

На правах рукописи

А. Кузовенко

Кузовенко Александр Евгеньевич

**ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
АМФИБИЙ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ
САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ**

Специальность: 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Тольятти – 2018

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии Федерального государственного учреждения науки Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук

**Научный
руководитель:**

Файзулин Александр Ильдусович,
кандидат биологических наук, заведующий
лабораторией популяционной экологии
Института экологии Волжского бассейна
Российской академии наук (г. Тольятти)

**Официальные
оппоненты:**

Вершинин Владимир Леонидович,
доктор биологических наук, профессор, заведующий
лабораторией функциональной экологии наземных
животных Института экологии растений и животных
УрО РАН (г. Екатеринбург);

Гордеев Дмитрий Анатольевич,
кандидат биологических наук, доцент кафедры
биологии Волгоградского государственного
университета (г. Волгоград)

**Ведущая
организация:**

**Казанский (Приволжский) федеральный
университет (г. Казань)**

Защита диссертации состоится **11 мая 2018 г. в 12³⁰** часов на заседании диссертационного совета Д 002.251.02 при ИЭВБ РАН по адресу: 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10; тел: 8(8482)489-977; E-mail: ievbras2005@mail.ru

Диссертационный совет Д 002.251.02 при ИЭВБ РАН: тел: 8(8482)489-169; E-mail: dissovetievb@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на официальном сайте ИЭВБ РАН по адресу www.ievbras.ru и на официальном сайте ВАК по адресу www.vak.ed.gov.ru

Автореферат разослан « ____ » _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



А.Л. Маленёв

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследований. В настоящее время наибольшие изменения среды обитания животных отмечаются в условиях городских территорий. Промышленная и жилая застройка, загрязнение среды обитания, рекреационная нагрузка и развитие транспортной инфраструктуры приводят к формированию урбоценозов – особой среды обитания земноводных (Вершинин, 1997; Замалетдинов, 2003; Зарипова, 2012). Актуальность исследования связана с возрастанием антропогенного воздействия на экосистемы региона, а также с расширением площади городских территорий в Самарской области.

Несмотря на широкий спектр исследовательских работ (Вершинин, 1997; Замалетдинов, 2003; Зарипова, 2012), комплексное изучение урбоценозов с учетом специфики таксономического состава амфибий проводится пока только в ряде регионов России – Пензенской области (Закс, 2013) и Республике Татарстан (Замалетдинов и др., 2015). На территории России изучение экологии амфибий урбанизированных территорий проведено для городов юго-запада России (Никашин, 2007; Максимов, 2010), Поволжья (Колякина, 1999; Спирина, 2007), Среднего (Вершинин, 1997) и Южного Урала (Зарипова, 2012), а также Сибири (Жигилева, Буракова, 2005; Ибрагимова, 2013).

Эколого-фаунистические особенности земноводных урбанизированных территорий Самарской области изучены недостаточно и носят фрагментарный характер (Павлов и др., 1995; Garanin, 2000).

Кроме того, использование современных методов идентификации (цитометрических и молекулярно-генетических) привело к пересмотру таксономического состава амфибий и позволило поставить новые задачи перед исследователями фауны урбанизированных территорий. Так, в пределах Самарской области отмечено наличие криптических (по морфологическим признакам) форм у зеленой жабы *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), озерной *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и съедобной *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) лягушек (Литвинчук и др., 2008; Файзулин и др., 2013, 2017; Ермаков и др., 2014). Особый интерес представляют выявленные в Волжском бассейне формы озерной и съедобной лягушек, различаемые по типу ядерного и митохондриального генома (Закс, 2013; Ермаков и др., 2013, 2014; Замалетдинов и др., 2015; Свинин и др., 2015; Корзиков, 2017; Файзулин и др., 2017). Наличие определенных различий по приуроченности «восточной» и «западной» форм озерной лягушки к антропогенно трансформированным местообитаниям в Поволжье (Ермаков и др., 2013; 2014) требует анализа их распределения в условиях урбанизированных территорий Самарской области.

Цель и задачи исследований. Цель настоящей работы – эколого-таксономический анализ земноводных урбанизированных территорий Самарской области. Для решения указанной цели были поставлены следующие задачи:

- 1). Выявить таксономический состав батрахофауны урбанизированных территорий Самарской области с использованием современных методов идентификации гибридогенных и криптических форм;
- 2). Установить особенности распределения земноводных на городских территориях региона с учетом степени антропогенной трансформации местообитаний и влияния факторов среды;

3). Исследовать особенности возрастного, полового и фенотипического (по признакам рисунка окраски) состава для популяций фоновых видов амфибий, оценить морфофизиологическое состояние массового вида амфибий в различных местообитаниях городских территорий;

4). Изучить трофические связи и состав гельминтофауны амфибий в условиях с разной степенью антропогенной трансформации.

Научная новизна. Впервые в Самарской области проведено комплексное исследование популяций 4 видов земноводных, населяющих урбанизированные территории Самарской области. Исследованы особенности популяционной структуры (половой состав, фенотипическое разнообразие, морфофизиологические показатели) и биоценотические связи (питание, паразиты, хищники) эвритопных видов в условиях городских территорий региона. Выявлены закономерности распределения «восточной» и «западной» криптических форм озерной лягушки в разных (по степени урбанизации) биотопах. Уточнен таксономический состав земноводных с использованием цитометрических и молекулярно-генетических методов идентификации гибридогенных и критических форм амфибий.

Теоретическое значение. Диссертационная работа является итогом многолетних комплексных эколого-таксономических исследований амфибий урбанизированных территорий Самарской области. Полученные данные уточняют и расширяют сведения об особенностях биологии земноводных урбоценозов и вносят вклад в развитие популяционной факториальной экологии. Проведен анализ закономерностей изменения таксономического состава, характеристик популяционной структуры, состава рациона, гельминтов и потребителей амфибий в условиях разнохарактерной трансформации местообитаний.

Практическая значимость результатов. Результаты проведенных исследований дополняют сведения о фауне Самарской области. Выявлено пять новых местообитаний изучаемых видов амфибий, включенных в Красную книгу Самарской области. Основные результаты исследования используются при подготовке 2-го издания Красной книги Самарской области, в работе ООПТ региона (Национальный парк «Самарская Лука») и методической деятельности Государственного бюджетного учреждения «Самарский зоологический парк». Полученные данные позволяют оценить экологическое состояние городских территории и могут стать основой биомониторинговых исследований. Материалы диссертационной работы могут применяться в ВУЗах при чтении курсов «Зоология», «Популяционная экология», «Экология», а также при ведении «Большого практикума по зоологии позвоночных».

