

В. Л. ВЕРШИНИН, Е. А. ТРУБЕЦКАЯ

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

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

Таким образом, антропогенные факторы, как правило, влияют на сокращение численности популяций за счет гибели молодняка, взрослых особей и снижения плодовитости (Попов, 1967; Лебедева, 1970; Скокова, Лобанов, 1973; Банников, 1977; Кубанцев, 1976; Бондаренко, 1977; Константинова, 1981; Вершинин, 1983а). Под действием антропогенных факторов изменяется не только численность, но и структура

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

Первые 30 стадий, от яйца до вылупления и начала и начала кровообращения в первой жабре – эмбриональные (Дабагян, Слепцова, 1975). В этот промежуток времени смертность, по данным В.Г. Ищенко (1982), составляет 17,8 %; по результатам Е.Л. Щупак (1970), численность эмбрионов сокращается в 3 раза за счет гибели, связанной с внешними факторами. Эмбриональная смертность *Rana ridibunda* в сточных водах – 42 – 76% против 26 – 34 в устойчивых экосистемах (Бобылев, 1985). Со стадии 30 по 56 идет личиночный период развития. В выборе условий существования (благоприятной температуры, кормовой базы, укрытия от хищников) личинки имеют ряд преимуществ по сравнению с эмбрионами (Herreid, 1967). Многие авторы считают, что среди всех неблагоприятных факторов, вызывающих гибель и регулирующих численность популяции амфибий, наиболее действенным оказывается давление достаточно многочисленных хищников (Caref, 1973; Licht, 1974). Однако А.С. Северцов и Г.С. Сурова (1979б) считают, что хищники не оказывают существенного влияния на характер динамики численности личинок. В водоемах при совокупном действии хищников и наличия разнообразных стадий обитания для головастика снижается селективный эффект действия хищников (Сурова, Северцов, 1988). В большей степени смертность зависит от плотности и определяется внутривидовыми механизмами (Северцов, Сурова, 1988, 1979а, б). Обнаружена зависимость гибели головастика в популяции от их размера и плотности (Шварц, Пястолова, 1970а, б). Большая выживаемость отмечена у рано выходящих крупных сеголеток (Ляпков, 1988). Существуют различные мнения по поводу адаптивных возможностей разных стадий личинок и их выживаемости. По данным Е. Л. Щупак (1970), на стадиях 19—20 развития гибели не происходит, на стадии 29 численность снижается в 10 раз, а к 30—31 — число личинок сокращается в 20 раз. А.С. Северцов и Г.С. Сурова (1979а) считают, что нельзя выделять более или менее адаптивные этапы развития. Смертность зависит от плотности личинок, а не от возраста и не от стадий онтогенеза. Все стадии оказываются равно приспособленными к тем экологическим условиям, в которых в данный момент находятся особи. Тем не менее, авторы не отрицают критических этапов онтогенеза как таковых. Критические периоды, проявляющиеся в лабораторных условиях, в естественных популяциях нивелируются за счет высокой смертности. Метаморфоз проходят лишь наиболее устойчивые к любым нарушениям индивидуального развития особи. Количество вышедших сеголеток

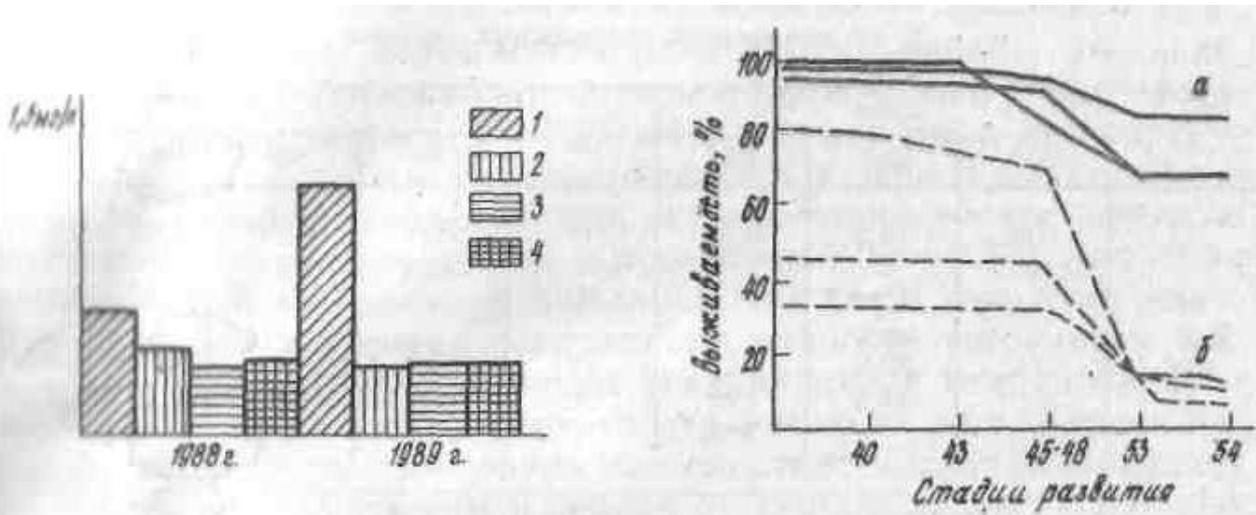


Рис. 1. Содержание ПАВ в нерестовых водоемах
 1 — зона много-, 2 — малоэтажной застройки, 3 — лесопарк, 4 — загородный участок.

