ISSN 0367-0597

Номер 5 Сентябрь - Октябрь 2001

ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

http://www.maik.ru

"НАУКА"
МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 5, с. 343–354

УДК 591:597.6

СПЕЦИФИКА ФОРМИРОВАНИЯ ВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ В ТЕХНОГЕННЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТАХ

© 2001 г. **В. Н. Большаков, О. А. Пястолова, В. Л. Вершинин**

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

Поступила в редакцию 28.11.2000 г.

Для выявления путей формирования видового состава, функциональной, физиологической и фенотипической специфики популяций на техногенных и урбанизированных территориях изучены мышевидные грызуны, амфибии, почвенные беспозвоночные. Показано, что на фоне снижения общей численности и биомассы животных наблюдается дробление сплошных ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнородности, складывается своеобразная динамика численности. Сокращается видовое разнообразие, в то же время появляются виды, не характерные для естественных экосистем данной территории. Установлены изменения в стратегии размножения и стратегии использования пищевых ресурсов видовых сообществ мелких млекопитающих и земноводных.

Ключевые слова: экология сообществ, устойчивость экосистем, мышевидные грызуны, амфибии, почвенные беспозвоночные, антропогенная трансформация среды.

В современных условиях человечество можно рассматривать как уникальный интегрирующий компонент биосферы. Его мощное влияние качественно преобразует экосистемы Земли. В ответ на изменение внешней среды и отдельные виды, и их сообщества отвечают активным приспособлением. Происходящие процессы представляют собой естественную реакцию сообществ, которую можно рассматривать как микроэволюционные преобразования на популяционном уровне (Шварц, 1974). Именно по этим причинам урбанизированные и техногенные экосистемы – одни из самых интересных объектов для экологов, удобный естественный полигон для изучения быстрой микроэволюции популяций, нормы реакции, диапазона изменчивости, толерантности и адаптивных возможностей. В условиях пространственной изоляции, низкой численности, измененной химии среды и других ее параметров многие закономерности популяционной динамики и микроэволюционных преобразований приобретают ярко выраженный, рельефный характер.

Новые омоложенные биогеоценозы, не обладающие внутренней сбалансированностью, характерной для древних сообществ, отличаются меньшей степенью самостоятельности; число доминирующих видов в таких биогеоценозах резко сокращается, стабильность сообщества поддерживается биологической пластичностью и популяционной внутривидовой разнородностью вида-доминанта (Шварц, 1976). Это влечет за собой изменения в видовом составе, численности, а также других популяционных параметров, играющих важную роль в формировании стабильных и продуктивных биологических сообществ. В такой ситуации говорят о снижении биологического разнообразия. Поскольку реакция животных на различные дозы загрязняющих веществ неодинакова (Пястолова и др., 1989), то при изучении влияния на организмы антропогенных факторов следует учитывать их биологические особенности, норму реакции, место и роль в структуре трофических связей и т.п. К сожалению, работ, в которых бы на примере конкретных ситуаций были исследованы закономерности изменения параметров биоразнообразия в градиенте антропогенных факторов, крайне мало.

В настоящей работе проанализировано изменение показателей биоразнообразия экосистем в градиенте техногенного загрязнения и урбанизации.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения включали сбор информации на разных уровнях организации – экосистемном, видовом, популяционном, организменном, цитологическом. Поскольку популяционные механизмы играют большую роль в поддержании биогеоценотического равновесия, наибольшее внимание мы уделили популяционному подходу.

Нами проведено комплексное изучение структурно-функциональной специфики измененных человеком биоценозов: детально проанализирован видовой состав антропогенных сообществ

мышевидных грызунов, земноводных и почвенных беспозвоночных; охвачены виды, играющие существенную роль в потоках вещества и энергии. В работе широко использованы оценки биологического разнообразия сообщества и составляющих его популяционных параметров; при этом понятие "биологическое разнообразие" включает генетическую вариабельность видов, популяций, жизненных форм, разнообразие видовых комплексов и их взаимодействий, структурно-функциональную изменчивость экосистем и процессов, на которые они влияют или от которых зависят.

В качестве объектов наблюдений использованы три группы живых организмов: почвенные беспозвоночные (главным образом сем. Elateridae), земноводные (сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* Dyb., 1870, обыкновенный тритон – *Triturus vulgaris* L., 1758, озерная лягушка – *Rana ridibunda* Pall., 1771, остромордая лягушка – *R. arvalis* Nilss., 1842, травяная лягушка – *R. temporaria* L., 1758), мелкие млекопитающие – преимущественно *Microtus arvalis* Pall., 1779 (обыкновенная полевка) и *Cleithrionomys glareolus* Schr., 1780 (рыжая полевка).

Изучение мелких млекопитающих на техногенных территориях, связанных с добычей полезных ископаемых, проводилось на 30 отвалах и карьерах Свердловской, Пермской и Челябинской областей. По степени освоения отвалов и карьеров мелкими млекопитающими их можно условно разделить на три группы: 1) отвалы, на которых возможны поселения одного или нескольких видов; 2) территории, на которых были обнаружены следы жизнедеятельности (норы, помет) и отлавливались лишь единичные особи некоторых видов; 3) отвалы, на которых при обследовании не было обнаружено никаких следов жизнедеятельности. К первой группе мы относим следующие территории: дражные отвалы среднего возраста (20–30 лет и более), старые отвалы угольных шахт (70–80 лет), заросшие торфополя, небольшие по нарушенной площади (2–3 га) строительные и рудные карьеры, дореволюционные рудники. На обследованных отвалах и карьерах Среднего Урала было обнаружено 15 видов мелких млекопитающих трех отрядов: грызуны (Rodentia) – 12 видов, насекомоядные (Insectivora) – 2 вида, хищные (Carnivora) – 1 вид (Куликова, Большаков, 1984).

