

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

О НАСЕЛЕНИИ ЗЕЛЕННОЙ ЖАБЫ НА ЮЖНОЙ ОПУШКЕ МОРДОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В 1964–1981 ГОДЫ (ОТ БЛАГОПОЛУЧИЯ К ВЫМИРАНИЮ)

П.Л. Бородин

г. Киров, Россия
e-mail: Borodin.p@yandex.ru

Приводятся сведения о части популяции зеленой жабы, населявшей в 1964–1981 гг. окраину лесного массива Мордовского заповедника и вплотную примыкающее лесополье, но исчезнувшей к 1989 г. Рассматриваются показатели состояния населения в благоприятные и неблагоприятные для нее годы, вызванные перестройкой в экосистеме ООПТ, в т.ч. размерно-весовые показатели, размножение, изменений возрастного состава и его роли в вымирании населения, происходившие на фоне сокращения заселенности территории, укорочении и сдвиге активности на вторую половину лета и осень.

Ключевые слова: вымирание, динамика отловов и возрастного состава, зеленая жаба, Мордовский заповедник, морфометрические показатели.

Введение

Первые общие сведения о зеленой жабе (*Bufo viridis viridis* Laurenti 1768) в лесном массиве Мордовского заповедника были получены в августе 1936 г. в результате инвентаризации фауны амфибий (Птушенко, 1938). Она была описана как обычный широко распространенный в лесном массиве вид амфибий. В 1964–1981 гг. она регистрировалась в 15 биотопах из 22 с численностью 0.04–15.0 экз. на 100 ловушко-суток (Бородин, 2016а,б; 2017а,б). Но, начиная с 1989 г., она перестала встречаться (Касаткин, 2006; Шарапова, Глыбина, 2011; Артаев, Петяева, 2015). Причины объясняли самоочищением экосистемы ООПТ от многочисленных вселенных и домашних копытных и от последствий биотехнических мер содействия им (Бородин, 2016б, 2017а). Многолетние материалы о зеленой жабе были получены на соседней крупной территории Волжско-Камского края (Гаранин, 1983). Расположение нашего пункта относительно данной территории оказалось очень удачным для сравнений полученных данных, как и возможности опереться на них.

Природные условия лесного массива Мордовского заповедника и смежного с ним лесополья, в т.ч. применительно к амфибиям, были описаны недавно (Бородин, 2017а), что избавляет от повторений. Предлагаемые материалы были получены на стыке лесного и лесостепного ландшафтов. Лесные растительные сообщества близки к таковым Волжско-Камского заповедника из-за сохранности в монастырских лесах и приуроченности к единой Восточноевропейской широколиственно-лесной провинции (Бакин, 1997). Особенностью наших лесов является обогащенность нитрофильными видами (О.В. Бакин, личное сообщение), вероятнее всего из-за многолетнего переизбытка копытных. Обе сравниваемые ООПТ расположены в переходной полосе вдоль границы лесостепи с лесной

зоной, представленной лесополем – антропогенным ее вариантом, который из-за своей азональности характеризуется сходством биоты. Изложенное дает основание считать достаточными условия, сближающие наши ООПТ, а возможные отличия биологии зеленой жабы могут быть обусловленными изученностью, местными особенностями и погодно-климатическими условиями западных и восточных географических вариантов названных ландшафтов.

Целью сообщения являлись показатели населения зеленой жабы из нового пункта европейской территории РФ, объясняющие на популяционном уровне изменения его состояния в охраняемой экосистеме между благополучием и вымиранием, а именно: о реализации размножения, размерах и массе тела, возрастном составе и способах его поддержания. Задачи заключались в ежедневных непрерывных отловах зеленых жаб в активные периоды ряда лет, определении их морфометрических показателей и использовании их в соответствии с заявленной целью.

Материал и методы

Материал. Наши прежние сообщения базировались на результатах отловов 2504 зеленых жаб, т.ч. 2434 особей в лесах разных типов на территории Мордовского заповедника. В данной статье приводятся результаты измерений длины тела 2370 особей и выборочных взвешиваний 390 экз. на ограниченном участке опушки ООПТ – пологом склоне лесной долины Вальзенского ручья и на его вершине в прилегающем к ООПТ лесополу в тех же 1964–1981 гг.

Методика. Опушкой мы называем полосу, шириной 0.5 м по обе стороны от кромки лесного массива ООПТ, включавшую участки леса и лесополу, которая протянулась примерно на 20 км между кварталами 449 и 400 вдоль южной границы заповедника. Строго говоря, назвать опушкой означенную окраину как элемент ландшафта некорректно, мы воспользовались этим термином, чтобы конкретизировать приуроченность места изучения части популяции к границе ландшафта и подчеркнуть общность населения.

