водоемах на загрязненной и контрольной территориях (в числителе – диаметр яиц, мм, в знаменателе – количество измеренных яиц)

Местообитание	Стадии развития яиц		
	11–12-я	13-я	16–17-я
Озеро Берданиш	$\frac{1.68 \pm 0.025}{20}$	Нет данных	$\frac{1.799 \pm 0.017}{100}$
Долгобродское водохранилище	$\frac{1.71 \pm 0.018}{60}$	$\frac{1.82 \pm 0.014}{60}$	$\frac{1.85 \pm 0.016}{60}$

ном Урале. Для сбора материала использовали стандартный метод почвенных раскопок (Гиляров, 1976). Собранные животные фиксировались в 70%-ном спирте. Для определения биомассы животных взвешивали на торсионных весах (WT до 250 мг). Сбор материала проводился в весенне-летний период 1993 г.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *R. ARVALIS*

Ранее изучались морфологические, морфофизиологические (Пястолова и др., 1996), физиологические (Вершинин, Терещин, 1996), цитогенетические и гистологические (Пястолова, Вершинин, 1999) параметры сеголеток и взрослых животных вышеупомянутых выборок с применением стандартных зоологических, гистологических и биофизических методик. Ряд отличий в популяционных и физиологических параметрах *R. arvalis*, установленных на основании этих исследований, свидетельствует о том, что животные в популяции на загрязненной территории обладают заметно меньшими энергетическими резервами и низким уровнем обменных процессов.

Отмечены значительные различия в размерах и весе производителей исследуемых популяций: животные из зоны, загрязненной радионуклидами, существенно мельче – 38.27 ± 1.84 мм против 52.9 ± 1.9 мм, а индекс селезенки у них значимо ниже – 1.35 ± 0.24‰ против 3.05 ± 0.61‰. Снижение относительного веса селезенки (табл. 1) может свидетельствовать об угнетении кроветворной и обменной функций у животных из загрязненной зоны (Пястолова и др., 1996). Коэффициенты регрессии зависимости веса сердца, печени, почки,

селезенки от длины тела у взрослых животных, отловленных на загрязненной территории и у особей из контрольной популяции, также четко отличаются, что свидетельствует о различиях в уровне обменных процессов и об изменениях в органах кроветворения (Пястолова и др., 1996).

При близких значениях относительного веса печени размеры гепатоцитов и цитоядерное соотношение у взрослых амфибий и сеголеток оз. Берданиш меньше, чем у животных из популяции с Долгобродского водохранилища (Пястолова и др., 1996), что свидетельствует об относительно меньшем энергетическом резерве особей с территории, загрязненной радионуклидами.

Мелкие размеры производителей, на наш взгляд, во многом связаны с сокращением продолжительности жизни репродуктивного ядра популяции, что, как правило, отмечается на загрязненных территориях (Ушаков и др., 1982; Пястолова, Вершинин, 1999). Расчет отношения массы тела к длине показал, что упитанность животных в зоне загрязнения существенно ниже, чем контрольных животных, и составляет соответственно 123.13 ± 11.8 и 256.6 ± 20.4. Это может быть обусловлено низким уровнем обмена веществ, ростом энерготрат на адаптивные процессы в измененных условиях среды, а также снижением количества пищевых объектов (насекомых и других беспозвоночных) на территории, загрязненной радионуклидами.

В кладках икры из популяции, обитающей на загрязненной территории (табл. 2), отмечено уменьшение диаметра икринок (Пястолова и др., 1996) – 1.799 ± 0.017 (n = 100) против 1.85 ± 0.016 (n = 60). Аналогичные данные получены для популяций остромордой лягушки в районе Черно-

Таблица 3. Биомасса и численность основных групп почвенной мезофауны

Систематическая группа	Оз. Берданиш		Долгобродское водохранилище	
	Биомасса, мг/м ²	Численность, экз./м ²	Биомасса, мг/м ²	Численность, экз./м ²
Enchytraeidae			23.7	9.6
Lumbricidae	1621.3	46.4	5136.5	112.0
Chylopodidae			91.8	22.4
Hemiptera			16.0	3.2
Carabidae	145.0	3.2	180.8	12.8
Staphylinidae	6.1	3.2	85.8	16.0
Elateridae			216.0	32.0
Curculionidae			313.3	28.8
Byrrhidae			64.0	3.2
Rhagionidae	15.4	3.2	12.8	3.2
Dolichopodidae			5.1	3.2
Empididae			11.8	6.4
Asilidae	18.9	3.2	38.1	6.4
Tipulidae	348.5	3.2		
Pamphilidae	101.1	3.2	64.0	3.2
Aranea	132.5	3.2	142.2	6.4
Всего:	2388.8	68.8	6401.9	268.8

