

УДК 591.53: 597.6

ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА ЗЕМНОВОДНЫХ КАК ОТРАЖЕНИЕ ГЛОБАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ

В.Л. Вершинин^{1,2} С.Д. Вершинина¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, 620144 Россия
E-mail: wow@irae.uran.ru

²Уральский Федеральный университет,
Екатеринбург, ул. Мира 19, 620002 Россия

Влияние локальных изменений климата на земноводных как отражение глобальных процессов. Вершинин В.Л., Вершинина С.Д. — На примере популяций амфибий крупной городской агломерации выполнен анализ многолетней динамики видового состава и структуры сообществ с позиций локального преобразования условий местообитаний в градиенте температур и ряда биотических и абиотических параметров. Установлены закономерности, связанные с существованием устойчивой термической аномалии на исследуемой территории, которая сопровождается периодическими и непериодическими феноменами. Показаны причины исчезновения ряда видов с урбанизированной территории, а также параметры, обеспечивающие экспансию вида-вселенца — *P. ridibundus* в условиях антропогенных ландшафтов в ходе неконкурентного замещения аборигенных видов амфибий. Обсуждаются случаи заболеваний и паразитарной инвазии, обусловленные синергетикой действия повышенных температур, загрязнителей, эвтрофикации в условиях урбанизации. Выявленная функциональная динамика, сформировавшаяся под действием локальных изменений климата отражает глобальные изменения в современной биосфере.

Ключевые слова: локальные изменения климата, амфибии, урбанизация, глобальные изменения, Средний Урал.

Influence of Local Climate Change on Amphibians as a Reflection of Global Processes. Vershinin V.L., Vershinina S.D. — On example of amphibian of big urban agglomerations analyzed long-term changes in species composition and community structure from the standpoint of local transformation of habitat conditions along with the temperature gradient and a number of biotic and abiotic parameters. The regularities related with the existence of a stable thermal anomalies in the study area, which is accompanied by periodic and non-periodic phenomena. The reasons of species disappearance from an urbanized area, as well as conditions, providing the expansion of invasive species — *P. ridibundus* in anthropogenic landscapes during non-competitive replacement of native amphibian species. The were discussed cases of diseases and parasitic infestation caused by synergy of high temperatures, pollutants, eutrophication under effect of urbanization. The identified functional dynamics, formed under the influence of local changes that reflects the global climate change in the modern biosphere.

Key words: local climate change, amphibians, urbanization, global change, Middle Urals.

Введение

В настоящее время большинство исследователей полагают, что сокращение численности амфибий и постепенное потепление климата — реальные события (Pounds, 2001). Так, первым всемирным герпетологическим конгрессом признано,

что состояние популяций амфибий в Австралии отражает глобальное снижение численности амфибий (Tyler, 1997).

В последнее время увеличивается число публикаций, авторы которых в значительной мере связывают глобальное сокращение численности земноводных с истончением озонового слоя в атмосфере и усилением ультрафиолетовой радиации, из-за которой повышается гибель кладок икры, особенно у тенелюбивых видов (Blaustein, 1994; Blaustein, Wake, 1995; Hileman, 1993; Kleiner, 1994; Scheller, 1995). Отмечается, что болезни глобально преследуют лягушек, жаб и саламандр. Известно, что новые виды хитридиевых грибов становятся причиной смертности амфибий (Schloegel et al., 2010) в США, Панаме и Австралии. В Британии иридо-вирусы вызывают гибель *Rana temporaria* и *Bufo bufo*, *Ambystoma tigrinum* — в Аризоне (Anderson, 1998).

Подтверждается предположение о связи исчезновения популяций земноводных с применением пестицидов (Sparling et al., 2001). Оказалось, что активность холинэстеразы понижена там, где популяции вида находятся в депрессивном состоянии. У квакш из таких популяций отмечается повышенное содержание поллютантов: эндосульфана и производных ДДТ.