Методология и методы исследования. В основу методологии эколого-фаунистического исследования земноводных урбанизированных территорий Самарской области положен комплексный подход, основанный на анализе таксономического состава, популяционной структуры и биоценотических связей амфибий. В соответствии с принятой методологической концепцией установлен таксономический состав земноводных с использованием современных методов идентификации, изучены параметры популяционной структуры обитающих в условиях урбоценозов видов, а именно половой и возрастной состав, фенотипическое разнообразие, морфофизиологические индексы, трофические связи и зараженность амфибий гельминтами. Используемые в комплексе, принятые и апробированные методы изучения земноводных (Вершинин, 1997; Зарипова, 2012)

позволили выявить особенности изменений фаунистического состава, популяционной структуры, рациона, состава гельминтов и потребителей амфибий в условиях разнохарактерной трансформации местообитаний на городских территориях.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Диссертационная работа была проведена в рамках плана научно-исследовательской работы Института экологии Волжского бассейна РАН. Результаты исследования получены в рамках выполнения работ по программе фундаментальных исследований Президиума РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», «Биоразнообразии природных систем» и грантов РФФИ (№ 12-04-31774 мол_а; № 14-04-31315 мол_а; № 14-04-97031 р_поволжье_а; № 18-04-00640), а также связаны с выполнением базовой части государственного задания ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2017-2019 гг. (проект 6.7197.2017/БЧ).

Реализация результатов исследования. Основные результаты исследования используются при подготовке 2-го издания Красной книги Самарской области, в работе ООПТ региона (Национальный парк «Самарская Лука») и методической деятельности Государственного бюджетного учреждения «Самарский зоологический парк».

Апробация работы. Результаты диссертационного исследования докладывались и обсуждались на: 16th European Congress of Herpetology (Luxembourg and Trier, 2011); V съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Минск, 2012); VIII, XI, XIII международной научно-практической конференции «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» (Тольятти, 2011, 2014, 2016); научном симпозиуме «Биотические компоненты экосистем» (III Международный экологический конгресс) (Тольятти, 2011); III Международной конференции «Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем» (Самара-Тольятти, 2016); III научной конференции, IV всероссийской молодежной научной конференции с международным участием, V и VI Международной научной конференции «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2011, 2013, 2015, 2017); Всероссийской конференции с международным участием «Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем» (Тольятти, 2011); на III всероссийской научно-практической конференции «Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы» с международным участием, посвящённая 85-летию естественно-географического факультета ПГСГА (Самара, 2014); XXIV Любимцевских чтениях «Современные проблемы экологии и эволюции» (Ульяновск, 2010).

Декларация личного участия автора. Автор занимался постановкой цели и формулированием задач, выбором объекта и методов исследований, методик камеральной и статистической обработки материала. Автором в период 2005-2017 гг. самостоятельно проведены полевые исследования земноводных Самарской области, обитающих на урбанизированных территориях, и последующая камеральная обработка материала. Анализ и интерпретация полученных результатов, а также сопоставление их с литературными данными проводились автором лично. Рукопись диссертации написана по плану, согласованному с

научным руководителем. Доля участия автора в публикациях пропорциональна числу соавторов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Фауна амфибий урбанизированных территорий представлена видами, адаптированными к местообитаниям с различными по степени антропогенной трансформации условиями; таксономическое разнообразие фауны амфибий (включая гибридные и криптические формы) увеличивается в направлении от центра к периферии городских территорий.

2. С увеличением степени урбанизации отмечено разнонаправленное изменение величины морфофизиологических индексов у озерной лягушки. Фенотипическое разнообразие снижается сходно у наиболее устойчивых к антропопрессии видов земноводных – зеленой жабы, озерной лягушки, остромордой лягушки.

3. В рационе питания амфибий в условиях городских территорий с увеличением степени антропогенной трансформации местообитаний уменьшается величина показателя трофической ниши и возрастает доля доминирующих объектов питания. Отмечается снижение состава потребителей амфибий в биотопах зоны жилой застройки.

4. В условиях урбоценозов снижается видовое разнообразие гельминтофауны (за счет выпадения отдельных экологических групп гельминтов), а структура сообществ гельминтов бесхвостых земноводных упрощается в результате изменения трофических связей амфибий.

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 29 научных работ, в том числе 14 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, а также 1 монография.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и приложения. Общий объем диссертации составляет 211 страниц. Список цитируемой литературы включает 449 источников, 67 из которых на иностранных языках. Работа содержит 14 таблиц (а также 14 таблиц в Приложении) и 39 рисунков.

Благодарности. Автор благодарит С.Н. Литвинчука, Ю.М. Розанова, Л.Я. Боркина за проведение цитометрического анализа, Г.А. Ладу и А.О. Свинина за морфологический анализ, О.А. Ермакова, А.Ю. Иванова за молекулярно-генетический анализ материала; И.В. Чихляева и Ф.Ф. Зарипову за определение гельминтов амфибий; А.С. Тилли, С.В. Литовкина, И.В. Дюжаеву за определение отдельных групп насекомых; А.С. Кирееву, А.М. Балтушко, А.Г. Бакиева, Р.А. Горелова, А.С. Паженкова за участие и помощь в сборе материала; А.И. Файзулина за помощь на всех этапах исследований.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ И СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ АМФИБИЙ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

1.1. Эколого-фаунистические исследования земноводных урбоценозов. Представлен обзор литературных данных по используемым в диссертации характеристикам – поло-возрастному составу, фенотипическому разнообразию,

морфофизиологическим индексам, питанию амфибий, составу гельминтов и хищников.

1.2. Изучение амфибий городских территорий Самарской области. Приведен анализ публикаций по истории изучения земноводных урбанизированных территорий региона. В Самарской области, несмотря на достаточно высокую изученность амфибий региона (Бакиев, Файзулин, 2002; Файзулин и др., 2013), обобщающего исследования по земноводным урбанизированных территорий выполнено не было.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы положены сборы материалов, проведенные в весенне-летний период с 2005 по 2017 гг. Всего исследована 1621 особь земноводных, (из них видовая принадлежность уточнялась для 245 особей – методом проточной ДНК-цитометрии, для 104 особей – молекулярно-генетическими методами), половой состав исследован для 916 особей, возрастная структура – для 81 особи, анализ рисунка окраски – у 494 особей, морфофизиология – у 45 особей, питание амфибий – у 354 особей, зараженность гельминтами – у 382 особей амфибий.

Сбор материала проведен в 43 местообитаниях на территории Самарской области (рис. 1), отличающихся степенью антропогенной трансформации. Большая часть исследований проведена на территориях крупных городов – Самара и Тольятти, а также в районах с низкой антропогенной нагрузкой – контрольных условиях (К). Степень антропогенной трансформации местообитаний в условиях урбанизации – определяли по наличию преобладающей застройки, антропогенной нагрузки в соответствии с принятой системой зонирования (Вершинин, 1997, с дополнениями): I. Промышленная застройка; II. Многоэтажная; III. Малоэтажная застройка; IV. Зеленая зона (к которой отнесены городские парки и пригородные лесные массивы в границах городской территории).