быльской АЭС (Черданцев и др., 1993). Растет также частота встречаемости кладок с мелкими зародышами. Подобное явление отмечено нами ранее в популяциях остромордой лягушки на урбанизированных территориях (Вершинин, Гатиятуллина, 1994). Поскольку размер яйца определяется ходом вителлогенеза, конечные размеры яйца могут быть связаны с условиями питания самки и степенью ее активности, равно как от особенностей питания может зависеть и степень атрезии ооцитов (Jorgensen, 1982), т.е. плодовитость особи. В случаях задержек роста из-за неблагоприятных факторов среды (понижение температуры, голодание) может происходить перераспределение трат энергии на рост и репродукцию и, следовательно, изменение количества и размеров яиц.

Исследование уровня потребления кислорода особями остромордой лягушки из популяции, населяющей территорию Восточно-Уральского радиоактивного следа, показало, что животные с загрязненной территории значимо отличались от контрольной группы низким уровнем поглощения кислорода (Вершинин, Терешин, 1996), что, на наш взгляд, позволяет говорить о реальном снижении скорости метаболизма в первом случае.

Резкое угнетение обменных процессов в условиях радиоактивного загрязнения – гипooksигения – отмечается как у млекопитающих (Тестов, 1993), так и у амфибий (*R. arvalis*) (Вершинин, Терешин, 1996).

Различия в уровне энергетических ресурсов, энерготрат, уровне метаболизма и размерно-возрастной структуре стали побудительной причиной к анализу материалов, связанных со специфической трофической связью *R. arvalis* на загрязненной радионуклидами территории.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛЮЧЕВЫХ ПАРАМЕТРОВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

Структура почвенной мезофауны исследуемых участков приведена в табл. 3. Обнаружено 17 семейств беспозвоночных, относящихся к 8 отрядам. Анализ показал, что численность и биомасса мезофауны на загрязненном участке соответственно в 3.9 и 2.6 раза ниже, чем на контрольном. Наблюдается сокращение численности или полное выпадение некоторых групп животных, например энхитреид – мелких почвенных червей, играющих существенную роль в разложении органических остатков и почвообразовании. Существенно снижены в районе оз. Берданиш численность и биомасса дождевых червей, роль которых в процессе почвообразования исключительно велика, так как они способствуют рыхлению почвы, проникновению в нее воды и воздуха, выделяемая ими слизь препятствует распылению и размыванию почвы. Выпадение их из состава сообщества или сокращение численности свидетельствует о нежелательных, а иногда и необратимых нарушениях в экосистеме. На загрязнен-

Таблица 4. Биомасса основных трофических групп почвенной мезофауны

Группа	Оз. Берданиш		Долгобродское водохранилище		% к контролю
	г/м ²	%	г/м ²	%	
Сапрофаги	1621.3	67.8	5241.1	81.9	30.9
Фитофаги	449.6	18.8	609.3	9.5	73.8
Хищники	317.9	13.3	551.5	8.6	57.6

ном участке численность дождевых червей составляет только 41% от численности в контроле, а биомасса – 32%. Участки различаются и по видовому составу люмбрицид: из четырех видов, найденных на контрольном участке (*Aporrectodea caliginosa* (Sav.), *Octolasion lacteum* (Derley), *Eisenia nordenskioldi* (Eisein), *Dendrobaena octaedra* (Sav.)) в районе оз. Берданиш найдены представители только двух видов: *Dendrobaena octaedra* (типично подстилочный вид) и *Eisenia nordenskioldi* (подстильно-почвенный вид). Вероятно, их присутствие и способность к восстановлению на наиболее загрязненном участке объясняются экогенетическими причинами (занимаемая экологическая ниша, размер и организация генома, различная радиочувствительность коконов и взрослых люмбрицид) (Викторов, 1993). Эти данные хорошо согласуются с результатами исследований почвенной мезофауны, проведенных Д.А. Криволицким в этом районе через 30 лет (1987–1989 гг.) после аварии. Он объясняет такое устойчивое во времени нарушение животного населения почв продолжающимся прямым вредным действием ионизирующей радиации (Криволицкий, 1994).