Невозможно утверждать, что существует какой-либо один фактор, определяющий исчезновение земноводных. Это целый комплекс факторов, связанных с разрушением мест обитания амфибий (Halliday, 1993). В любом случае, сокращение численности земноводных, связанное с их повышенной чувствительностью к изменению водной и наземной среды, может служить предупреждением о начале глобальной экологической катастрофы (Halliday, 1998).

Сокращение популяций земноводных во многих районах планеты и рост в ряде случаев доли аномальных животных привели к повышению внимания исследователей к причинам эмбриональной и личиночной смертности, а также процессам морфогенеза в этой группе наземных позвоночных.

Материал и методы

Начиная с 1977 г. по настоящее время осуществляется мониторинг состояния местообитаний земноводных на территории крупной городской агломерации (г. Екатеринбург). Параллельно проводятся комплексные популяционные исследования амфибий: Объектом исследований служили встречающиеся в городской черте Екатеринбурга виды амфибий: сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dyb., 1870) обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* L., 1758), озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771), остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss., 1842), травяная лягушка (*Rana temporaria* L., 1758), населяющие урбанизированные территории, типизированные (Вершинин, 1980) в соответствии со степенью освоенности их человеком и уровнем загрязнения (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, К — загородная популяция). Изучали температурный режим, гидрохимию нерестовых водоёмов, динамику видового состава и структуры сообществ амфибий. Анализ крови проводили по унифицированному методу морфологического исследования форменных элементов крови в 2000–2008 гг. (Иванов, 1997; Предтеченский, 1950; Wismer, 1934). Учёты численности амфибий на пробных площадках размером 10 x 10 м проводили в июле–августе. После закладки площадки прочесывали и подстилку просматривали вручную. Время сбора материала — с конца апреля по конец сентября. Дисперсионный анализ выполнен в программном пакете Statistica for Windows 6.0.

Результаты и обсуждение

Температурный режим на территории городской агломерации Екатеринбурга сходен с ситуацией, характерной для большинства крупных городов — в центральной части температура на 1–2°C выше, чем на окраинах (Одум, 1975). В зонах много- и малоэтажной застройки майские среднемесячные температуры водоёмов достоверно выше примерно на 3°C ($p < 0,0001$), чем в лесопарковой зоне и за городом. Урбанизированные территории отличают высокие майские среднемесячные температуры водоёмов в зонах много- и малоэтажной застройки ($F = (3,1158) = 25,743$; $p < 0.00001$), предел их минимальных значений больше на 2,5–3,5°C (табл. 1).

Скорость роста и онтогенеза земноводных в значительной степени определяются температурными условиями (Doms, 1916; Douglas, 1948). Размножение на урбанизированных территориях начинается раньше, что связано с более ранним прогревом водоёмов и почвы. Высокая разнородность среды обитания в городской черте, в том числе и температурного режима, приводит к расширению лимитов сроков размножения в сравнении с загородными популяциями.

Аборигенные виды амфибий Среднего Урала ориентированы на сравнительно короткий весенне-летний период, за который они должны успеть отложить икру, а потомство — завершить метаморфоз и успешно перезимовать. Тем не менее в лесопарковой зоне города и на загородных территориях всегда существовали местообитания, в которых из-за локальных микроклиматических особенностей часть личинок не успевала завершить метаморфоз к моменту наступления холодов и погибала.

На фоне существующих зональных различий в градиенте урбанизации отмечены многолетние тенденции, связанные с размыванием и удлинением весеннего периода (ранняя и затяжная весна), с одной стороны, и с затяжной тёплой осенью — с другой, в течение последних 15 лет (1997–2012 гг.). По температурному режиму (в отличие от градиента загрязнения и трансформации растительной компоненты) за тридцатилетний период наблюдений произошло сглаживание межзональных различий. Это выражается, как правило, в позднем и растянутом периоде икротетания, а также полной «финализации работы» самых холодных водоёмов лесопарковой зоны, где в первое (и частично второе) десятилетие выход сеголеток остромордой лягушки затягивался до наступления холодов и установления снегового и ледового покровов, что в последний раз наблюдалось в 1996 г. Сроки начала размножения при этом в большинстве случаев остались в прежних

Таблица 1. Среднемесячные температуры начальных этапов развития амфибий в градиенте урбанизации (суммарно за 1980–2013 гг.).