Определение видового состава земноводных проводили прижизненно по внешним морфологическим признакам и при помощи общепринятых определителей (Кузьмин, 1999, 2012; Писанец, 2007). Цитогенетический анализ выполнен к.б.н. С.Н. Литвинчуком в Институте цитологии РАН (г. Санкт-Петербург). Молекулярно-генетические исследования проведены на базе Пензенского государственного университета к.б.н. О.А. Ермаковым, А.Ю. Ивановым. В качестве образцов тканей для выделения ДНК методом высаливания (Aljanabi, Martinez, 1997) брали первые фаланги пальцев задних конечностей, фиксированные в 96% этаноле. Использовали 2 молекулярно-генетических маркера: для мтДНК – фрагмент первой субъединицы гена цитохром оксидазы (*COI*), для яДНК – интрон 1 гена сывроточного альбумина (*SAI-1*). Принадлежность гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК к «западной» или «восточной» формам устанавливали по методике, опубликованной ранее (Ермаков и др., 2013; Закс и др., 2013). Вариации окраски спины оценивали по признакам рисунка окраски у зеленых (Боркин, Тихенко, 1979; Лада, Соколов, 1999), бурых (Ищенко, 1978) лягушек и зеленых жаб (Пескова, 2005; Пескова, 2008). Морфофизиологическое состояние амфибий рассчитывали относительно массы тела, в индексах сердца, печени, почек и семенников (Шварц и др., 1968; Мисюра, Залипуха, 2006).

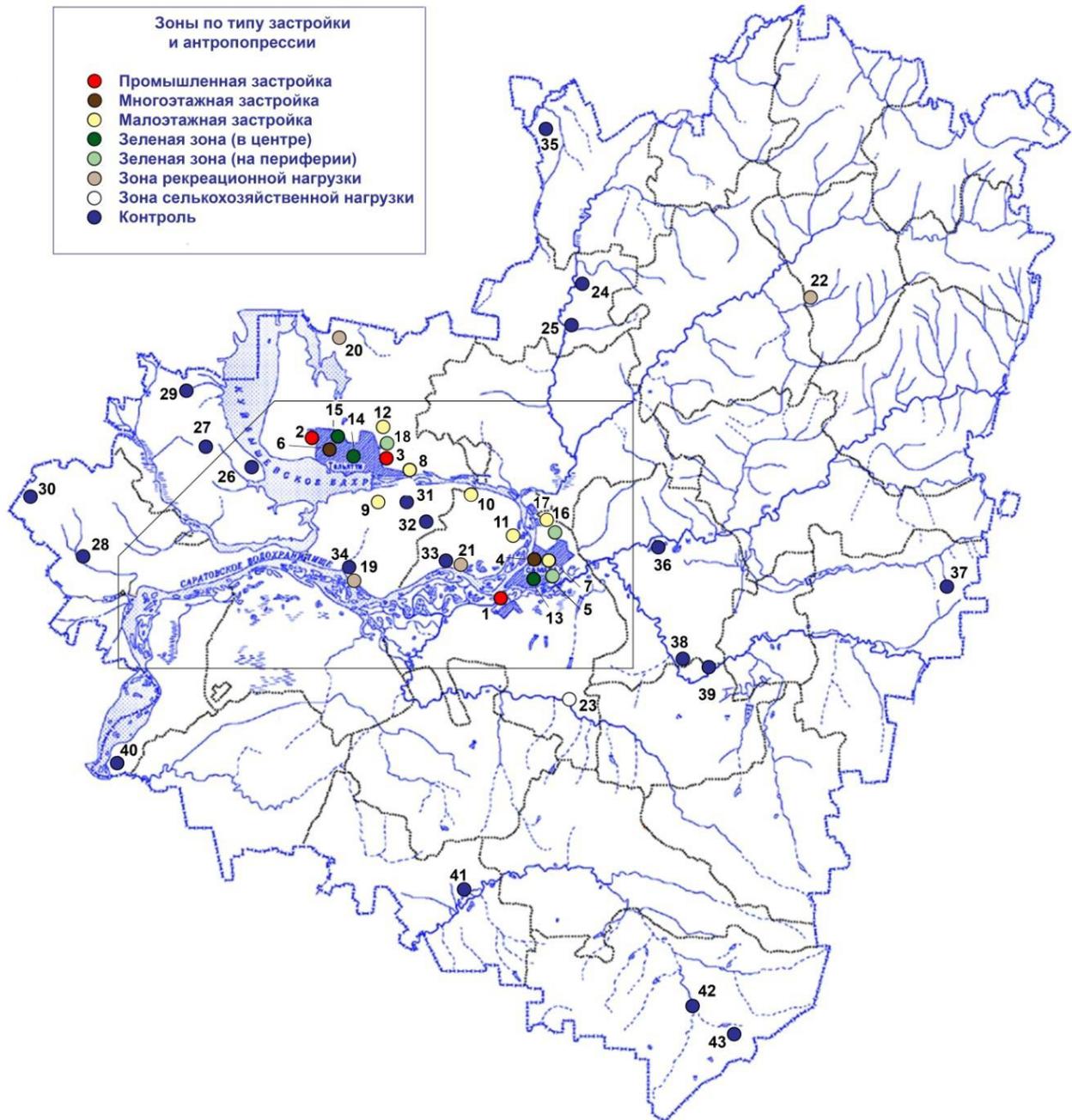


Рис.1. Карта-схема района исследований урбанизированных территорий Самарской области. Цифрами обозначены номера биотопов – мест сбора земноводных. Чертой обозначена территория формирующейся Самарской агломерации.

Для выявления пищевых объектов земноводных исследовали содержимое желудочно-кишечного тракта. Компоненты пищи сортировали по таксономическим группам, в зависимости от сохранности съеденных животных (Бей-Биенко, 1965; Мамаев и др., 1976; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 2004).

При изучении гельминтов амфибий использован метод полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928; Быховская-Павловская, 1985). Паренхиматозные органы изучали компрессорно, желудочно-кишечный тракт – методом последовательных промываний. Определение гельминтов амфибий выполнено к.б.н. И.В. Чихляевым и к.б.н. Ф.Ф. Зариповой по К.М. Рыжикову с соавторами (Рыжиков и др., 1980). Для количественного анализа зараженности

амфибий использовали показатели: экстенсивность (E , %) и интенсивность (I , экз.) инвазии, индекс обилия паразитов (M , экз.) (Бреев, 1972, 1976; Федоров, 1989).

Различия по частоте встречаемости объектов питания и экстенсивности инвазии амфибий оценивали по критерию Фишера, рассчитываемого при преобразовании долей заражённых особей хозяина в углы ϕ (арксинус преобразование с поправкой Йетса на непрерывность) (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 2010). Найденные различия считались статистически значимыми при $p < 0,05$. Сходство оценивали по показателям фенотипического разнообразия – (I) критерию идентичности (Животовский, 1982), между составами гельминтов по индексу Жаккара (C_j), между спектрами питания по индексу Мориситы-Хорна (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992). Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами (Лакин, 1990) с помощью пакетов программ STATISTICA 6.0 StatSoft Inc., MS Office Excel 2003.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ И ЗОНИРОВАНИЕ ПО СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ

3.1 Физико-географическая характеристика. В разделе описана физико-географическая характеристика урбанизированных и сопредельных территорий в пределах Самарской области.

3.2 Зонирование урбанизированных территорий. Для зонирования района исследования нами использована оценка степени трансформации с учетом доминирующей застройки (Вершинин, 1997, с дополнениями). По антропогенному воздействию на местообитания амфибий биотопы отнесены к импактной, буферной и контрольным зонам. В импактную зону с наибольшей антропогенной трансформацией включены территории промышленной (биотопы: 1–3), многоэтажной (биотопы: 4, 6) и малоэтажной (биотопы: 7–12) застроек (рис. 1). В буферную зону (биотопы: 5, 13–18, 22, 23) включены территории зеленых насаждений – парков, садов и лесопарков, окруженные городской застройкой и на периферии. Контроль – территория низкой антропогенной трансформации, за пределами городской черты (биотопы: 19–21, 24–43).