На загрязненном участке не обнаружено многоножек – литобиид и геофилид, дающих около 9% численности почвенных животных на контрольном участке. Для многоножек характерна трофическая избирательность относительно люмбрицид и энхитреид, отсутствие которых ведет к резкому уменьшению их кормовой базы и, следовательно, снижению численности. Кроме того, вследствие своих генетических особенностей (амфимиктическое размножение) их популяции не могут восстанавливаться с такой же скоростью, как популяции партеногенетически восстанавливаемых люмбрицид *D. octaedra* (геофилидам в отличие от *D. octaedra* для размножения требуется встреча двух особей, вероятность которой при сильном угнетении численности невелика, тогда как *D. octaedra* способна основывать новые популяции всего одной особью) (Викторов, 1993).

В исследуемых биотопах найдены представители 12 семейств насекомых. В основном это личинки жесткокрылых и двукрылых, развивающиеся в почве. Среди них в контроле наиболее многочисленны личинки щелкунов (Elateridae), долгоносиков (Curculionidae) и хищных жуков

(Staphylinidae). В районе оз. Берданиш из жесткокрылых встречены только личинки жужелиц (Carabidae) и хищных жуков. Вообще из 17 семейств, представленных в сборах, на загрязненном участке найдены представители только восьми семейств. Кроме того, на загрязненном участке следует отметить уменьшение глубины проникновения животных в почву. Если на контрольном участке основная масса животных сосредоточена в поверхностном 20-сантиметровом слое, то в районе оз. Берданиш животные найдены в поверхностном слое почвы на глубине 5–6 см.

Исследование трофической структуры сообществ почвенных беспозвоночных также выявило резкие различия между контрольным и загрязненным участками (табл. 4). В районе оз. Берданиш биомасса сапрофагов составляет только 30.9% от контрольной. Такое сильное воздействие объясняется относительно малой подвижностью сапрофагов, жизненный цикл которых проходит в условиях повышенного радиационного фона (Криволицкий, 1983). Биомасса других трофических групп почвенных беспозвоночных загрязненного участка также существенно ниже, чем на контрольном участке, и составляет 57.6% для хищников и 73.8% для фитофагов от биомассы контрольного участка. Такие изменения в соотношении трофических групп не могут не отражаться на процессах деструкции в экосистемах загрязненной территории.

Вероятно, функции сапрофагов в загрязненных биоценозах выполняет в основном почвенная микрофауна – коллемболы, клещи (Криволицкий и др., 1993). Уменьшение доли сапрофагов и увеличение доли фитофагов на загрязненном участке свидетельствует об упрощении структуры трофических связей в биоценозе и, как следствие, о более интенсивном обмене веществ и энергии в нарушенных экосистемах.

Таким образом, резкое сокращение численности и биомассы почвенной мезофауны, исчезновение части видов, упрощение ценоза, изменения трофической структуры на загрязненном участке свидетельствуют о неблагоприятном состоянии животного населения почв в этом районе. Почвенные биогеоценозы пораженной зоны подверглись глубокой структурно-функциональной трансформации.

Таблица 5. Спектр питания и встречаемость пищевых объектов в желудках взрослых *R. arvalis**

Группа	Оз. Берданиш				Долгобродское водохранилище			
	$N_{ж}$	%	$N_{бп}$	%	$N_{ж}$	%	$N_{бп}$	%
Oligocheta		0		0	2	18.18	3	2.041
Aranei	3	27.27	3	16.67	6	54.55	8	5.44
Homoptera	1	9.09	1	5.56	4	36.36	7	4.76
Hemiptera	2	18.18	2	11.11	3	27.27	6	4.08
Carabidae	4	36.36	5	27.78	10	90.91	37	25.17
Histeridae		0		0	2	18.18	4	2.72
Nitidulidae		0		0	2	18.18	2	1.36
Cerambycidae		0		0	1	9.09	1	0.68
Coccinellidae		0		0	1	9.09	1	0.68
Alleculidae		0		0	1	9.09	1	0.68
Curculionidae		0		0	8	72.73	16	10.88
Chrysomelidae		0		0	4	36.36	5	3.40
Staphylinidae	2	18.18	2	11.11	2	18.18	2	1.36
Hymenoptera	1	9.09	1	5.56	4	36.36	6	4.08
Diptera	4	36.36	4	22.22	11	100	48	32.65
Суммарно	11		18		11		147	

* $N_{ж}$ – количество желудков, $N_{бп}$ – количество беспозвоночных.

АНАЛИЗ СОДЕРЖИМОГО ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА

Наполненность желудочно-кишечного тракта взрослых *R. arvalis*, отловленных в загрязненной зоне и на контрольном участке, разительно отличалась даже при наружном визуальном осмотре. Среднее количество объектов на желудок отличалось в сравниваемых выборках в 8.14 раза.