Table 1. Average temperatures of the initial stages of amphibians in a gradient of urbanization (summarized for 1980–2013).

Зона	t°C	Lim.	N
II	14,7 ± 0,28	4,5-28,5	268
III	13,5 ± 0,25	3,5-27,0	338
IV	11,8 ± 0,24	1,0-28,0	361
K	11,7 ± 0,33	2,0-28,0	195

Примечание. II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, K — загородная популяция.

пределах или даже сдвинулись на позднее время (начало — 9 мая в 2011 г.) — начало икрометания 13.04–10.05. окончание — 21.04–16.05. Развитие же завершается позже, так если в первые 20 лет наблюдений начало метаморфоза остромордой лягушки на селитебных территориях отмечалось 3.06–08.06, то в последнее десятилетие это происходит не ранее 27.06–6.07.

Кроме сдвига сроков развития, условия ранней затяжной весны привели к снижению фенотипического проявления рецессивной мутации — депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки. Проявление этого признака связано с действием весенних заморозков на отложенную икру (Вершинин, 2004). В связи отсутствием отрицательных температур в этот период в течение последних 7 лет встречаемость депигментации радужины с 2002 года составляла не более 2 %, а с 2006 г. менее 1 %.

Распространение озёрной лягушки за пределы естественного ареала на восточном склоне Среднего Урала стало возможно исключительно благодаря хозяйственно-производственной деятельности человека и наличию связанных с ней локальных термальных аномалий. Первое размножение вида-вселенца — озёрной лягушки — было отмечено в 1980 г. и ранее происходило не каждый год — за 35 лет наблюдений — 26 раз. Неуспех размножения озёрной лягушки определялся недостатком тепла и ранним похолоданием. Так, в 1986 г. в результате резкого похолодания 16 сентября 1986 года головастики ушли в зимовку и погибли. По этим причинам численность *P. ridibundus* за ряд лет в разных участках городской территории существенно флуктуировала. Начиная с 1988 года размножение данного вида на городской территории отмечается ежегодно. С 1998 года распространение озёрной лягушки достигло лесопарковой зоны города, а в 2001 году отмечен первый выход *P. ridibundus* за пределы границ городской агломерации. К настоящему моменту в пределах границ городской агломерации существует 5 постоянных популяций.

С появлением еще одного инвазивного вида (ротана — *Perccottus glenii* — угрожающего воспроизводству амфибий (Решетников, 2001)) на территории 2 городских лесопарков (Калиновские разрезы и парк Лесоводов России) связано исчезновение с 2008 г. части нерестилищ сибирского углозуба.

Анализ распространения травяной лягушки (наиболее приуроченного к водной среде вида местных бесхвостых амфибий показал, что *P. ridibundus* отмечена в тех же местообитаниях, где встречалась или встречается *R. temporaria*, исчезающая последние десятилетия из антропогенно преобразованных ландшафтов.

Так, на территории Екатеринбурга средняя плотность травяных лягушек в зонах многоэтажной и малоэтажной застройки в 1984 г. составляла у взрослых 100 и 88,9 ос/га, у сеголеток — 150 и 44,4 ос/га соответственно. К 2005 году плотность взрослых *R. temporaria* на селитебной территории снизилась в обеих зонах до 12,5 ос/га, а в 2008 г. она полностью исчезла из зоны многоэтажной застройки (рис. 1).

Распространение травяной лягушки на урбанизированных территориях ограничено, что определяется особенностями биологии вида — зимовка протекает в поймах, в ямах с ключами; кроме того, она более влаголюбива, чем *R. arvalis*. В сравнении с озёрной и остромордой лягушкой этот вид обладает низкой выживаемостью в условиях урбанизированной среды (Вершинин, 2006; Вершинин, Трубецкая, 1992).