ГЛАВА 4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

4.1. Таксономический состав. В результате исследования установлен таксономический состав низших наземных позвоночных в изученных биотопах (рис. 1; табл. 1). Отмечено обитание в районе исследования (урбанизированных и контрольных участков) 11 видов земноводных: обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758), гребенчатый тритон *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761), чесночница Палласа *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771), серая жаба *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), зеленая жаба *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), травяная лягушка *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842, прудовая лягушка *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), съедобная лягушка *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758).

Таксономический статус ряда форм потребовал уточнения с использованием современных методов исследования.

В районе исследования обитает «восточная» криптическая форма «обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus*», которая рассматривается в качестве самостоятельного вида – чесночницы Палласа *P. vespertinus* (Litvinchuk et al., 2013).

Цитогенетическими методами (проточной ДНК-цитометрии) установлено, что в Самарской области обитают «восточная» и «западная» криптические формы зеленой жабы, которые рассматриваются нами в качестве отдельных подвидов – «западного» номинативного *B. v. viridis* (биотопы: 1-6, 9, 14, 36) и «восточного» *B. v. sitibundus* (=variabilis) (биотопы: 37, 41, 43). В Самарской области восточный подвид зеленой жабы *B. v. sitibundus* обитает только на юге и востоке региона, в границах гг. Самара и Тольятти «западная» форма – подвид *B. v. viridis* обнаружена во всех зонах, выделенных по степени антропогенной трансформации.

Гибридогенный вид – съедобная лягушка *P. esculentus* включает несколько генетических форм, различающихся как по маркерам ядерной ДНК, так и по маркерам митохондриальной ДНК (Свинин и др., 2015; Корзиков, 2017; Файзулин и др., 2017), принадлежащих одному из родительских видов (рис. 2а).

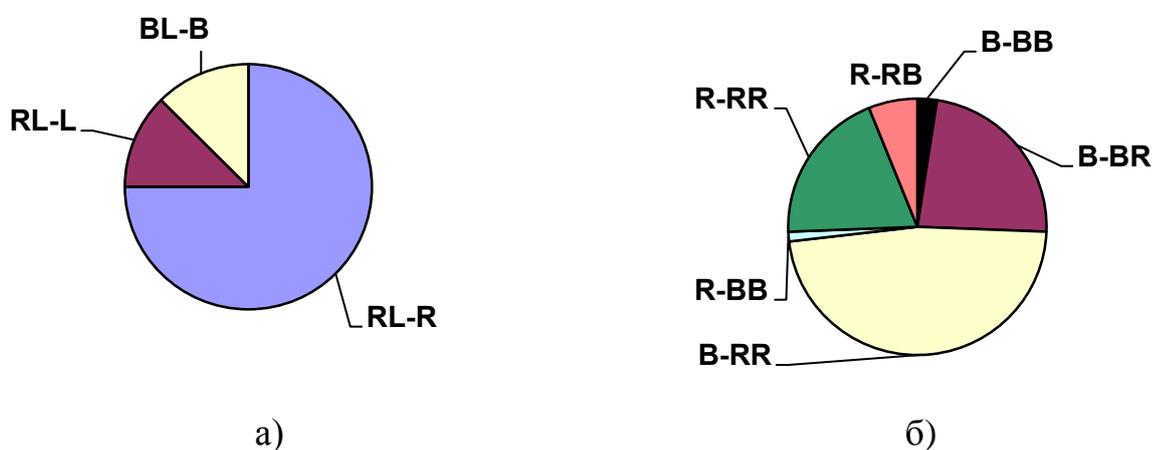


Рис. 2. Формы зеленых лягушек района исследования по данным молекулярно-генетического анализа (по: Ермаков и др., 2014): а) озерной лягушки *P. ridibundus*; б) съедобной лягушки *P. esculentus*. Обозначения: В – гаплотипы мтДНК и аллели яДНК «восточной» формы, R – гаплотипы мт ДНК и аллели яДНК «западной» формы.

Дифференциация форм проведена цитогенетическими методами (проточной ДНК-цитометрией, секвенирование ДНК; $n = 8$). Съедобная лягушка в восточной части ареала обитает совместно с родительскими видами – прудовой и озерной лягушками в популяционных системах. Данный вид представлен в 3-х из 6 отмеченных в Самарской области популяционных системах (обозначение, «R» – озерная лягушка, «L» – прудовая лягушка, «E» – съедобная лягушка), состоящих из одного вида – «R» и «L», двух – «R-L», «R-E», «L-E» или трех видов – «R-L-E».

Молекулярно-генетическое исследование ($n = 82$) ядерной и митохондриальной ДНК озерной лягушки (рис. 2б) показало, что все из 6 возможных генотипических форм озерной лягушки (Ермаков и др., 2013; 2014) обитают в Самарской области: B-BB; B-RB; B-RR; R-BB; R-RB; R-RR.

4.2. Географическое распространение. В таблице 1 представлен видовой состав амфибий по исследованным биотопам. Исследование пространственного распределения низших позвоночных показало, что наибольшим адаптационным

потенциалом обладает озерная лягушка, обитающая в большинстве непересыхающих водоемов (табл. 1). Из наземных видов амфибий к синантропным видам можно отнести зеленую жабу и озерную лягушку, но их распространение и плотность зависят от наличия пригодных для размножения и развития водоемов. Как видно из таблицы 1, в настоящее время не отмечены в условиях застроенных городских территорий обыкновенный и гребенчатый тритоны, серая жаба, травяная и съедобная лягушка. Из эвритопных видов амфибий не отмечены в зоне многоэтажной застройки краснобрюхая жерлянка, чесночница Палласа, остромордая и прудовая лягушки. Нами установлено, что в условиях урбоценозов наблюдается преобладание озерной лягушки, имеющей митохондриальную ДНК «восточной» формы ($p < 0,05$). Ранее отмечено (Ермаков и др., 2013; 2014, 2016; Файзулин и др., 2017), что особи с митохондриальным геномом «восточного» типа могут быть более адаптированы к обитанию в условиях антропогенной трансформации местообитаний.