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

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

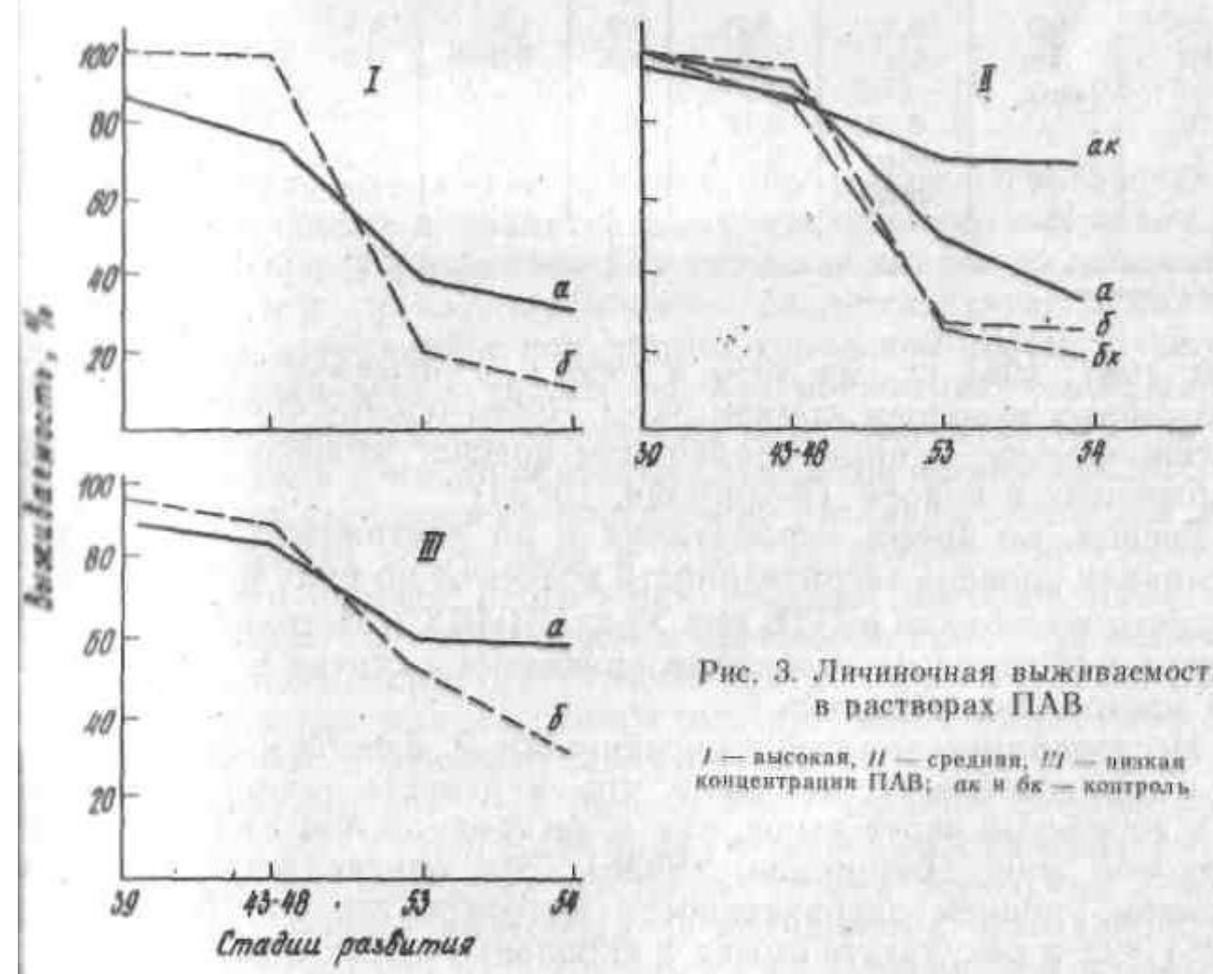


Рис. 3. Личиночная выживаемость в растворах ПАВ

I — высокая, II — средняя, III — низкая концентрации ПАВ; ак и бк — контроль

составляет 4—8% от числа отложенных икринок (Herreid, Kinney, 1967; Brockleman, 1968; Calei, 1973; Licht, 1974; Cooke, 1975). В экспериментальных условиях выживает 40% личинок (Calef, 1973). Автор указывает на высокую смертность на последних стадиях метаморфоза. После метаморфоза она не превышает 10% от числа вышедших особей. Наши данные показывают, что при наступлении неблагоприятных условий может происходить массовая гибель только что метаморфозировавших животных, если они были ослаблены в процессе развития (Пястолова, Трубецкая, 1988). В ранее проведенных экспериментальных исследованиях нами отмечалось, что действие малых доз различных веществ повышает выживаемость личинок к метаморфозу в 2 раза по сравнению с контролем (Бугаева, 1983). Полевые исследования показали наличие специфики и динамики численности личинок и сеголеток *R. arvalis* в условиях городской черты. Высокая элиминация на ранних этапах, по-видимому, способствует возникновению особенностей генетической структуры популяции (Вершинин, 1987).

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

Динамику численности сеголеток и личинок бурых лягушек на городской территории Свердловска изучали с 1980 по 1990 гг. Учеты численности сеголеток проводили на стадиях 53 и 54 все годы наблюдений, учеты численности личинок — на 41 и 49 в 1980, 1981, 1984 гг., на 49 — в 1986 г. Учитывали также число отложенных в водоем комков икры. Через оценку среднего количества икринок в комке проводили подсчет общего числа яиц отложенных в водоем (Вершинин, 1983а).

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

Исследование динамики численности *R. arvalis* и *R. temporalria* в городской черте показало, что смертность личинок к стадии 41 в городской черте выше, чем в загородной популяции и леса парковой зоне (Вершинин, 1983б). Это определяется главным образом уровнем загрязненности водоемов города (Вершинин 1985), где в результате смыва и скопления талых вод происходит концентрация поллютантов (рис. 1). К моменту окончания личиночного развития, перед метаморфозом (стадия 49), выживаемость личинок собственно на