Влияние индустриальных загрязнений изучалось на территориях Среднеуральского металлургического комбината (г. Ревда) и в районе Карабашского медеплавильного комбината во вторичных березняках разнотравных и березняках злаково-разнотравных, господствующих в настоящее время на месте бывших сосновых лесов с примесью пихты и ели. Исследовался мезофитный вариант этих березняков, расположенных в нижних частях склонов на бурых горно-лесных почвах. Контрольная площадь была выбрана в 130 км от Карабашского комбината, в массиве г. Иремель, достоверно вне зоны действия выбросов комбината. Также изучалось влияние загрязнения среды нефтегазодобывающим комплексом – Тевлинско-Рускенское нефтегазоконденсатное месторождение. В обоих случаях объектами исследования были почвенные беспозвоночные и мелкие млекопитающие. Популяции земноводных и мышевидных грызунов урбанизированных ландшафтов изучали на территории Ямала в районе Бованенковского газоконденсатного месторождения (ГКМ), а также в техногенных и городских ландшафтах Северного (г. Серов), Среднего (г. Екатеринбург) и Южного (г. Челябинск) Урала. В качестве контрольных во всех случаях использованы загородные, относительно мало измененные человеком территории и природные резерваты (Висимский заповедник, природный парк "Оленьи ручьи").

Для изучения особенностей роста и развития амфибий в условиях урбанизированных ландшафтов проведен шестикомпонентный анализ воды всех основных нерестовых водоемов по окончании метаморфоза (конец июля–август). Определяли общую минерализацию воды, содержание ионов Cl^-, SO_4^{2-}, CO_3^{2-}, NO_2^-, NO_3, NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, биологическое потребление кислорода ($БПК_5$), перманганатную окисляемость, содержание нефтепродуктов и экстрагируемых веществ. Кроме того, в воде нерестовых водоемов измеряли содержание свинца, железа, синтетических поверхностно-активных веществ.

В экспериментальных исследованиях по изучению толерантности икры и выживаемости эмбрионов и личинок использовали головастиков остромордой лягушки, полученных из икры, взятой в природной популяции, в 23 км от г. Екатеринбурга. При работе с комплексом почвенных беспозвоночных на пробных площадках в каждом из участков отбиралась 31 проба размером 0.25 × 0.25 м. В районе Карабашского медеплавильного комбината содержание тяжелых металлов (Pb, Cu, Cd, Mn, Zn, Fe, Co, Ni) определяли в снеговых пробах.

Наиболее важными показателями биоразнообразия, отражающими степень трансформации, а также качество среды обитания, служат ценотические, демографические, морфологические, феногенетические и цитогенетические группы признаков. Ценотические признаки представляют собой такие характеристики биоразнообразия сообществ, как общее обилие, видовое разнообразие, распределение видов по их биоценотической значимости. Демографические признаки характеризуют популяционно-структурные и популяционно-

функциональные параметры, включающие пространственную структуру, соотношение полов, функционально-возрастную и миграционную структуру, показатели воспроизводства и смертности, которые отражают степень благополучия существования вида в естественной среде обитания, его биологический успех и общую приспособленность (Шилов, 1977). Определение возраста *R. arvalis* проведено методом скелетохронологии (Смирина, 1980).

Морфологические и феногенетические признаки традиционно используются в исследованиях, связанных с изучением влияния факторов среды, включая загрязнение территории, на индивидуальное развитие организмов в популяциях. С этой целью применяются методы, основанные на встречаемости различных нарушений морфогенеза, а также оценки стабильности индивидуального развития по проявлениям флуктуирующей асимметрии билатеральных структур на популяционном уровне. Нами проведено изучение встречаемости различных типов морфологических аномалий у амфибий.

Цитогенетический анализ выполнен на роговой оболочке глаза обыкновенных полевок и сеголеток остромордой лягушки (Гатиятуллина, 1990). При исследовании тканевого роста определяли клеточную плотность, подсчитывая число клеток в поле зрения микроскопа, ограниченного прямоугольной диафрагмой площадью 3025 мкм^2, среднюю величину эпителиальной клетки в мкм^2. На тех же препаратах определяли митотическую активность – просматривали 100 полей зрения на препарате, учитывая делящиеся клетки среди 15 тыс. их общего количества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Реакция мелких млекопитающих на загрязнение среды и урбанизацию

Мелкие млекопитающие, являясь важным компонентом естественных экосистем и агроценозов, широко используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях, в том числе и тех, которые затрагивают проблемы антропогенных трансформаций среды. Это многочисленная группа животных, которая в силу своего положения в трофических цепях экосистем непосредственно воспринимает давление тех или иных негативных факторов среды на больших территориях и поэтому может служить основой для индикации нарушенности среды.

Исследование фауны мелких млекопитающих в зеленых массивах города в сравнении с окружающей природной средой представляет интерес по нескольким причинам. Во-первых, важно знать основные закономерности последствий воздействия крупных городов на природные сообщества, способствующие ускорению эволюционных процессов в антропогенных экосистемах (Захаров, Сергиевский, 1984). Некоторые из примеров высоких темпов микроэволюции стали уже хрестоматийными (Шварц, 1974). Кроме того, изучение мелких млекопитающих в городской среде представляет и практический интерес: по результатам изменения видового и демографического состава сообществ мы можем судить о степени нарушенности среды. Популяции, обитающие в урбанизированных ландшафтах, в результате процесса "синурбизации" по многим параметрам отличаются от популяций, населяющих естественные экосистемы (Andrzejewski et al., 1978). Среди млекопитающих, вовлеченных в процесс синурбизации, особого внимания заслуживают несинантропные виды. Пока еще мало известно о процессах их адаптации к жизни в урбанизированных условиях, способности давать резкие вспышки численности в условиях города и этим способствовать росту эпидемиологической опасности.

Изучение фауны мелких млекопитающих различных техногенных территорий Среднего Урала показало, что освоение отвалов происходит прежде всего за счет широко распространенных и экологически пластичных видов, способных заселять многие антропогенные ландшафты: это обыкновенная и рыжая полевки, обыкновенная бурозубка. Обыкновенная полевка была обнаружена на 12 различных отвалах, причем значительно доминировала в уловах на дражных, угольных, строительных (52.3–89.8%). Высокая экологическая пластичность, значительная синантропность вида позволяют ему проникать на нарушенные хозяйственной деятельностью территории, а при наличии достаточных кормовых и защитных условий поселяться на них: рыжая полевка была отмечена на 9 отвалах, значительно преобладала в выборках на торфяниках и угольных отвалах. Обыкновенная бурозубка обнаружена на 11 отвалах, хотя наибольшее обилие вида отмечено также на торфяниках (24.6%). Однако следует отметить, что, несмотря на высокую встречаемость бурозубок, в выборках преобладали сеголетки, взрослые размножающиеся особи не обнаружены. Характерные для бурозубок места обитания с толстой лесной подстилкой, богатой кормом, здесь отсутствуют. Видимо, это одна из причин, препятствующих заселению бурозубками отвалов. Большое количество самцов и самок-сеголеток на отвалах может быть связано также с большой подвижностью бурозубок: по данным В.Е. Карулина и др. (1974), длина суточного пробега бурозубок составляет 1.1–2.5 км.