Таблица 1. Таксономический состав земноводных в районе исследования

Таксономический состав	Зонирование по степени антропогенной трансформации				
	Импактная зона			Буферная зона	Контрольная зона
	I	II	III	IV	K
Биотопы	1, 2	4,6	3, 7-12, 17	5, 13-16, 18, 22, 23	19-21, 24-43
<i>Lissotriton vulgaris</i>	–	–	17	16	35
<i>Triturus cristatus</i>	–	–	–	16	35
<i>Bombina bombina</i>	1, 2	–	3, 11, 12, 17	16, 18	19-21, 26, 33, 39-42
<i>Pelobates vespertinus</i>	1, 2	–	3, 7-9, 11, 12, 17	13-16, 18, 22	19-21, 26, 33, 35, 39-42
<i>Bufo bufo</i>	–	–	–	–	35
<i>Bufo viridis</i>	1,2	4, 6	3, 7-12, 17	5, 13-16, 18, 22, 23	19-21, 24-29, 33, 34, 36-43
<i>Rana temporaria</i>	–	–	–	–	30, 35
<i>Rana arvalis</i>	1,2	–	3, 7, 9-12, 17	13, 14, 16, 18, 23	19-21, 24-42
<i>Pelophylax lessonae</i>	2	–	12, 17	16, 18, 21	31, 32, 35, 39
<i>Pelophylax esculentus</i>	–	–	12	21	20, 33
<i>Pelophylax ridibundus</i>	1, 2	4	3, 7-12, 17	13, 14, 16, 18, 22, 23	19-21, 24-30, 33-42

Примечание. I. Промышленная застройка; II. Многоэтажная застройка; III. Малоэтажная застройка; IV. Зеленая зона; K. Контроль.

ГЛАВА 5. АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

В данном разделе диссертационной работы представлены сведения по показателям популяций зеленой жабы, остромордой, прудовой и озерной лягушек.

Большая часть комплексных эколого-популяционных исследований выполнена на одном объекте – озерной лягушке, обитающей во всех выделенных по степени урбанизации зонах.

5.1. Половая и возрастная структура. Анализ половой структуры выявил ($p < 0,05$) преобладание самцов над самками в 1,5-3,8 раза в условиях антропогенной трансформации местообитаний, в отличие от условий контроля, где соотношения полов в популяции близки к 1:1 (рис. 3).

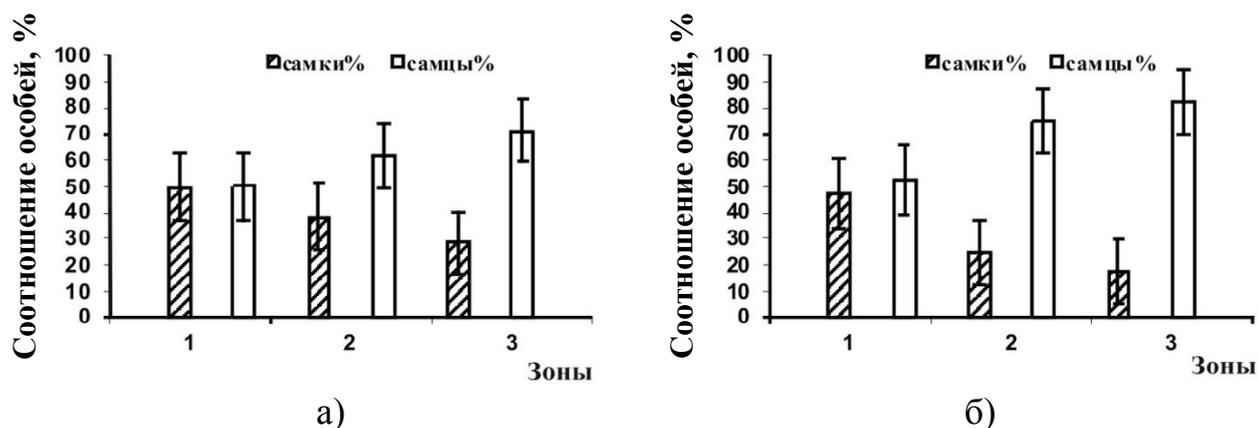


Рис. 3. Соотношение самок и самцов в популяциях озерной лягушки *P. ridibundus*. Обозначения: а) г. Тольятти: 1. Контроль (биотоп 8, «Пискалы»); 2. Зеленая зона (биотоп 15, «Лесная»); 3. Малоэтажная застройка (биотоп 3, «Федоровка»); б) г. Самара: 1. Контроль (биотоп 19, «Мордово»); 2. Зеленая зона (биотоп 13, «Ботсад»); 3. Малоэтажная застройка (биотоп 7, «Бронный»).

Преобладание самцов в урбоценозах ($p < 0,05$) отмечено также для зеленой жабы, остромордой и прудовой лягушек. Более высокая доля самцов, вероятно, связана с пониженной выживаемостью самок в репродуктивной части популяции, судя по анализу их соотношения в возрастных группах (рис. 4).

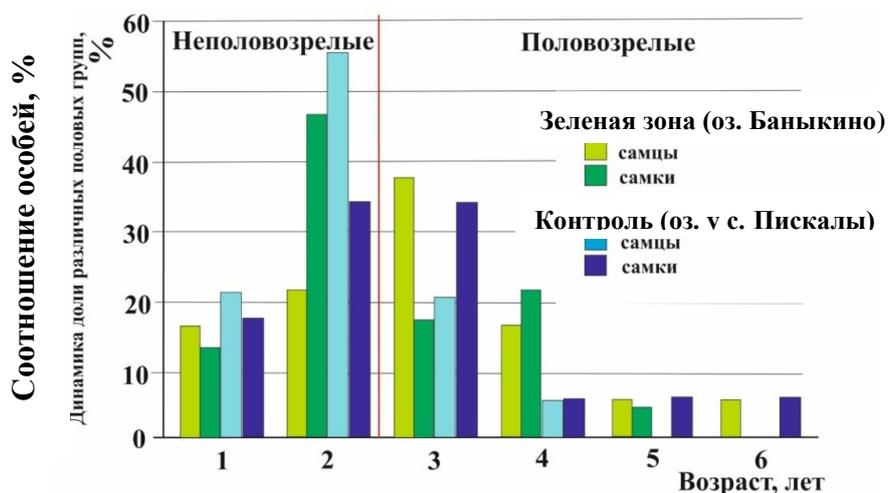


Рис. 4. Соотношение (в %) особей различных возрастных групп озерной лягушки *P. ridibundus*.

Отмечено, что самки наиболее подвержены факторам антропогенного воздействия, вызывающим нарушения белкового и липидного обмена, что приводит

к нарушению нормального формирования половых продуктов (Мисюра, 1982), а также влияют на морфофизиологические показатели гонад (Пескова, 2002).

5.2. Характеристика фенотипического разнообразия по признакам рисунка окраски. Состав морф выделенных по признакам рисунка окраски спины представлен на рис. 5.