Спектры групп беспозвоночных в желудках лягушек из сравниваемых популяций оказались практически идентичны (табл. 5) и перекрывались на 93.9%, но среднее число объектов на желудок почти на порядок меньше у животных с загрязненной территории – 1.63 против 13.36 в контроле. Перекрывание спектров питания определялось по модифицированному индексу Мориситы (Hurlbert, 1978).

Перекрывание спектра содержимого желудочно-кишечного тракта с природным спектром беспозвоночных в районе оз. Берданиш составило 18.3%, а на Долгобродском водохранилище – 60.9%; вероятно, данное отличие может быть связано с размерно-возрастными отличиями рассматриваемых популяций. Перекрывание спектров почвенной мезофауны загрязненной территории и контроля – 81.2%, но численность, биомасса и количество семейств на загрязненном участке заметно ниже, чем на контрольном (как отмечалось выше). По соотношению биомассы разных групп беспозвоночных перекрывание спектров

составило всего 0.0695%, что вызвано отсутствием ряда систематических групп в мезофауне загрязненного участка (энхитреиды, кивсяки, полужесткокрылые), а также заметным снижением биомассы дождевых червей и ростом относительной доли паукообразных. Поэтому в условиях дефицита потенциальных жертв, чтобы желудочно-кишечный тракт был наполнен хотя бы на 0.1 от нормы, животным приходится затрачивать значительно больше энергии, чем в естественных популяциях. Это и является одной из причин формирования комплекса специфических черт, связанных с ограниченным поступлением энергии.

Следовательно, амфибии, обитающие на территории, загрязненной радионуклидами, существуют в условиях измененной структуры трофических связей при сокращении объема пищевых ресурсов и повышенных энергозатратах, что не может не сказываться на общей устойчивости таких популяций и делает их более уязвимыми по отношению к естественным факторам среды.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вершинин В.Л., Гатиятуллина Э.З. Популяционная изменчивость размеров яиц остромордой лягушки в зависимости от уровня урбанизации // Экология. 1994. № 1. С. 95–100.

- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю.* Использование физиологических показателей амфибий в экологическом мониторинге // Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика. Екатеринбург, 1996. С. 10.
- Викторов А.Г.* Эколого-генетические стратегии дождевых червей на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 312–315.
- Гаранин В.И.* О некоторых аспектах роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте // Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 35–36.
- Гильманов Т.Г.* Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику позвоночных в наземных экосистемах. I. Основные модели. Пойкилотермные животные. М.: Изд-во МГУ, 1987. 180 с.
- Гиляров М.С.* Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1976. С. 12–29.
- Криволуцкий Д.А.* Радиоэкология сообществ наземных животных. М.: Энергоатомиздат, 1983. 86 с.
- Криволуцкий Д.А.* Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 269 с.
- Криволуцкий Д.А., Курчева Г.Ф., Тихомирова А.Л., Маракушина Л.П., Кожевникова Т.Л.* Фауна и экология почвенных животных территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 226–241.
- Леонтьева О.А.* Бесхвостые земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений в экосистемах Подмосквья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А., Гатиятуллина Э.З.* Использование амфибий в биоиндикационных исследованиях территории ВУРСа // Экология. 1996. № 5. С. 378–382.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л.* Некоторые цитологические особенности остромордой лягушки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1999. № 1. С. 30–35.
- Тестов Б.В.* Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. Пермь, 1993. 48 с.
- Ушаков В.А., Лебединский А.А., Грэфнер Н.М.* Анализ размерно-возрастной структуры популяции травяной лягушки на урбанизированной территории // Вестн. зоол. 1982. №2. С. 67–68.
- Черданцев В.Г., Лялков С.М., Черданцева Е.М., Северцов А.С.* Методы и результаты анализа экологической устойчивости популяций бурых лягушек при радиационном загрязнении // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 303–307.
- Шварц С.С.* Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976. С. 181–191.
- Hurlbert S.H.* The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V. 59. № 1. P. 67–77.
- Jorgensen C.B.* Factors controlling the ovarian cycle in a temperate zone Anuran, the toad *Bufo bufo*: food uptake, nutritional state and gonadotropin // J. Exp. Zool. 1982. V. 224. № 3. P. 437–443.
- May R.M.* The structure of food webs // Nature. 1983. V. 301. № 5901. P. 566–568.
- Seale D.B.* Amphibia // Anim. Energetics. 1982. V. 2. P. 467–552.