Появление на отвалах других видов мелких млекопитающих (полевой, лесной мыши, полевки-экономки, куторы и др.) лимитируется скудной кормовой базой, ограниченным числом укрытий и пригодных для обитания стаций. Редки-

ми, по-видимому, случайными на отвалах Среднего Урала были домовая мышь, хомяк обыкновенный, красно-серая и темная полевки, ласка. Сравнение видового состава и количественных соотношений мелких млекопитающих на дражных отвалах Среднего Урала и в окружающих биотопах обнаружило существенные изменения фаунистических комплексов, связанных с преобразованием условий обитания животных человеком. Восстановление фауны происходит в первую очередь за счет лесных полевок, в то время как в исходных условиях (коренных лесах) основу населения составляют бурозубки (Куликова, Большаков, 1984).

Обобщение феноменологии реакций сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные загрязнения (тяжелые металлы, кислые газы, органические поллютанты) показало, что ценотический отклик сообщества на техногенные загрязнители определяется взаимодействием внутренней природы ценоза и интенсивностью пространственной локализации действующих агентов. Основной механизм воздействия техногенных загрязнителей на сообщества заключается в их опосредованном влиянии на экологическую емкость и структурированность среды. В результате уменьшения экологической емкости снижается суммарное обилие видов сообщества, тогда как видовое разнообразие в зависимости от изменения структурированности среды либо снижается, либо возрастает (Лукьянова и др., 1994). Рост мозаичности среды обусловливает увеличение видового разнообразия в сообществах с исходно высоким уровнем доминирования при воздействии на них стрессирующих факторов среды слабой или умеренной интенсивности, тогда как при значительных техногенных нагрузках видовое разнообразие данных сообществ сокращается. Реакция мелких млекопитающих на техногенные загрязнители в существенной степени зависит от трофоэкологической специфики видов: консументы более высокого порядка обладают большей чувствительностью к техногенным загрязнениям.

В результате воздействия техногенных загрязнений изменяются показатели суммарного обилия видов мелких млекопитающих в сообществе, которые связаны с техногенной нагрузкой отрицательной зависимостью. Различные типы загрязнения могут влиять на показатели видового разнообразия, выравненности и числа видов в сообществе, а также на параметры, отражающие долевое участие и обилие видов разных экологических групп в сообществе мелких млекопитающих (Лукьянова и др., 1994). Тип, уровень и амплитуда популяционной динамики численности мелких млекопитающих существенно модифицируются под действием факторов техногенного загрязнения, причем отклик популяции существенно зависит как от природы агентов загрязнения, их интенсивности, локализации и экспансии, так и от экологической специфики вида, положения популяции в ареале и типа среды обитания.

При значительных загрязнениях среды выбросами металлургического производства популяционная динамика численности приобретает дизъюнктивный (разорванный) характер, присущий нестабильным временным поселениям мелких млекопитающих в субоптимальных местообитаниях (Лукьянова и др., 1994). Численность в этих условиях поддерживается на низком уровне за счет регулярной иммиграции животных из сохранившихся донорных местообитаний. При этом маргинальные популяции мелких млекопитающих более чувствительны к воздействию факторов техногенного загрязнения в сравнении с популяциями из центра видового ареала. В условиях умеренных широт техногенная нагрузка средней интенсивности, как правило, приводит к возрастанию временной амплитуды популяционной динамики, присущей маргинальным популяциям. При локальных загрязнениях среды (нефтезагрязнения и др.) на небольших по площади участках, образующих определенную территориальную мозаику, тип динамики численности мелких млекопитающих, как правило, не меняется, а амплитуда динамики вследствие снижения верхнего предела экологической емкости среды приобретает более "сглаженный" характер.

Демографический ответ популяций мелких млекопитающих на факторы техногенного загрязнения определяется как интенсивностью, продолжительностью, постоянством воздействия и природой техногенных поллютантов, так и биологической спецификой видовых и популяционных систем, активно противостоящих стрессирующим воздействиям. Несмотря на значительное разнообразие демографических откликов популяций мелких млекопитающих на факторы техногенного загрязнения, при эколого-популяционном исследовании даже незначительной продолжительности (порядка нескольких лет) могут быть выявлены основные техногенные эффекты – увеличение доли прибылых, повышение фактической плодовитости и интенсивности созревания сеголеток, снижение величины доимплантационных потерь.

Кроме перечисленных экологических параметров, для оценки состояния популяций мелких млекопитающих были использованы цитологические показатели. Известно, что клетки эпителия роговицы глаза постоянно делятся, так как покровная ткань выполняет защитную функцию. Динамика митотической активности эпителия роговицы глаза оказалась хотя и трудоемким, но достаточно информативным показателем. Митотическая активность эпителия роговицы глаза обыкновенных полевок, отловленных в 4–5 км от

источника эмиссии, значительно ниже, чем у контрольных животных, и составила соответственно 32.32 ± 6.0 и 50.22 ± 6.0 при уровне значимости 0.05. Известно, что интенсивность клеточного деления находится в зависимости от физиологического состояния животных. Выявлено значительное количество аномальных митозов у животных из загрязненной зоны по сравнению с контрольными: 11.8 и 7.4% соответственно.

Можно предложить следующую схему биологических показателей, отражающих изменения в биоразнообразии мелких млекопитающих под действием антропогенных факторов, включающую уровень сообществ, популяций и отдельных особей.

1. Ценотические показатели:

1.1. Видовой состав сообществ мелких млекопитающих в экосистемах.

1.2. Общее обилие мелких млекопитающих.

1.3. Анализ распределения видов по их экологической валентности.

2. Демографические показатели:

2.1. Численность.

2.2. Пространственная структура популяции.

2.3. Соотношение полов.

2.4. Функционально-возрастная структура популяции: а) возрастная структура популяции; б) число генераций; в) функциональная структура популяции.