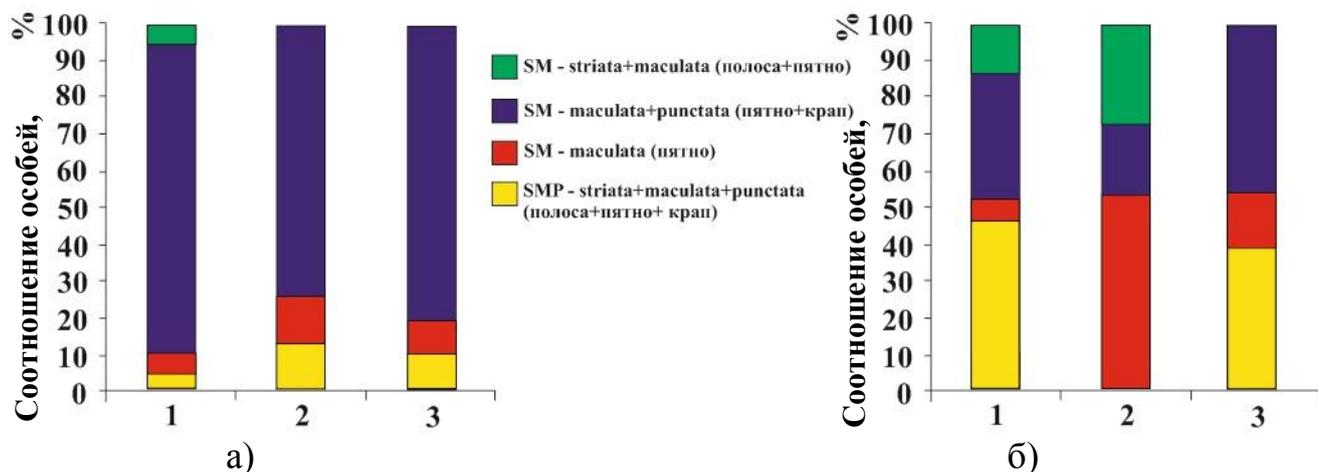


Рис. 5. Состав морф популяций озерной лягушки *P. ridibundus* по признакам окраски: Обозначения: а) г. Тольятти: 1. Контроль (биотоп 8, «Пискалы»); 2. Зеленая зона (биотоп 14, «Банькино»); 3. Малоэтажная застройка (биотоп 3, «Федоровка»); б) г. Самара: 1. Контроль (биотоп 19, «Мордово»); 2. Зеленая зона (биотоп 13, «Ботсад»); 3. Малоэтажная застройка (биотоп 7, «Бронный»).

Для озерных лягушек при увеличении степени урбанизации снижаются показатели фенотипического разнообразия в условиях гг. Тольятти и Самары. Выявлены различия ($p < 0,01$) в проявлении фенотипического разнообразия в популяциях озерной лягушки, зеленой жабы, остромордой лягушки, обитающих в различных по степени антропопрессии условиях, что подтверждают проведенные ранее исследования (Вершинин, 1997; 2004; Зарипова, 2012). Изменение фенотипического разнообразия у прудовой лягушки происходит разнохарактерно, что может быть связано с обитанием данного вида на периферии ареала (биотопы: 16–18, 20, 31, 32).

5.3. Морфофизиологические показатели. Морфофизиологические показатели (отношение массы тела к массе органа) изменяются сходно в градиенте повышения урбанизации для районов г. Самары и г. Тольятти по общей массе тела, индексу сердца, почек, а также семенников. Незначительно меняется индекс относительной массы легкого, а относительная масса печени дает наибольшие показатели в условиях зеленой зоны г. Самары. Возрастание индекса сердца, вероятно, отражает процессы адаптации к условиям среды, требующие повышения уровня метаболизма. Ранее отмечено, что интенсификация функций сердца вызывает увеличение значения индекса данного органа (Шварц и др., 1968). Установлено, что возрастание показателей морфофизиологических индексов (легких, сердца, почек, селезенки и печени) у амфибий свидетельствует об изменении условий среды (Мисюра, 1989; Вершинин, 1992). Разнохарактерные изменения индексов почек, семенников, печени, а также незначительные изменения относительной массы легкого в градиенте возрастания урбанизации, видимо, отражают различные факторы вызывающие трансформацию местообитания.

ГЛАВА 6. БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЗЕМНОВОДНЫХ УРБОУЦЕНОЗОВ РЕГИОНА

6.1. Питание. Анализ рациона показал относительное снижение показателя размера трофической ниши с возрастанием антропогенного воздействия на местообитания для озерной лягушки (рис. 6).

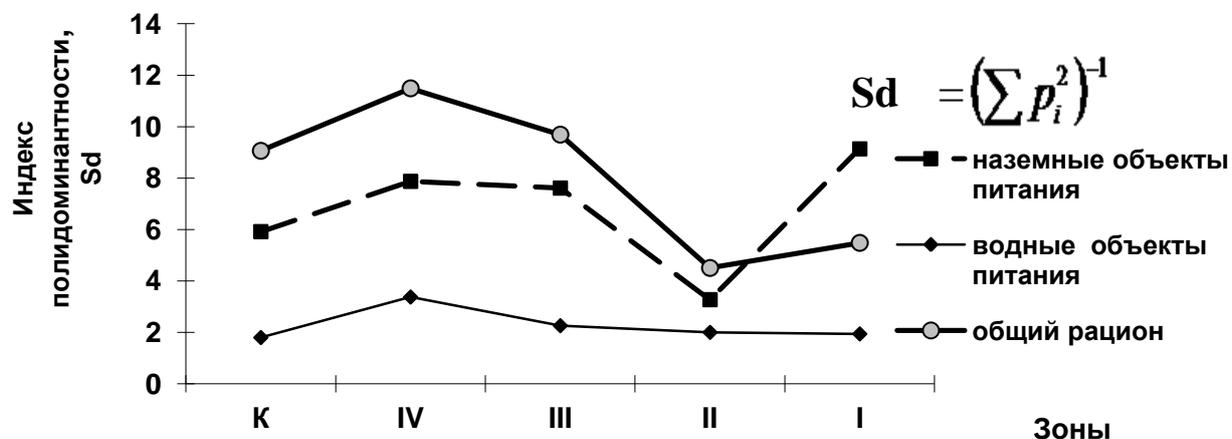


Рис. 6. Ширина трофической ниши (D – индекс полидоминантности) озерной лягушки *P. ridibundus* г. Самары. Обозначение: I – промышленная застройка; II – многоэтажная застройка; III – малоэтажная застройка; IV – зеленая зона; К – контроль.

Отмечено преобладание водных объектов питания в водоемах с высокой степенью рекреационной нагрузки, что может говорить о сокращении наземной трофической стадии в результате проявления фактора беспокойства и воздействия рекреационной нагрузки на прибрежные участки водоемов. Наблюдается тенденция снижения разнообразия кормовой базы в градиенте увеличения трансформации местообитаний – от контроля и зеленой зоны к жилой застройке, что отражается на пищевом спектре амфибий. Сходная зависимость наблюдается для озерной и прудовой лягушек в районе г. Тольятти, при этом для прудовой лягушки ширина трофической ниши больше только в зоне промышленной застройки.

6.2. Питание зеленых лягушек в смешанной популяционной системе. Исследование, проведенное в смешанной популяции зеленых лягушек, включающих озерную *P. ridibundus*, прудовую *P. lessonae* и гибридогенную съедобную *P. esculentus*, выявил ряд различий в рационе у данных видов. Наибольшее сходство спектра питания выявлено между съедобной и озерной лягушками ($I=0,563$). Состав кормов прудовой лягушки сходен как со съедобной ($I=0,480$), так и с озерной лягушками ($I=0,476$). Следует отметить, что по водным объектам питания, наибольшее сходство отмечается у съедобной лягушки с озерной ($I=0,549$), наименьшее с прудовой ($I=0,043$) лягушками. Для наземных объектов питания – наибольшее сходство между рационом съедобной и прудовой ($I=0,710$) лягушками, ниже – с озерной ($I=0,567$) лягушкой.

