

УДК 591:597.6

## АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГРУППИРОВОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ В УСЛОВИЯХ КРУПНОГО ГОРОДА

*В. Л. Вершинин*

На материалах многолетних исследований рассматриваются особенности динамики численности, пространственной и генетической структуры, изменчивости ряда морфологических показателей группировок остромордой лягушки, расположенных в черте города. Некоторые из исследованных параметров свидетельствуют о наличии адаптивных изменений в группировках, подверженных значительному антропогенному воздействию.

Микроэволюционные изменения в сообществах городской черты, происходящие в условиях прогрессирующей урбанизации и роста промышленного производства, интересны с теоретической точки зрения, так как их скорость может быть выше, а направленность иной, чем в естественных условиях (Шварц, 1976). Виды по-разному реагируют на урбанизацию; в настоящее время еще слабо изучены пути и источники формирования синантропной фауны (Чернов, 1975). Одна из особенностей городских экосистем — бедность видового состава, резкое доминирование одного или нескольких видов (Дроздов, 1969). В условиях городов некоторые виды претерпевают процесс синурбизации, т. е. возникают адаптации популяционного уровня к условиям городской среды и складываются новые механизмы регуляции (Andrzejewski а. о., 1978).

Из местных видов амфибий остромордая лягушка шире других распространена на территории городов Урала (Вершинин, 1980а, б, 1983б; Вершинин, Топоркова, 1981) и в сравнении с другими видами земноводных многочисленна (Вершинин, 1983б) и более устойчива к антропогенным изменениям среды. Количественное преобладание остромордой лягушки над травяной в антропогенных ландшафтах отмечено не только для Урала (Гаранин, 1964; Астрадамов, 1973; Топоркова, 1973). Этот вид удобен как модельный для изучения конкретных путей приспособления группировок земноводных к условиям города.

С 1977 г. в период размножения амфибий на территории городской агломерации Свердловска проводились абсолютные учеты количества комков икры остромордой лягушки в каждом из водоемов в местах обитания, находящихся под нашим наблюдением. Начиная с 26-й стадии (по П. В. Терентьеву, 1950) учитывали численность личинок с использованьем нейтрального красного для окраски головастика (по методике, модифицированной А. С. Северцовым и Г. С. Суровой, 1979). Личинок и сеголеток сначала метили, затем повторно отлавливали. Сеголеток метили путем отрезания плавцов (массовой меткой). Численность сеголеток учитывали дважды — сразу после окончания метаморфоза и спустя десять дней.

В 1984 г. в июле — августе на территории г. Свердловска и в районе Талицкого стационара нами проводились учеты численности амфибий на пробных площадках размером 10×10 м. После закладки площадки прочесывали и подстилку просматривали вручную.

В 1977—1984 гг. снимали основные морфологические промеры животных (Герентеев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977).

Проведенные нами учеты численности показали, что наибольшая плотность взрослых остромордых лягушек отмечена в Талицком районе — 113 особей/га. В пределах городской черты максимальная плотность остромордых лягушек приходится на наиболее урбанизированные места обитания (в зоне многоэтажной застройки) — до 64 особей/га; в зоне малоэтажной застройки плотность ниже — 38 особей/га, а в лесопарке — 4. Говоря о плотности земноводных на 1 га в городской черте, мы имеем в виду локальную плотность в местах обитания. Конечно, в среднем для всей городской территории плотность амфибий из-за малой численности низка.

Количество комков икры остромордой лягушки на 10 м<sup>2</sup> водной поверхности для зон с различной степенью урбанизации оказалось наибольшим в лесопарке (0,89), а наименьшим — в зоне многоэтажной застройки (0,13), т. е. при сопоставимой площади нерестовых водоемов (площади водного зеркала большинства водоемов находятся в пределах 70—150 м<sup>2</sup> во всех зонах) наземных площадей, пригодных для обитания амфибий, гораздо меньше в зонах со значительной степенью урбанизации. Этим объясняется высокая плотность животных в таких местах обитания. Учеты сеголеток на пробных площадках дали сходные со взрослыми результаты (табл. 1). Число комков икры остромордой лягушки на 10 м<sup>2</sup> водной поверхности в зонах с разным уровнем урбанизации рассчитано по результатам учетов 1984 г. и в целом совпадает с нашими данными за ряд предыдущих лет (Вершинин, 1983в).

Таблица 1

Плотность остромордых лягушек (в пересчете на 1 га) и кладок на единицу водной поверхности в зонах с разным уровнем урбанизации

Зона	Количество				
	взрослых особей на 1 га	сеголеток на 1 га	площадок	комков икры на 10 м <sup>2</sup>	водоемов
Многоэтажная застройка . . . . .	64	317	6	0,13	5
Малоэтажная застройка . . . . .	38	75	9	0,66	4
Лесопарк . . . . .	4	11	55	0,89	4
Талицкий район . . . . .	113	—	15	—	—

Выживаемость личинок и сеголеток ранее мы оценивали только на 26-й и 31-й стадиях (Вершинин, 1983а). Это дало нам возможность говорить о большей смертности личинок и сеголеток в городской черте на этих стадиях. В 1984 г. были подтверждены результаты наших предыдущих исследований. Благодаря более подробным учетам численности личинок и сеголеток удалось получить кривые динамики численности личиночных поселений и группировок сеголеток начиная с ранних этапов развития. Так, к 26-й стадии в группировках остромордой лягушки, расположенных в зоне многоэтажной застройки (II), выживает в среднем 0,92% личинок от 28 тыс. икринок, в зоне малоэтажной застройки (III) — 11,9 (от 79 тыс. икринок). К 29-й стадии во II зоне сохраняется 0,88, в III — 1,8, в IV — 4,0% головастиков (рис. 1).