2.5. Миграционная структура и подвижность населения.

2.6. Показатели воспроизводства популяции: а) плодовитость животных разных возрастных групп; б) потенциальная плодовитость животных; в) общая интенсивность репродукции; г) продолжительность разных стадий цикла сперматогенеза; д) индекс релаксации; е) спермограмма; ж) функциональное состояние инкреторных клеток; з) определение числа желтых тел в яичнике.

2.7. Показатели смертности: а) удельная смертность животных разных демографических групп; б) пре- и постимплантационная смертность.

2.8. Параметры оборота популяции: а) срок наступления репродуктивной зрелости; б) продолжительность жизни; в) удельная скорость обновления популяции.

3. Морфологические и феногенетические показатели.

3.1. Морфогенетические аберрации и уродства в популяциях млекопитающих: а) тератологические нарушения экстернальных признаков; б) морфофизиологические отклонения; в) аберрации в строении скелета млекопитающих.

3.2. Эпигенетическая изменчивость популяций млекопитающих: а) динамика частот морфогенетических аберраций во времени; б) уровень дифференцированности колониальных поселений.

3.3. Билатеральные структуры скелета: а) дисперсия флуктуирующей асимметрии количественных признаков скелета мелких млекопитающих; б) частота морфогенетических аберраций на особь; в) факториальная и стохастическая компоненты флуктуирующей асимметрии.

3.4. Морфофизиологические индикаторы состояния популяций для мониторинга загрязненных территорий: а) экспериментальный выбор адекватных морфофизиологических признаков-индикаторов; б) многомерный морфофизиологический анализ популяций и внутрипопуляционных группировок.

4. Цитогенетические показатели:

4.1. Генотоксический эффект антропогенного загрязнения агроценозов (оценка с помощью индикаторных видов): а) частота разрывов хромосом; б) встречаемость анеуплоидных клеток.

Изучение влияния процессов урбанизации на мелких млекопитающих позволило выявить ряд закономерностей в формировании видового состава и демографических параметров сообществ грызунов и бурозубок в каждом из обследованных лесопарков г. Екатеринбурга. Просветление леса и снижение густоты травяного покрова приводит к уменьшению укрытий для мелких млекопитающих и снижению их численности. Видовое разнообразие зависит от разнообразия биотопов лесопарков. Именно уровень беспокойства и наличие укрытий, а не загрязнения промышленности или выбросы транспорта и его шум в первую очередь влияют на численность мелких млекопитающих (Chernousova, 1995).

Показателем трансформации естественного лесного сообщества можно считать появление в составе лесных сообществ грызунов нехарактерного для них вида *Apodemus agrarius*. В некоторых местах он достигает высокой численности, становясь фоновым видом сообщества, т.е. этот вид является индикатором определенного порога трансформированности естественного лесного сообщества.

Наиболее существенным результатом роющей деятельности грызунов на почвенные процессы тундры Среднего Ямала на территориях, не нарушенных хозяйственной деятельностью человека и подвергшихся сильному антропогенному воздействию в результате разработки Бованенковского ГКМ, можно считать развитие бугорковато-скважинного нанорельефа на поверхности почвы, что способствует повышению ее аэрации и глубины промачивания. Исследования на антропогенно нарушенных территориях (нефтегазоразработки на Северном Ямале) позволяют предложить сравнительную количественную оценку роющей деятельности грызунов в качестве инди-

Таблица 1. Содержание тяжелых металов в снеге в окрестностях Карабашского медеплавильного комбината (10^{-9} г/г)

Направление и расстояние от источника загрязнения, км	Mn	Zn	Cu	Fe	Cd	Co	Pb	Ni
ЮВ – 3.5	35.9	214.0	251.0	2378.0	1.53	0.74	443.0	8.42
ЮВ – 6.5	54.1	394.0	1116.0	758.0	8.45	1.79	314.0	7.90
ЮВ – 7.5	54.1	432.0	857.0	716.0	2.77	0.69	379.0	10.47
ЮВ – 10	30.2	419.0	361.0	692.0	1.30	0.94	262.0	9.43
СЗ – 3	48.4	591.0	1467.0	3067.0	3.72	2.34	510.0	18.86
СЗ – 5	35.7	395.0	398.0	1221.0	5.53	0.90	197.0	9.19
СЗ – 5.5	23.5	551.8	200.8	245.0	4.65	1.05	51.9	0.59
СЗ – 10	13.2	167.0	75.0	672.0	0.82	0.24	125.0	4.41
Иремель – 130	9.4	33.0	26.0	204.0	1.62	0.19	25.0	1.90
Предел обнаружения	0.3	0.4	0.3	2.5	0.003	0.03	0.2	1.0

Таблица 2. Изменение некоторых параметров населения почвенной мезофауны в градиенте загрязнения

Показатель	Расстояние от источника выбросов, км				
	2	10	20	30	67
Численность, экз./м^2	6	16	172	316	552
Биомасса, мг/м^2	116.6	450.4	754.3	1919.5	5742.8
Групповое разнообразие	2	6	10	12	14

каторов ранних стадий антропогенной деградации тундровых биогеоценозов.

Стационарные многолетние исследования закономерностей формирования структуры населения и динамики численности красной и красно-серой полевок на Среднем Урале позволили показать ключевую роль трофических условий в динамике численности лесных полевок (Добринский и др., 1994). В результате антропогенной трансформации среды отмечаются изменения в следующих демографических параметрах популяций мелких млекопитающих: увеличивается скорость полового созревания молодняка, изменяется соотношение полов в сторону преобладания самок, меняется соотношение функциональных возрастных групп в сторону быстрорастущих и быстросозревающих особей, увеличивается подвижность населения. Устойчивость популяций мелких млекопитающих на техногенных территориях обусловлена индивидуальной адаптивной реакцией – интенсификацией процессов жизнедеятельности, приводящей к возрастанию напряженности физиологических процессов в организме и к росту энерготрат на уровне особи. Данный механизм с позиций эволюционно-экологического подхода (Шварц, 1980) является первым этапом адаптивных изменений (наиболее примитивным и энергоемким), но тем не менее именно с его помощью поддерживаются существование и целостность популяционных систем мелких млекопитающих на техногенных территориях.