Различия в таксономическом составе и выявленные расхождения в доле водных и наземных форм показали, что виды зеленых лягушек отличаются по использованию трофической стадии. По нашему мнению, данная особенность экологии пищедобывания съедобной лягушки – тесная связь с наземной трофической стадией – возможно, является одним из факторов, ограничивающих

обитание данного вида на трансформированных территориях в условиях урбоценозов Самарской области и на периферии ареала.

6.3. Гельминты. По нашим данным, в условиях урбоценозов у озерной лягушки отмечается снижение экстенсивности инвазии (Е) трематод *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Е=17,0-20,0 %), *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876) (до Е=35%) при более высоких показателях инвазии нематоды *Icosiella neglecta* (Diesing, 1851) (до Е=21,05%). Для прудовой лягушки таксономический состав высокоурбанизированных местообитаний не превышает 10-13 видов гельминтов, в контрольной зоне достигает 19 видов, в основном за счет личиночных стадий трематод (метацеркарий). У зеленой жабы отмечается высокое сходство гельминтофауны урбанизированных местообитаний и контрольных участков (по индексу Жаккара) $50 < C_j < 75$ с высокими показателями инвазии нематод (не менее 40 %), составляющими ядро гельминтофауны этого вида.

Согласно полученным данным, в популяциях озерной лягушки района исследования с ростом степени антропогенной нагрузки на биотоп отмечается: 1) уменьшение величины инвазии многими видами гельминтов; 2) снижение в целом видового разнообразия гельминтов; 3) уменьшение количества фоновых видов гельминтов; 4) изменение структуры сообщества гельминтов в сторону упрощения как по степени доминирования, так и по экологическим группам.

6.4. Хищники. В составе потребителей земноводных в районе исследования отмечено не менее 40 видов позвоночных животных.

В контрольных условиях состав потребителей представлен 38 видами: рыбы (5), амфибии (2), рептилии (4), птицы (20) и млекопитающие (7). В условиях зеленой зоны снижено количество потребителей – 14 видов, из них 6 видов птиц, 3 вида млекопитающих, меньше амфибий и рептилий (по 2 вида), а также 1 вид рыб. В условиях малоэтажной застройки – 15 видов потребителей земноводных, из них преобладают птицы (12), меньше рыб, рептилий и млекопитающих (по 1 виду). Для зоны многоэтажной застройки отмечено наименьшее число хищников – 6 видов: 2 вида птиц и по 1 виду рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. В зоне промышленной застройки отмечено 13 видов потребителей амфибий, в том числе 6 видов птиц, 3 – млекопитающих, 2 – амфибий, а также по 1 виду рыб и рептилий.

Полученные сведения о составе хищников подтверждаются опубликованными данными для краснобрюхой жерлянки, чесночницы Палласа, остромордой и съедобной лягушек (Чихляев, 2004, Чихляев и др., 2009, Файзулин и др., 2013) и результатами проведенного гельминтологического анализа зеленой жабы, прудовой и озерной лягушки.

ВЫВОДЫ

1. На урбанизированных территориях Самарской области обитает 9 видов земноводных, в том числе вид гибридогенного происхождения – съедобная лягушка. Выявлены криптические формы у съедобной и озерной лягушек, а также у зеленой жабы. Наиболее распространенными и многочисленными видами амфибий в урбоценозах региона являются зеленая жаба и озерная лягушка, способные обитать в зонах промышленного загрязнения, многоэтажной и малоэтажной застройки. Установлено преобладание «восточной» формы озерной лягушки в пространственно изолированных и антропогенно трансформированных местообитаниях – городских прудах.

2. Половая структура популяций земноводных трансформированных участков отличается ($p < 0,05$) преобладанием самцов над самками в 1,5-3,8 раза относительно контрольных условий с равным соотношением особей разного пола. Для озерной лягушки преобладание самцов наблюдается в условиях повышенной урбанизации. В популяциях зеленой жабы, остромордой и прудовой лягушек смещение полового состава происходит в сторону самцов.

3. Установлено, что у зеленой жабы и озерной лягушки снижается фенотипическое разнообразие в условиях высокой урбанизации. Отмечено, что с повышением степени антропогенной трансформации городской территории возрастает индекс относительной массы сердца у озерной лягушки.

4. Размер индекса полидоминантности – показателя трофической ниши – в условиях низкого антропогенного воздействия шире, чем в условиях средней и высокой загрязненности водоемов в зоне жилой застройки. На распределение экологических форм объектов питания (наземных и водных) оказывают влияние характер и тип трансформации местообитаний, сужающие наземную часть трофической станции. Отмечается возрастание доли водных объектов в рационе питания озерной лягушки на наиболее урбанизированных территориях региона. В условиях урбоценозов отмечается снижение трофического пресса природных хищников и возрастание доли участия синантропных потребителей.

5. Паразитофауна амфибий в урбоэкосистемах характеризуется: снижением видового разнообразия гельминтов, уменьшением показателей инвазии, упрощением структуры сообществ гельминтов в условиях загрязнения водоемов и высокой рекреационной нагрузки. Сокращение видов гельминтов, паразитирующих у амфибий на личиночных стадиях, связано с изменением состава потребителей – окончательных хозяев трематод.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Файзулин, А.И. Анализ спектра питания озерной лягушки (*Rana ridibunda*) урбанизированных территорий Среднего Поволжья / А. И. Файзулин, И.В. Чихляев, В.А. Кривошеев, **А.Е. Кузовенко** // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2010. – Т. 1, № 1. – С. 126–129.

2. Файзулин, А.И. О питании прудовой лягушки (*Rana lessonae*) урбанизированных территорий Среднего Поволжья / А.И. Файзулин, **А.Е. Кузовенко**, И.В. Чихляев, И.А. Исаева // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2012. – Т. 1, № 1. – С. 139–143.

3. Файзулин, А.И. Использование амфибий в мониторинге состояния окружающей среды в условиях Самарской области: фенетическая структура популяций / А.И. Файзулин, **А.Е. Кузовенко** // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2012. – Т. 1 (3), № 1. – С. 829–833.

4. Замалетдинов, Р.И. Материалы к мониторингу возрастной структуры популяций амфибий на урбанизированных территориях Волжского бассейна / Р.И. Замалетдинов, А.И. Файзулин, Р.И. Михайлова, **А.Е. Кузовенко** // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины. – 2013. – Т. 213. – С. 85–90.

5. Файзулин, А.И. Особенности полиморфизма прудовой лягушки *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) урбанизированных территорий Среднего Поволжья / А.И.

Файзулин, И.В. Чихляев, А.Е. Кузовенко // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2013. – Т. 15, № 3. – С. 158–163.

6. Reshetnikov, A.N. Direct and indirect interactions between an invasive Alien Fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes / A.N. Reshetnikov, S.G. Sokolov, I.V. Chikhlyayev, A.I. Fayzulin, A.A. Kirillov, А.Е. Kuzovenko, E.N. Protasova, and M.O. Skomorokhov // *Copeia*, 2013. – March 2013. – Vol. 2013, No. 1. – P. 103–110.

7. Кузовенко, А.Е. О питании зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) в популяционной системе REL-типа в Самарской области / А.Е. Кузовенко, А.И. Файзулин // Вестн. Тамбовского ун-та. Серия: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, Вып. 6. – С. 3022–3025.