городской территории в зонах много- и малоэтажной застройки по-прежнему ниже, чем в лесопарке и за городом (см. таблицу). Выживаемость в период метаморфоза (стадия 53) на городской территории компенсирует высокую смертность на ранних этапах и превосходит ($p=0,05$) цифры за этот период по загородной популяции, так как в городских популяциях к этому времени сохраняются наиболее устойчивые животные. Наблюдаемые различия усиливаются к стадии 54 ($p= 0,01$), когда на картину смертности в момент метаморфоза накладывается постметаморфическая смертность, складывающаяся из собственно смертности и гибели от хищников, число которых выше за городом в силу большего числа трофических связей и уровней в естественных экосистемах. Картина выживаемости для *R. temporalria* во многом сходна с *R. arvalis*, но

пределы изменчивости здесь уже, а выживаемость несколько, ниже, чем у остромордой лягушки, что, вероятно, связано с низкой пластичностью травяной лягушки (Сурова, 1988).

Таблица

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

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

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

Стадия 54	Годы							
	1980	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
II	0,3	0,23	0,26	0,9	1,6	0,72	0,6	0,59
III	-	0,11	0,67	0,07	0,36	0,01	0,9	0,28
IV	-	0,58	0,17	0,09	0,26	0,21	0,36	0,22
K	-	-	0,014	0,12	0,008	0,005	0,19	0,0003

Примечание. II – зона много-, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарк, K – загородный участок

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

Зона	Стадия			
	41	49	53	54
многоэтажной застройки	0 – 12,6	-	0,3 – 2,5	0,24 – 0,63
малоэтажной застройки	2,1 – 14,4	0 – 0,34	0,14 – 2,0	0,005 – 0,45

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

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

Исследования действия разных концентраций додецил сульфата натрия (ПАВ) показали прямую зависимость выживаемости личинок от концентрации раствора у трех городских кладок. Смертность личинок пригорода не подчиняется этой закономерности. Выживаемость их в контроле на 8% выше, чем в растворе сильной концентрации, и в среднем на 7—15% ниже, чем в растворах средней и низкой концентрации (рис. 3). Этот результат совпадает с нашими данными, полученными в эксперименте на личинках из «чистых» районов при воздействии на них ряда химических веществ (Бугаева, 1983).