Высокая смертность на ранних этапах развития в группировках, подверженных значительному антропогенному воздействию, компенсируется ее снижением на поздних стадиях (даже в период метаморфиче-

ского климакса). К 30-й стадии во II зоне сохраняется 0,76, в III — 1,42, в IV — 1,6% сеголеток; к 31-й стадии соответственно 0,23, 0,11 и 0,58.

Изучение специфических особенностей также выявило ряд специфических черт в группировках остромордой лягушки во II зоне. Здесь всегда необычно высок процент особей морфы *striata* (табл. 2), кото-

Таблица 2

Встречаемость морфы *striata* у остромордой лягушки суммарно за все годы наблюдений (1977—1984 гг.)

Зона	% взрослых	Общее колич.	% сеголеток	Общее колич.
Многоэтажная застройка	39,3	61	43,5	312
Малоэтажная застройка	35,1	37	26,7	101
Лесопарк	31,0	58	24,1	911
Загородная группировка	16,0	25	22,5	364

рая обладает иным уровнем обменных процессов (Добринский, Малафеев, 1974) и наследственно определяется доминантным аллелем диллельного гена (Шупак, 1977). Установлено (Вершинин, 1983б), что средняя длина тела этих сеголеток достоверно больше ( $P=0,01$ ), чем у сеголеток других зон. Укрупнение средних размеров тела на интенсивно урбанизированной территории отмечено для взрослых одновозрастных травяных лягушек (Ушаков и др., 1982).

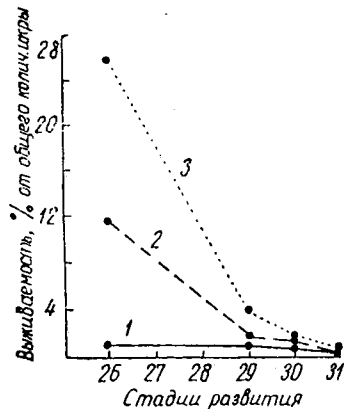


Рис. 1. Выживаемость остромордой лягушки на разных этапах развития в зависимости от уровня урбанизации:

1 — зона многоэтажной застройки; 2 — зона малоэтажной застройки; 3 — лесопарковая зона.

Значения коэффициентов вариации основных морфологических показателей сеголеток и взрослых животных в зонах IV и III низки (относительно загородной популяции), а в группировках II зоны увеличиваются, нередко превышая показатели для загородной популяции. У других видов, менее устойчивых к изменению мест обитания (сибирский углозуб, травяная лягушка), отмечается снижение изменчивости в группировках, подверженных максимальной антропогенной нагрузке. Данные по изменчивости основных морфологических показателей амфибий за 1981 г. (рис. 2) получены на 542 сеголетках остромордой лягушки, 292 сеголетках

травяной лягушки, 30 взрослых самцах остромордой лягушки и 47 взрослых самцах сибирского углозуба, а указанная закономерность повторяется в течение трех лет.

Следовательно, с усилением антропогенного воздействия, когда сокращение пригодных для обитания наземных площадей и деградация растительного покрова еще незначительны, происходит снижение численности группировок амфибий, т. е. их плотности, а затем (при продолжающемся падении численности) сокращаются размеры наземных мест обитания. Это ведет к локальному возрастанию плотности в группировках, близких к центральной части города, территория которых зачастую представляет узкую (2—4 м шириной) прибрежную полосу растительности.

Высокая смертность на ранних этапах личиночного развития в условиях загрязнения, изоляции и низкой численности приводит к выжи-

ванию более крупных жизнеспособных особей или животных, обладающих рядом особенностей обменных процессов, что проявляется в формировании фенотипической специфики группировок городской черты. Учитывая характер действия неизбирательной элиминации, следует ожидать изменений в генетической структуре популяции (Шварц, 1969, 1980), что подтверждается значительным увеличением доли морфы *striata*.

При сокращении площади мест обитания и падении численности группировок до значений, близких к минимальным, они состоят из довольно близкородственных особей (между которыми неизбежно происходят скрещивания), что должно было бы привести к снижению их устойчивости за счет эффекта «инбридинговой депрессии» (Simberloff, 1983) и быстрому исчезновению таких изолятов, но этого не происходит. Экспериментально показано, что генотипически близкие личинки амфибий (из одной кладки) ингибируют рост и развитие друг друга, чем поддерживается генетическая разнородность в группе (Шварц, Пястолова, 1970). По-видимому, этот механизм способствует увеличению изменчивости в малочисленных личиночных поселениях остромордой лягушки в городе, а значит, и устойчивости группировок.