Установлено, что содержание гемоглобина у травяной лягушки существенно выше чем у остромордой и озёрной, что связано с тем, что она является водно-зимующей формой бурых лягушек, которые проводят период зимней спячки на дне водоёмов в условиях дефицита кислорода. Установлено, что у озёрной лягуш-

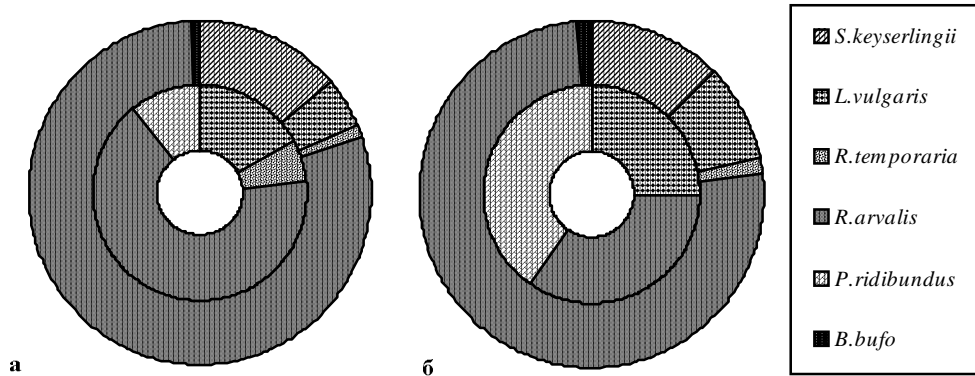


Рис. 1. Изменение структуры видового сообщества амфибий на урбанизированной территории (внешнее кольцо — лесная территория, внутреннее — зона многоэтажной застройки; а — 2006 г, б — 2008 г.).

Fig. 1. Changes in amphibians species community structure on urbanized territory (external circle — forest, internal — zone of multistorey building).

ки, которая связана с водой на протяжении всего жизненного цикла и также зимует в воде, содержание гемоглобина сравнительно невысоко, т. к. у водных амфибий средство дыхательного пигмента с кислородом существенно выше (Просер, 1977).

Для *R. temporaria* высокие концентрации гемоглобина в крови оказываются параметром, ограничивающим возможность существования вида в условиях антропогенной эвтрофикации, химического и теплового загрязнения водоемов. Высокие температуры и наличие сероводорода в воде городских водоемов, связанное с большим количеством органики, вызывают снижение концентраций растворенного кислорода пригодных для зимовки мест травяной лягушки. По нашим данным, чувствительность к антропогенной трансформации среды растет в ряду от озёрной лягушки к травяной (Вершинин, Вершинина, 2012).

Высокие концентрации гемоглобина в крови не являются, в данном случае, показателем, обеспечивающим преимущество в условиях урбанизации. Уровень гемоглобина в крови оказывается маркером чувствительности земноводных к антропогенной трансформации среды, именно *R. temporaria* первой из рассматриваемых видов лягушек исчезает с урбанизированных территорий. Сравнение спектров питания озёрной и бурых лягушек, населяющих одни и те же городские местообитания, не выявили наличия конкуренции между аборигенными видами и *P. ridibundus* (Вершинин, Ильина, 2003). Скорее всего, озёрная лягушка заполняет освободившиеся ниши нативных видов земноводных в ходе их неконкурентного замещения.

Изучение многолетних трендов показало, что наличие устойчивой температурной аномалии на урбанизированной территории сопровождается рядом периодических и непериодических феноменов. Поллютанты и другие стрессорные антропогенные воздействия, действуя синергически, могут приводить к ослаблению иммунной системы амфибий, таким образом делая животное более уязвимым по отношению к заболеваниям и паразитарным инвазиям (Szuroczki, Richardson, 2009).