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

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

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

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся и их охрана / Природа. 1977. № 12. С. 99—102.
- Бескровный М. А., Бурменская Н. М. О периодических изменениях ареалов некоторых земноводных, обусловленных хозяйственной деятельностью человека // Материалы четвертой научной конференции зоологов пединститутов. Горький, 1970. С. 32—34.
- Бобылев Ю. П. Охрана местообитаний и адаптивные особенности бесхвостых амфибий антропогенных ландшафтов Приднепровья // Вопросы лесного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск, 1985. С. 124 - 130.
- Бондаренко Д. А. Влияние антропогенного фактора на видовое разнообразие и обилие рептилий в долине р. Куры // Вопр. герпетологии. 1977. Вып. 4. С. 40 – 41
- Бугаева Е. А. Влияние антропогенных факторов на рост, развитие и выживаемость личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.
- Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980. С. 5 – 6
- Вершинин В. Л. Смертность личинок и сеголеток бурых лягушек *Rana arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L. в зависимости от степени урбанизации // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983а. С. 89.
- Вершинин В. Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983б.
- Вершинин В. Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 61 - 75
- Вершинин В. Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города // Экология. 1987. № 1. С. 46—50.
- Вершинин В. Л., Топоркова Л. Я. Амфибии городских ландшафтов // Фауна Урала и Европейского севера. Свердловск, 1981. С. 48—56.
- Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442—462.
- Исаков Ю. А. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы // Синантропизация и domestикация животного населения. М., 1969. С. 3 – 6
- Ищенко В. Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки и ее возможные экологические последствия. // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23—50.
- Константинова Н. Ф. О редких и исчезающих видах амфибий и рептилий в условиях интенсивного воздействия антропогенных факторов // Вопр. герпетологии. 1981. С. 70.
- Кубанцев Б. С. О роли антропогенных факторов в экологических процессах // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы Волгоград, 1976. Вып. 1. С. 3—16.
- Лебедева Г. Д. Определение токсичности загрязнения пресных вод в отношении некоторых гидробионтов // Вопросы водной токсикологии. М., 1970. С. 57—61.
- Лесников Л. А. Особенности действия загрязнения на популяции водных организмов // Вопросы водной токсикологии. М., 1970. С. 61—66.
- Ляпков С. М. Выедание сеголеток травяной лягушки землеройками и зелеными лягушками в условиях эксперимента // Проблемы современной биологии. М., 1987. С. 27—31.
- Ляпков С. М. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 10. С. 1519—1529.
- Попов Ю. К. О влиянии химических обработок леса на птиц и землероек // Уч. зап. Пермского пединститута. 1967. Вып. 1. С. 34—41.

- Пястолова О.А., Трубецкая Е. А. Некоторые особенности энергетики метаморфоза *Rana arvalis* Nilss. в техногенном ландшафте // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 105—117.
- Северцов А. С, Сурова Г С. Гибель личинок травяной лягушки и факторы ее определяющие // Зоол. журн. 1979а. Т. 8, вып. 3. С. 393—403.
- Северцов А. С, Сурова Г. С. Влияние хищников на популяцию головастиков травяной лягушки // Зоол. журн. 1979б. Т. 8, вып. 9. С. 1374—1379.
- Северцов А. С, Сурова Г. С. Факторы, ограничивающие численность бурых лягушек // Экологические популяции. М., 1988. Ч. 2. С. 109—110.
- Северцов А. С, Сурова Г. С. Динамика численности бурых лягушек в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. Материалы совещания по герпетофауне Москвы и Московской области. М., 1989. С. 110—120.
- Скокова Н. Н., Лобанов В. А. Влияние бутилового эфира 2,4 Д на земноводных // Научные основы охраны природы. М., 1973. Вып. 2. С. 79—86.
- Топоркова Л. Я. Влияние деятельности человека на распространение амфибий // Вопр. герпетологии. 1977. Вып. 4. С. 204—206.
- Ушаков В. А., Лебединский А. А., Грефнер Н. М. Анализ размерно-возрастной популяции травяной лягушки на урбанизированной территории // Вести, зоологии. Киев, 1982. № 2. С. 67—68.
- Шварц С. С, Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия // Экология. 1970а. № 1. С. 78—82.
- Шварц С. С, Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия // Экология. 1970б. № 2. С. 38—54. I
- Щупак Е. Л. Динамика биологической продуктивности популяций остромордой лягушки // Экология. 1970. № 1. С. 83—86.
- Brockleman W. Y. Natural regulation of density in tadpoles of *Bufo americanus* // Rh. D. Thesis. Univ. of Michigan. 1968. P. 78.
- Calet G. W. Natural mortality of tadpoles in population of *Rana aurora* // Ecology. 1973. V. 54, N 4. P. 741—758. .
- Cooke A. S. Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // Brit. J. Herpetol. 1975. V. 5, N 5. P. 505—509.
- Herreid C F., Kinney S. T. Temperature and development of the wood frog *Rana sylvatica* in Alaska // Ecology. 1967. V. 48, N 4. P. 579—590.
- Licht L. E. Survival of embryos tadpoles and adult of the frogs *Rana amora amora* and *Rana pretiosa pretiosa* sympatric in south-western British Columbia // Can. J. Zool. 1974. V. 52, N 5. P. 613—627.