Почвенные беспозвоночные в условиях техногенного загрязнения

Почвенные животные на всех стадиях жизненного цикла – удобный модельный объект для оценки состояния природной среды. Количественная доля, роль в почвообразовательных процессах и высокая чувствительность к различным факторам определяют значение этой группы при анализе уровня трансформации сообществ в условиях техногенного загрязнения среды. Определение содержания тяжелых металлов в снеге в районе Карабашского медеплавильного комбината (Садыков, 1994) показало, что по большинству исследованных поллютантов территория возле источника выбросов представляет ярко выраженную геохимическую аномалию. Так, поступление Pb в окрестностях комбината может превышать фоновый уровень в 20 раз, Cu – в 45 раз, Cd – в 5 раз (табл. 1).

В табл. 2 приведены данные об изменениях основных показателей фауны почвенных беспозвоночных на точках южной трансекты, которые четко коррелируют со степенью нарушенности травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Так, биомасса растений надпочвен-

Таблица 3. Распределение проволочников в ельниках кустарничково-зеленомошных в градиенте загрязнения

Показатель	Расстояние до источника выбросов, км				
	70	30	20	10	2
Численность, экз./м^2	72	61	56	2	2
Биомасса, мг/м^2	2042	649	523.5	48	36
Видовое обилие, %:					
Paranomis costalis	97.1	93.4	100	–	–
Athous haemorrhoidalis	2.9	3.3	–	100	100
Sericus brunneus	–	3.3	–	–	–

ного покрова вблизи источника (2 км) уменьшилась по сравнению с контролем (67 км) примерно в 5 раз, количество видов – в 4 раза, соответственно биомасса почвенной мезофауны – примерно в 50 раз, групповое разнообразие – в 7 раз.

Особое внимание было уделено сем. Elateridae. Личинки щелкунов – существенная часть комплекса почвенных беспозвоночных; в исследуемом районе они характеризуются относительно большой численностью и биомассой (приблизительно 1/3 от общей биомассы почвенной мезофауны). По мере уменьшения расстояния от комбината фиксировалось значительное снижение численности и биомассы проволочников (табл. 3). Резкий скачок этих показателей в интервале 10 и 20 км от источника загрязнения говорит о том, что, возможно, в этом промежутке лежит пороговая зона, где концентрация загрязнений и прочие условия местообитания для организма проволочников близки к предельно допустимым. Наблюдалось закономерное изменение соотношения видов проволочников, что свидетельствует о большой устойчивости к техногенному воздействию *Athous haemorrhoidalis* по сравнению с *Paranomis costalis*.

В результате проведенных исследований установлено, что по мере увеличения степени загрязнения почвы выбросами металлургического комбината происходит обеднение видового состава, появляется неравномерность распределения беспозвоночных, отмечается снижение их численности, биомассы и видового разнообразия вплоть до полного исчезновения отдельных представителей мезофауны.

Видовой комплекс амфибий

Земноводные – удобный объект для исследований длительного воздействия различных факторов на организм данных животных вследствие их относительно высокой численности, привязанности к небольшой по площади территории, а также длительности жизни. Высокая пластичность земноводных позволяет им существовать при антропогенных трансформациях среды там, где зачастую другие позвоночные отсутствуют. При этом среди позвоночных животных они, пожалуй, обладают наибольшей чувствительностью к загрязнениям, так как все этапы развития протекают вне организма самки. Наблюдения на урбанизированных и техногенных территориях и экспериментальные исследования показывают, что эмбриональные и личиночные стадии развития амфибий могут быть использованы для индикации состояния природной среды.

С особой проницаемостью кожи амфибий связана их высокая чувствительность к изменениям микроэлементного состава водной среды, что проявляется как в непосредственном влиянии этих веществ на рост, развитие, смертность, цитологические показатели, обмен веществ и морфологию животных, так и в накоплении этих веществ в организме. Концентрация земноводными поллютантов позволяет обнаружить загрязнение до того, как оно окажется значительным. Известно, что головастики могут накапливать пестициды в концентрациях, в 60 раз превышающих их содержание в воде (Hall, Kolbe, 1980). Ткани и органы взрослых животных избирательно накапливают различные химические элементы и соединения.

На примере остромордой лягушки (*R. arvalis*) – наиболее массового и широко распространенного в естественных и антропогенных ландшафтах Урала вида, нами проведен ряд исследований в природе и в лаборатории за спецификой протекания ранних стадий онтогенеза при воздействии различных типов поллютантов.

В условиях лабораторного эксперимента изучение действия химических соединений, наиболее часто встречающихся в комплексе антропогенных загрязнений (фенол, сульфат меди, сульфат натрия, хлористый натрий и нефть), позволило выявить некоторые особенности их влияния на ранние этапы онтогенеза амфибий. Обнаружен ряд однотипных неспецифических реакций, в результате которых происходит повышение эмбриональной смертности, снижение массы тела и рост ее вариабельности, удлинение сроков развития, увеличение средних размеров гепатоцитов и

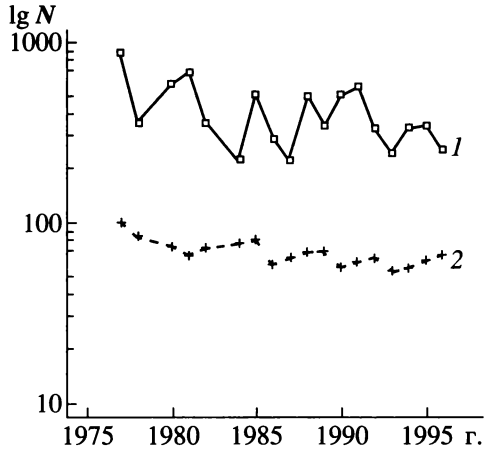

Рис. 1. Динамика числа кладок (*1*) и плодовитости сибирского углозуба (*2*) в лесопарковой зоне.

их ядер при одновременном снижении цитоядерного соотношения, появление гигантских гепатоцитов. Отмечено ускорение обмена веществ у метаморфизировавших животных и интенсивный расход энергетических резервов в процессе метаморфического климакса амфибий. У подопытных животных по сравнению с контрольными увеличивается процент мутаций, патологий развития, аномальных регенераций. В эксперименте обнаружена прямая зависимость исследованных параметров от концентрации используемых в опыте веществ.