Вероятно, именно результатом сочетанного действия изменения темпера-

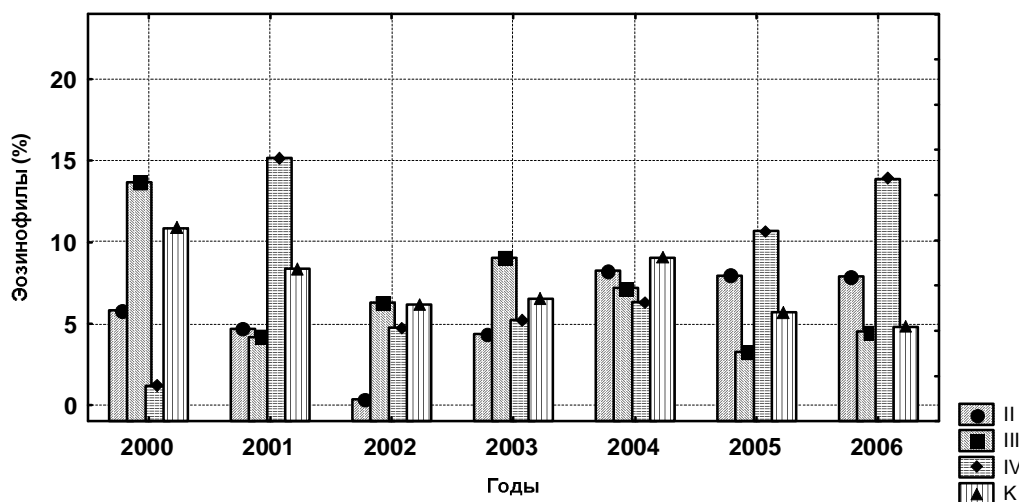


Рис. 1. Многолетняя динамика доли эозинофилов в популяциях остромордой лягушки в градиенте урбанизации.

Fig. 1. Long-term dynamics of eosinophyls share in the populations of moor frogs in a gradient of urbanization.

турного режима, эвтрофикации, загрязнения, являются периодические пики паразитарных инвазий у сеголеток остромордой лягушки в популяциях лесопарковой зоны города.

Многолетняя динамика флуктуаций уровня эозинофилии отражает пики высокой инвазированности животных из популяций лесопарковой зоны (рис. 2).

Действие такой опасной грибковой инфекции как хитридиомикоз для территории России изучено мало. Достоверные сведения об этом заболевании отсутствуют либо требуют тщательной проверки (Трубецкая, 2011). Тем не менее популяции городских агломераций подвержены повышенному риску подобных заболеваний в силу комплексного преобразования микроклиматических условий, ослабленности иммунной системы, роста гомозиготности (Ross-Gillespie et al., 2007), а также увеличения локальной плотности животных в силу сокращения наземной части местообитаний.

Так, в 70-е годы в лесопарковой зоне города отмечались грибковые поражения *S. keyserlingii*. В 1988 г. в популяции обыкновенного тритона из зоны многоэтажной застройки была зафиксирована гибель всей новой генерации тритонов от поражения гифами гриба (предположительно *Saprolegnia*). Грибковые заболевания среди сеголеток *L. vulgaris* в популяциях селитебных территорий отмечены с частотой от 2,3 до 70,6 %.

В 2002 году в одном из лесопарков (Шарташском) были отмечены случаи некроза передних конечностей у остромордой лягушки, причина которых осталась невыясненной. В 2009 г. у озёрной лягушки в лесопарковой зоне (Калиновские разрезы и у остромордой на территории зоны малоэтажной (ост. Контрольная) и многоэтажной застройки (ул. Ясная) отмечены случаи грибкового поражения кожных покровов (изъязвления). Также в лесопарковой зоне (Юго-Западный лесопарк) в 2011 г. отмечен случай остановки развития и гибели всех отложенных в водоем кладок остромордой лягушки и углозуба. Подобный случай был описан в 1978 г. для Шарташского лесопарка. Как правило, подобные явления носят локальный и непериодический характер, что не ведет к вымиранию популяций, как это происходит в случае хитридиомикозов.

Таким образом, специфика популяций и функциональная динамика сопутствующих процессов, сформировавшиеся под действием локальных изменений климата, отражают ряд глобальных изменений, происходящих в современной биосфере.

- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. — Свердловск, 1980. — С. 5–6.
- Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология. — 2004. — № 1. — С. 69–73.
- Вершинин В.Л. Жизненная стратегия амфибий-экзоантропов — анализ причин исчезновения // Тезисы IX Всероссийского популяционного семинара «Особь и популяция — стратегии жизни», октябрь 2006 г. — Уфа, 2006. — С. 40–46.
- Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. — Екатеринбург, 1992. — С. 12–20.
- Вершинин В.Л., Ильина О.В. Взаимоотношения озерной лягушки (*Rana ridibunda* L.) с автохтонными видами — *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L. на территории городской агломерации // Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах. — Днепропетровск : ДНУ, 2003. — С. 193–194.
- Иванов М.Г. Методы герпетологических исследований. — М. : Наука, 1997. — С. 106–138.
- Одум Ю. Основы экологии. — М. : Мир, 1975. — 740 с.
- Предтеченский В.Е. Лабораторные методы исследования. — М. : Медгиз, 1950. — 805 с.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. М. : Мир, 1977. — 2. — 576 с.
- Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percocottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Ж. общ. биол. — 2001. — 62, № 4. — С. 352–361.
- Трубецкая Е.А. Chytridiomycosis у личинок *Rana arvalis* Nilsson на Среднем Урале // Успехи современного естествознания. — 2011. — № 12. — С. 10–13.
- Anderson I. Is it too late to halt the world's amphibian plagues? // New Sci. — 1998. — 159, № 2144. — P. 21.
- Blaustein A.R. Amphibians in a Bad light. What is killing the eggs of Oregon's western toad? // Natur.Hist. — 1994. — 103, № 10. — P. 32–37.
- Blaustein A.R., Wake D.B. The puzzle of declining amphibian populations // Sci.Amer. — 1995. — 272, № 4. — P. 56–61.
- Doms H. Über den einfluss der temperatur auf wachstum und differenzierung der organe während der entwicklung von *Rana esculenta* // Arch. f.Mikr. Anatom. — 1916. — 87. — S. 60.
- Douglas R. Temperature and rate of development of the eggs of British Anura // Journ. Anim. Ecology. — 1948. — 17, № 2. — P. 189–192.
- Halliday T.R. Declining amphibians in Europe, with particular emphasis on the situation in Britain // Environ. Rev. — 1993. — 1. — P. 21–25.
- Halliday T.R. Where have all the frogs gone? // People and Planet. — 1998. — 7, № 4. — P. 22–23.
- Hileman B. Amphibian population loss tied to ozone thinning // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. und Inst. — 1993. — 90. — P. 197–207.
- Kleiner K. Ozone hole could be killing amphibians // New Sci. — 1994. — 141, № 1915. — P. 7.
- Pounds J.A. Climate and amphibian declines // Nature (Gr. Brit.). — 2001. — 410, № 6829. — P.639–640.
- Ross-Gillespie A., O'Riain M.J., Keller L.F. Viral epizootic reveals inbreeding inbreeding mammal // Evolution. — 2007. — 61, № 9. — P. 2268–2273.
- Scheller W.G. The sky above and the mud below // Sanctuary. — 1995. — 34, № 4. — P. 18–20.
- Schloegel L.M., Daszak P., Cunningham A.A., Speare R.B. Two amphibian diseases, chytridiomycosis and ranaviral disease, are now globally notifiable to the World Organization for Animal Health (OIE): an assessment // Diseases of aquatic organisms. — 2010. — 92. — P.101–108.
- Szuroczki D., Richardson J.M.L. The role of trematode parasites in larval anuran communities: an aquatic ecologist's guide to the major players // Oecologia. — 2009. — 161. — P. 371–385.
- Sparling D.W., Fellers G.M., McConnell L.L. Pesticides and amphibian population declines in California, USA // Environ. Toxicol. and Chem. 2001. — 20, № 7. — P. 1591–1595.
- Tyler M.J. The state of knowledge of Declining frog Populations in Australia // Herpetol.'97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 Aug., 1997). — Prague, 1997. — P. 212.
- Wismer H. Untersuchungen über die physikalischen Elemente des Blutes von *Rana temporaria* // Biologia generalis. — 1934. — 10, № 1. — S.1–16.