Следовательно, можно предположить, что мы имеем дело с адаптацией на уровне группы особей. Группировки, претерпевшие такую адаптацию, обладают высокой устойчивостью по отношению к антропогенным воздействиям, о чем косвенно свидетельствует всплеск изменчивости морфологических показателей в группировках II зоны, и способны (по нашим многолетним наблюдениям) существовать в новых условиях в течение длительного времени. Это выход популяции в новую адаптивную зону, где действуют закономерности иные, чем в естественных условиях. Наличие ряда адаптивных особенностей в группировках остромордой лягушки зоны многоэтажной застройки, однако, не означает, что они будут способны выдерживать беспредельное ухудшение условий обитания. Такие группировки обладают большей, в сравнении с естественными популяциями, стойкостью (несколько иной нормой реакции) по отношению к антропогенным изменениям мест обитания. Необходимо изучать и охранять небольшие изоляты, так как роль такой группы животных в «экологических ячейках» малых водоемов города значительна, нередко это единственные наземные позвоночные, населяющие такие места обитания.

Институт экологии растений и животных  
УИЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
23 мая 1985 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Астрадамов В. П. Роль антропогенных факторов в изменении природных комплексов и их компонентов (на примере Мордовской АССР): Автореф. дис... канд. биол. наук. Казань, 1973, 24 с.
- Башников А. Г., Даревский П. С., Ищенко В. Г., Русланов А. К., Щербак П. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977, 415 с.

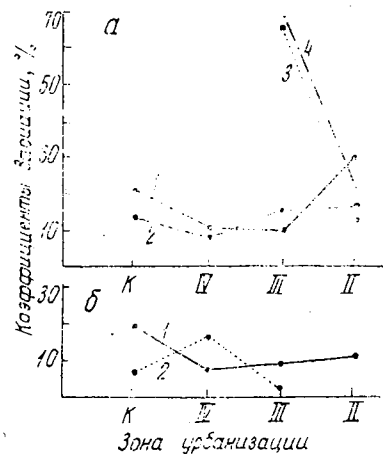


Рис. 2. Изменение коэффициентов вариации основных морфологических показателей амфибий с ростом урбанизации (по данным за 1981 г.).

К — загородный участок, II — зона многоэтажной застройки, III — зона малоэтажной застройки, IV — лесопарк; а: 1 — относительная ширина рыла сеголеток остромордой лягушки, 2 — длина тела сеголеток остромордой лягушки, 3 — относительная ширина рыла сеголеток травяной лягушки, 4 — длина тела сеголеток травяной лягушки; б: 1 — длина тела взрослых самцов остромордой лягушки, 2 — длина тела взрослых самцов сибирского углозуба.

- Вершинин В. Л. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска.— В кн.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980а, с. 117—118.
- Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска.— Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980б, с. 5—6.
- Вершинин В. Л. Смертность личинок и сеголеток бурых лягушек *Rana arvalis* Nilss., *R. temporaria* L. в зависимости от степени урбанизации.— В кн.: Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983а, с. 89.
- Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала. Автореф. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983б, 24 с.
- Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала. Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983в, 199 с.
- Вершинин В. Л., Топоркова Л. Я. Амфибии городских ландшафтов.— В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981, с. 48—56.
- Гаранин В. И. Материалы по распределению и численности амфибий Волжско-Камского края.— В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края (животный мир). М.: Наука, 1964, с. 127—133.
- Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора.— Экология, 1974, № 1, с. 73—78.
- Дроздов Н. Н. Культурные ландшафты как арена синантропизации животных.— В кн.: Синантропизация и domestикация животного населения. М., 1969, с. 59—60.
- Северцов А. С., Сурова Г. С. Влияние хищников на популяцию головастиков травяной лягушки (*Rana temporaria*).— Зоол. журнал, 1979, 58, вып. 9, с. 1374—1379.
- Терентьев П. В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950, 345 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М.: Сов. наука, 1949, 339 с.
- Топоркова Л. Я. Амфибии и рептилии Урала.— В кн.: Фауна Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973, с. 84—117.
- Ушаков В. А., Лебединский А. А., Грефнер Н. М. Анализ разновозрастной структуры популяции травяной лягушки на урбанизированной территории.— Вестн. зоологии, 1982, № 2, с. 67—68.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975, 222 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Труды Ин-та экологии растений и животных, Свердловск, 1969, вып. 65, 198 с.
- Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование.— Вестн. АН СССР, 1976, № 2, с. 61—71.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 278 с.
- Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия.— Экология, 1970, № 1, с. 77—82.
- Щупак Е. Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1977, с. 36—37.
- Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Gosscynski J. Sinurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. Characteristics of populations in an urbanization gradient.— Acta teriol., 1978, 23, p. 341—358.
- Simberloff D. What a species to survive.— Nature Conserv. News, 1983, 33, № 6, p. 18—22.