Обследование видовых сообществ земноводных, населяющих урбанизированные ландшафты, показало, что распределение амфибий по городской территории мозаично и неравномерно. Малые водоемы, служащие местами размножения и обитания земноводных, более чем в половине случаев имеют техногенное происхождение. При статистической обработке всех имеющихся данных по загрязнению водной среды установлены значимые различия в pH: в городской черте он ближе к 7, за городом – к 6.5 ($F = 2.663$; $p = 0.05$). Общая минерализация существенно ($F = 9.836$; $p = 0.0008$) выше на территории городской агломерации; также значимо больше концентрации синтетических поверхностно-активных веществ ($F = 3.672$; $p = 0.018$) и количество быстроокисляемой кислородом органики – показатель $БПК_5$ ($F = 2.99$; $p = 0.036$). Это свидетельствует о высокой эвтрофикации городских водоемов, что может угрожать росту и развитию личинок, а также представляет опасность для взрослых животных у видов, зимующих в воде (Вершинин, 1997).

По широте распространения в местах обитания на территории г. Екатеринбурга виды в порядке убывания располагаются следующим образом: остромордая (*R. arvalis*), травяная (*R. temporaria*) и озерная (*R. ridibunda*) лягушки, обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris*), сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*). Репродуктивные возможности амфибий разных видов на городской территории существенно отличаются. Сибирский углозуб нормально воспроизводится только в лесопарковой зоне города, так как он не переносит трансформации растительных сообществ и связанных с этим микроклиматических изменений. Обыкновенный тритон менее требователен к составу растительных сообществ – ему главным образом необходимо наличие яруса травянистой растительности, способствующей поддержанию влажности приземного слоя воздуха (Гаранин, Попов, 1958). Воспроизводство тритонов становится невозможным только в сильно загрязненных городских водоемах. Популяции травяной лягушки могут довольно успешно существовать в городском ландшафте при наличии непромерзающих, достаточно аэрируемых водоемов, необходимых для зимовки. Следует отметить меньшую экологическую пластичность и толерантность этого вида в сравнении с остромордой лягушкой (Вершинин, 1997), что, вероятно, связано с высокой долей наследственной компоненты в сравнении со средовой в процессах онтогенеза у данного вида (Сурова, 1988).

У интродуцированной в Екатеринбурге озерной лягушки даже в условиях теплового загрязнения водоемов размножение происходит не каждый год и не во всех местах обитания. За время наших исследований выход сеголеток отмечен в 1980, 1981, 1986, 1988–1991, 1994, 1997 гг. Известно, что в пределах своего ареала этот вид проявляет исключительную стойкость к загрязнению и антропогенной трансформации среды.

Известно, что в условиях загрязнения может нарушаться процесс формирования икры. В зоне промышленного загрязнения у земноводных отмечено изменение белкового и липидного обмена, что приводит к отклонениям нормального развития половых продуктов. Умеренное или слабое питание вызывает достоверное увеличение числа атретических овоцитов и редукцию массы яичников (Saidapur, Prasadmuthv, 1988). Подобные изменения в группе производителей ведут к появлению кладок с икринками без зародышей, а также к снижению плодовитости животных в популяциях с усиливающимся прессом урбанизации. Так, за 19 лет наблюдений среднее число икринок в шнуре сибирского углозуба в популяции из лесопарковой зоны г. Екатеринбурга существенно сократилось (рис. 1). Снижение плодовитости под влиянием усиливающейся рекреационной нагрузки положительно скоррелировано ($r = +0.78$; $t_z = 3.48$) с падением численности размножающихся животных, не зависит от размеров производителей, а также сопровождается расширением пределов изменчивости и увеличением доли асимметричных кладок (Вершинин, 1997). В популяциях остромордой лягушки отмечено снижение сред-

Таблица 4. Размеры тела и средний возраст самок *R. arvalis*

Зона	*N*	*L* ± *m*, мм	*CV*, %	Возраст, лет	*N*
Многоэтажная застройка	34	45.19 ± 1.15	21.6	3.0 ± 0.45	5
Малоэтажная застройка	18	47.11 ± 1.59	13.2	3.5 ± 0.71	8
Лесопарк	46	49.49 ± 0.99	14.7	3.1 ± 0.63	7
Загородная популяция	31	51.72 ± 1.21	14.2	3.3 ± 0.33	11

него количества икринок в комке в зоне многоэтажной застройки (рис. 2), что может быть связано с небольшими размерами самок в этой зоне при отсутствии возрастных отличий (табл. 4). Отмеченный процесс, вероятно, аналогичен изменениям, происходящим в воспроизводстве рыб при антропогенном воздействии: ускоряются темпы воспроизводства младших возрастов, а темпы размножения старших замедляются в связи с увеличением энергозатрат. При стабильном ухудшении условий среды происходит массовая резорбция икры (Кошелев, 1988). Аналогичные процессы снижения плодовитости отмечены и в популяциях воробьиных птиц в условиях техногенного загрязнения.

Воздействие химикатов приводит к изменениям в белковом составе оболочек яиц, что впоследствии препятствует нормальному набуханию и развитию эмбрионов (Hazelwood, 1970). Доля аномальных кладок в популяциях остромордой лягушки, обитающих на городской территории Екатеринбурга, колеблется в разные годы от 0.23 до 44.6%, травяной лягушки – от 0.7 до 12.5%, сибирского углозуба – от 0.4 до 3.9% от общего числа кладок (Вершинин, 1997). Длительное устойчивое существование популяций таких видов, как остромордая и озерная лягушки, в городских условиях предполагает наличие адаптивных изменений разных уровней. Так, в зоне многоэтажной застройки у взрослых остромордых лягушек выявлено возрастание порога возбуждения мышцы (Вершинин, Терешин, 1999). Это свидетельствует, на наш взгляд, о существовании физиологической адаптации к фактору повышенного беспокойства. Изучение многолетней динамики разности индексов печени сеголеток бурых лягушек показало коррелятивное сходство динамики этого показателя в популяциях зон много- и малоэтажной застройки городской территории, а также более высокие значения индекса в популяциях остромордой лягушки из зоны многоэтажной застройки. Последнее, по-видимому, является следствием реакции организма на высокую загрязненность среды. В популяциях обыкновенного тритона зоны многоэтажной застройки отмечено удлинение срока пребывания взрослых особей в воде (Вершинин, 1997).