8. Файзулин, А.И. Характеристика полиморфизма по признакам рисунка окраски остромордой лягушки *Rana arvalis* Приволжского Федерального округа / А.И. Файзулин, Ф.Ф. Зарипова, А.Е. Кузовенко // Вестн. Тамбовского ун-та. Серия: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, Вып. 6. – С. 3098–3100.

9. Файзулин, А.И. Видовой состав и особенности распространения земноводных в черте города Самара / А.И. Файзулин, А.Е. Кузовенко // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2015. – Т. 17, № 4(1). – С.153–156.

10. Кузовенко, А.Е. Материалы к кадастру низших наземных позвоночных г. Тольятти / А.Е. Кузовенко, А.И. Файзулин // Вестн. Тамбовского ун-та. Серия: Естественные и технические науки. – 2016. – Т. 21, № 5. – С. 1797–1802.

11. Кузовенко, А.Е. Характеристика устойчивости трофических связей озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia, Anura) в условиях антропогенной трансформации местообитаний / А.Е. Кузовенко, И.В. Чихляев, Ф.Ф. Зарипова, А.И. Файзулин // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2017. – Т. 19, № 2. – С. 37-44.

12. Чихляев, И.В. Материалы к гельминтофауне озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в г. Самара / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин, А.Е. Кузовенко // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2017а. – Т. 19, № 2. – С. 80-86.

13. Файзулин, А.И. О распространении съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) на территории Волжского бассейна / А.И. Файзулин, Г.А. Лада, С.Н. Литвинчук, В.А. Корзиков, А.О. Свинин, М.М. Закс, А.Ю. Иванов, Ю.М. Розанов, А.Е. Кузовенко, Р.И. Замалетдинов, О.А. Ермаков // Вест. Тамбовского ун-та. Серия: Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22, Вып. 5. – С. 809-817.

14. Чихляев, И.В. Анализ гельминтофауны зеленой жабы *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) на урбанизированных территориях Самарской области / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин, А.Е. Кузовенко // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2017б. – Т. 18, № 5. – С. 178-184.

Монографии:

15. Файзулин, А.И. Амфибии Самарской области. / А.И. Файзулин, И.В. Чихляев, А.Е. Кузовенко. – Тольятти: Кассандра, 2013. – 140 с.

Публикации в других научных изданиях:

16. Чихляев, И.В. Трофические связи и гельминтофауна зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Волжского бассейна / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин, Р.И. Замалетдинов, А.Е. Кузовенко // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2009. – № 2. – С. 102–109.

17. Файзулин, А.И. Обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) (Caudata, Amphibia) в Самарской области: распространение, экология,

состояние и проблемы охраны / А.И. Файзулин, И.В. Чихляев, **А.Е. Кузовенко** // Бюл. «Самарская Лука»: проблемы региональной и глобальной экологии. – Самара, 2011. – Т.20, № 1. – С. 104–110.

18. Файзулин, А.И. Очерк истории изучения земноводных Самарской области (часть 1: 1762–1991 гг.) / А.И. Файзулин, **А.Е. Кузовенко**, И.В. Чихляев // Бюл. «Самарская Лука»: проблемы региональной и глобальной экологии. – Самара, 2014. – Т.23, № 3. – С. 217–226.

19. Файзулин, А.И. Очерк истории изучения земноводных Самарской области (часть 2: 1992–2010 гг.) / А.И. Файзулин, **А.Е. Кузовенко**, И.В. Чихляев // Бюл. «Самарская Лука»: проблемы региональной и глобальной экологии. – Самара, 2014. – Т. 23, № 4. – С. 61–75.

20. **Кузовенко, А.Е.** Новые данные о распространение видов животных, внесенных в основной список и приложение Красной книги Самарской области / **А.Е. Кузовенко**, А.И. Файзулин, А.С. Киреева, А.М. Балтушко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2015. – Т. 24, № 1. – С. 98–108.

21. **Кузовенко, А.Е.** Видовой состав и динамика распространений амфибии г. Самара / **А.Е. Кузовенко**, А.И. Файзулин // Любичевские чтения – 2010. Современные проблемы эволюции. Сб. материалов конф. (г. Ульяновск, 6–8 апреля 2010). – Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т, 2010. – С. 374–376.

22. **Кузовенко, А.Е.** Амфибии малых рек Среднего Поволжья: видовой состав, оценка численности и состояние охраны / **А. Е. Кузовенко**, Ж.А. Баязьян, А.И. Файзулин // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразии, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы докладов Всероссийской конф. с международным участием (г. Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.). – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 96.

23. Reshetnikov, A. Food and parasite interactions between native semi-aquatic snakes (*Natrix tessellata* and *N. natrix*) and the alien fish *Percottus glenii*. / A. Reshetnikov, I. Chikhlyayev, A. Fayzulin, A. Kirillov, **A. Kuzovenko**, E. Protasova, M. Skomorokhov, S. Sokolov / 16th European Congress of Herpetology (Luxembourg and Trier, 25 – 29 September 2011). – 2011. – p. 57.

24. **Кузовенко, А.Е.** Трофические связи зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) урбанизированных территорий Самарской области / **А.Е. Кузовенко**, А.И. Файзулин // Вопросы герпетологии. Материалы пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск: Право и экономика, 2012. – С. 130–134.

25. **Кузовенко, А.Е.** Видовой состав и особенности распространения земноводных в черте города Самара / **А.Е. Кузовенко**, А.И. Файзулин // Экологический сб. 4. Труды молодых ученых Поволжья / под ред. проф. С.В. Саксонова. – Тольятти: Кассандра, 2013. – С. 91–95.

26. **Кузовенко, А.Е.** Жуки семейства долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) в питании бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura) в Самарской области / **А.Е. Кузовенко**, А.И. Файзулин // Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы материалы 3-й всероссийской научно-практической конф. с международным участием, посвящённой 85-летию юбилею естественно-географического фак. ПГСГА. – Самара, 2014. – С. 260–265.

27. **Кузовенко, А.Е.** Долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) в питании бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura) Среднего Поволжья / **А.Е. Кузовенко**, Ф.Ф. Зарипова, А.И. Файзулин // Экологический сб. 5. Тр. молодых ученых Поволжья.

Международная науч. конф. / под ред. проф. С.В. Саксонова. – Тольятти: ИЭВБ РАН «Кассандра», 2015. – С. 206-208.

28. **Кузовенко, А.Е.** Земноводные (Amphibia) Самаро-Тольяттинской агломерации: видовой состав, распространение и оценка численности / **А.Е. Кузовенко, А.И. Файзулин** // В сб.: Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики Материалы XIII Международной научно–практической конф.: в 5 томах. – 2016. – С. 77-81.

29. **Кузовенко, А.Е.** Изменение видового состава и распространения земноводных в черте города Самара / **А.Е. Кузовенко** // Экологический сб. 6. Тр. молодых ученых Поволжья. Международная науч. Конф. / под ред. проф. С.В. Саксонова. – Тольятти: ИЭВБ РАН, «Кассандра», 2017. – С. 223-225.