Критерием реагирования популяции на давление нового фактора может быть увеличение частот редких фенотипов. Для городских популяций остромордой и озерной лягушек установлено устойчивое смещение соотношения частоты морфы striata в сравнении с естественными популяциями (Вершинин, 1997).

В популяциях остромордой лягушки всегда присутствуют особи с медиальной светлой полосой на спине (морфа striata). Наличие или отсутствие светлой дорсомедиальной полосы у остромордой лягушки определяется (Щупак, 1977) действием одного диаллельного аутосомного гена "striata" при полном доминировании одного из аллелей, определяющего наличие полосы. Таким образом, striata – хороший фенетический маркер, с помощью которого можно изучать фенотипические проявления изменений генетической структуры популяции. Очевидно, что животные этой морфы обладают селективными преимуществами в популяциях зоны многоэтажной застройки.

У остромордой лягушки установлен ряд особенностей процессов обмена и натриевой проницаемости кожи (Вершинин, Терешин, 1999), которые могут определять адаптивную ценность striata в условиях загрязнения и урбанизации. В некоторых городских популяциях озерной лягушки среди сеголеток морфы стриата часть животных имеет существенно более тонкую медиальную полосу

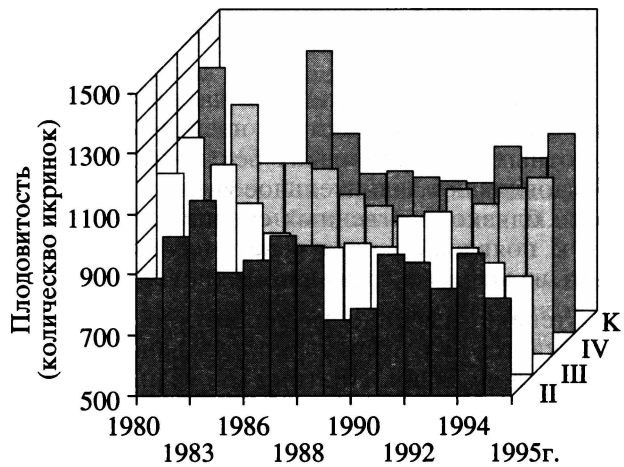

Рис. 2. Средняя плодовитость *R. arvalis*:
II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция.

(0.3–0.5 против 1.0–2.0 мм). Частота встречаемости этого варианта 4.5%, что, на наш взгляд, свидетельствует по крайней мере о двух различных источниках интродукции данного вида на территории Екатеринбурга. Изменение соотношения морф и появление новых фенотипов, не встречающихся в естественных популяциях, с усилением урбанизации характерно и для других видов рода *Rana* (Жукова и др., 1986).

Еще одной особенностью городских популяций амфибий является укрупнение размеров тела, что связано, вероятно, с более выгодным в условиях загрязнения поверхностно-объемным соотношением у крупных особей (на единицу массы – меньшая площадь). Данная закономерность отмечена у самцов и сеголеток остромордой лягушки, взрослых особей сибирского углозуба и травяной лягушки, а также у взрослых и сеголеток обыкновенного тритона и озерной лягушки. Быстрорастущие личинки раньше достигают размеров, при которых они становятся менее чувствительными к загрязнению и менее уязвимыми для хищников (Werner, 1986). Крупные размеры тела у земноводных в условиях антропогенного воздействия отмечали и другие исследователи (Ушаков и др., 1982).

Одна из негативных сторон реагирования популяций на антропогенные факторы (главным образом на изменение химизма среды) – увеличение частоты морфологических аномалий, которые возникают вследствие генетических изменений, отклонений в развитии, аномальной регенерации, новообразований и т.п. Картина встречаемости аномалий отличается у разных систематических групп (хвостатых и бесхвостых), кроме того, имеются и возрастные различия (у сеголеток и взрослых животных обеих групп). У хвостатых амфибий аномалии чаще встречаются среди взрослых животных, чем у сеголеток. В основном это – случаи аномальной регенерации, патологии развития и новообразования.

Малые размеры наземной части местообитаний, их изолированность и низкая численность животных в группировках бесхвостых амфибий обусловливают значительное увеличение вероятности близкородственных скрещиваний, что ведет к появлению ряда генетических дефектов, часть из которых проявляется внешне.

Степень освоенности территорий человеком отражается на глубине преобразования населяющих их популяций. Поэтому мы условно называем уровень трансформации экосистем в лесопарковой зоне города начальным (Вершинин, 1997), в зоне малоэтажной застройки – средним и в зоне многоэтажной застройки – значительным. На начальных этапах трансформации экосистем отмечаются изменения видового состава амфибий, численности фоновых видов, плотности, снижение плодовитости, рост асимметрии кладок, аккумуляция загрязнений.

При среднем уровне в связи с ростом загрязненности и коренным изменением растительной компоненты сообществ исчезает сибирский углозуб, в популяциях амфибий заметно начинают преобладать негативные тенденции. Этот уровень трансформации и загрязненности экосистем хорошо оценивается по росту встречаемости всех типов морфологических аномалий, повышению мутационного фона, появлению аномальных кладок у бурых лягушек и наличию адаптивных изменений на уровне особей.

Амфибии, обитающие в наиболее преобразованных местообитаниях, характеризуются появлением ряда адаптивных особенностей популяционного ранга. Значительный уровень изменения экосистем определяется по специфике динамики численности личинок и сеголеток бурых лягушек, существенным изменениям генетической структуры популяций, негативным и адаптивным особенностям фенооблика и по возникновению популяций видов-интродуцентов, способных существовать только в трансформированной человеком среде. Изменения наблюдаются и в трофических связях сеголеток бурых лягушек (*R. arvalis*, *R. temporaria*). Эффективность изъятия беспозвоночных в городских изолятах в среднем в 2.1 раза больше. Доля фитофагов в спектре питания сеголеток в начальный период жизни на суше заметно растет от 53-й к 54-й стадии (Дабагян, Слепцова, 1975), что свидетельствует об укорочении трофических цепей и увеличении скорости обмена веществом и энергией в городских экосистемах (Вершинин, 1997). У сеголеток остромордой лягушки в группировках зоны многоэтажной застройки при высокой эффективности изъятия, ограниченности наземной территории и высокой плотности, крупных размерах сеголеток и низкой смертности в период метаморфоза создается относительное ограничение пищевых ресурсов. В таких условиях амфибии потребляют наиболее массовые виды (в городской черте это фитофаги), растет сходство содержимого желудка с естественным спектром беспозвоночных в отличие от естественных группировок (Вершинин, 1997).

Таким образом, изучение размещения амфибий на городской территории и ряда особенностей популяций в течение длительного периода показало, что в этих условиях преимуществом обладают широко распространенные в городской черте, часто доминирующие и хорошо воспроизводящиеся и в естественных экосистемах молодые в эволюционном отношении виды (*R. arvalis*, *R. ridibunda*). В специфике цитологического, физиологического, эпигенетического уровней организации изучаемых популяций и видовых комплексов выявлены как адаптивная, так и негативная со-

ставляющие, обусловливающие, с одной стороны, потенциальную возможность повышенного воспроизводства и толерантность популяций, с другой – низкие буферные свойства сложившихся структур. Сформировавшаяся система обладает особой структурно-функциональной организацией, что определяется сложной взаимосвязью динамики численности, популяционной структуры и глубиной адаптивных изменений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения видовых сообществ мелких млекопитающих, земноводных и почвенных беспозвоночных установлено, что с ростом загрязнения и антропогенной трансформации среды обитания отмечается общее снижение численности и биомассы животных, складывается специфическая динамика численности. Меняется соотношение видов, сокращается видовое разнообразие, появляются виды, не характерные для естественных экосистем данной географической зоны, наблюдается дробление сплошных ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнородности. Установлены изменения в репродуктивной стратегии и демографических показателях популяций амфибий и мелких млекопитающих. Отмечены изменения в структуре трофических связей и стратегии использования пищевых ресурсов видовых сообществ мелких млекопитающих и земноводных, свидетельствующие об интенсификации обменных процессов.

Специфика демографии способствует формированию генотипических особенностей популяций антропогенных ландшафтов, что проявляется в морфооблике животных, а также в физиолого-функциональных особенностях. Сокращение численности и разнообразия ресурсов (на примере сеголеток бурых лягушек) приводит к снижению индивидуальной эффективности и росту популяционной.

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

Отмеченные явления полностью соответствуют представлениям В.И. Вернадского (1965) об особенностях эволюции биосферы в современных условиях – происходит разрыв ранее установившихся биоценотических связей, упрощение структуры трофических цепей, преобразование почв, микроклимата, возникновение новых потоков биогенной миграции и глобальное изменение биогеохимических циклов; при этом не перестают действовать факторы органической эволюции.

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

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

Авторы выражают благодарность сотрудникам Проектно-технологического бюро при Уральском научно-исследовательском институте водного хозяйства, принимавшим участие в этой работе, а также научным сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН Э.З. Гатиятуллиной, А.В. Леденцову, Е.А. Трубецкой за участие в обработке и обсуждении материала. Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проекты № 01-04-96406, 01-04-49571, 01-04-49531, 01-04-63113).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965. 374 с.

Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.

Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. 1999. № 4. С. 283–287.

Гаранин В.И., Попов А.Ю. Материалы по экологии тритонов Раифского леса (Татарская АССР) // Изв. Казанск. фил. АН СССР. Сер.биол. 1958. № 6. С. 89–94.

Гатиятуллина Э.З. Митотическая активность покровного эпителия обыкновенной полевки и остромордой лягушки в условиях техногенного загрязнения // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1990. С. 91–99.

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

Добринский Н.Л., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Экспериментальная оценка роли кормового фактора в динамике населения красной полевки на северной границе ареала // Экология. 1994. № 3. С. 76–87.

Жукова Т.И., Кубанцев Б.С., Бурлаченко Т.Л. Некоторые реакции популяций озерной лягушки на пестицидное загрязнение водоемов // Антропогенные воздействия на популяции животных. Волгоград, 1986. С. 61–81.

Захаров И.А., Сергиевский С.О. Популяционный меланизм двуточечной божьей коровки как пример техногенной эволюции // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 74–76.

Карулин В.Е., Хляп Л.А., Никитина Н.А., Ковалевский Ю.В., Тесленко Е.Б., Альбов С.А. Активность и использование убежищ обыкновенной бурозубкой (по наблюдениям за зверьками, меченными радиоактивным кобальтом) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 65–72.

Кошелев В.В. Особенности адаптивных преобразований популяций, кинетика рыбных сообществ и изменение индивидуального развития особей в разных условиях обитания // Экология популяций. Ч. 2. Новосибирск, 1988. С. 159–161.

Куликова И.Л., Большаков В.Н. Мелкие млекопитающие техногенных территорий Урала // Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск: Изд. УрГУ, 1984. С. 3–19.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Пястолова О.А. Трансформация сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов (на примере таежной зоны Среднего Урала) // Экология. 1994. № 3. С. 69–76.

Пястолова О.А., Некрасова Л.С., Вершинин В.Л., Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Гатиятуллина Э.З. Принципы зоологического контроля природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1989. Т. 12. С. 220–234.

Садыков О.Ф. Отчет по проекту ГНТП "Экологическая безопасность России". Екатеринбург, 1994. 22 с.

Смирина Э.М. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек *Rana temporaria* в первые годы жизни // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 12. С. 1831–1840.

Сурова Г.С. Средовая и наследственная компонента темпов онтогенеза личинок травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 3. С. 396–405.

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

Шварц С.С. Эволюционная биология // Вестн. АН СССР. 1974. № 9. С. 11–21.

Шварц С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976. № 2. С. 67–68.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Щупак Е.Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977. С. 36.

Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta theriologica. 1978. V. 23. P. 341–358.

Chernousova N.F. Ecology of rodent communities of the great city outskirts // Proc. of International Conference "Rodens & Spatium V". 1995. Rabat, Marocco.

Hazelwood E. Frog pond contaminated // Brit. J. Herpetol. 1970. V. 4. № 3. P. 177–184.

Saidapur S.K., Prasadmurthv Y.S. Effects of feeding and starvation on follicular development (ovarian cycle) in the frog *Rana cyanophlyctis* (Schn.) // Indian J. Exp. Biol. 1988. V. 128. № 3. P. 319–341.

Werner E.E. Amphibian metamorphosis growth rate, predation risk, and optimal size at transformation // Amer. Natur. 1986. V. 128. № 3. P. 319–341.