Отлов зеленых жаб вели ежедневно в течение 18 лет методом, рассчитанным на добычу мелких наземных позвоночных животных (Наумов, 1955). Пойманных особей усыпляли серным эфиром, осматривали, измеряли длину тела, взвешивали и после пробуждения выпускали, за исключением экземпляров, переданных Э.М. Смириной в ИБР АН СССР. Длину тела жаб измеряли штангенциркулем с нониусом с точностью до 1 мм, массу тела определяли взвешиванием на лабораторных весах через 1, максимум 2 часа после выемки из ловушек с точностью до 50 мг в емкостях установленного веса. Пол у пойманных особей не определяли.

Отлов. Постоянный лов зеленых жаб вели в апреле – ноябре в течение 18 лет, в разные годы отлов был то более, то менее интенсивным. Так, в 1964–1974 гг. его вели 28 линиями ловушек в 13 биотопах, в 1974–1976 гг. он был продолжен на двух линиях в двух биотопах, а в 1976 г. – на одной линии в одном биотопе. Сокращение отлова по инициативе тогдашнего зам. директора по НИР В.Е. Берегового

не только ограничило объем материала, но и затруднило обсуждение результатов. Интенсивность ежедневного облова территории можно видеть в табл. 1.

Результаты отлова

Сведения о начале и конце отловов и количестве пойманных особей в разные годы на ловчих линиях в выше названных биотопах, в т.ч. на сквозной линии, работавшей все годы по единой методике на границе лесной поляны пос. Пушта с лесом и продолжительности активных периодов, приводятся в табл. 2.

Таблица 1. Интенсивность ежедневного облова территории

Биотопы	Варианты методики	Число линий	Число ловушек	Годы лова
Опушка лесной поляны	канавка	1	4	1964–1981
Смешанный лес на гриве	заборчик	1	10	1964–1976
Залежь	канавка	1	10	1964, 1965, 1967
Кромка лесного массива	заборчик	1	5	1964
Сосняк на опушке массива	заборчик	1	5	1964
Кротовый ход в сосняке	ход крота	1	1	1965, 1966
Старый сосняк в кв. 447	канавка	2	10	1966–1968
Старый сосняк в кв. 449	заборчик	2	10	1966–1968
Ельник приручьевой	заборчик	4	20	1967–1974
Ольшаник крупнотравный	заборчик	4	20	1967–1974
Ольшаник прируслового	заборчик	2	10	1972–1973
Березняк разнотравный	заборчик	4	20	1967–1974
Сосняк вторичный	заборчик	4	20	1969–1974
Σ		28	145	

Таблица 2. Сведения о начале и конце отловов и количестве пойманных особей в разные годы на ловчих линиях

Годы лова	Попадания в ловушки, даты		Длительность активного периода, сутки	Всего экз.	На сквозной линии
	начало	конец			
1964*	—	7 октября	—	189	55
1965	9 мая	1 октября	147	42	28
1966	11 апреля	28 сентября	172	40	33
1967	24 апреля	23 октября	184	275	240
1968	9 мая	15 октября	161	148	93
1969	21 августа	26 августа	6	14	13
1970	26 апреля	9 октября	168	37	24
1971	3 августа	11 ноября	102	87	61
1972	16 апреля	19 октября	189	162	81
1973	13 апреля	20 октября	192	889	624
1974	29 апреля	3 ноября	190	91	89
1975	19 июля	10 октября	85	15	14
1976	10 августа	12 октября	65	246	244
1977	21 апреля	5 октября	170	78	74
1978	21 мая	29 сентября	133	16	15
1979	22 августа	29 сентября	40	17	16
1980	24 августа	12 сентября	21	6	5
1981	10 сентября	25 сентября	17	18	18**
Σ	—	—	—	2370	1727

Примечание: * – За неполный сезон; ** – обнаружены вновь на сквозной линии.

Частотное распределение добытых особей по длине тела в разные месяцы активных периодов 1964–1981 гг. и общего их числа представлено в табл. 3.

Таблица 3. Частотное распределение добытых особей по длине тела в разные месяцы активных периодов 1964–1981 гг. и общего их числа

	В апреле	В мае	В июне	В июле	В августе	В сентябре	В октябре	В ноябре	Σ
22				1					1
23				8	1				9
24				2	2				4
25				10	6	4			20
26				18	13	3	2		36
27				34	19	4	4		61
28				16	39	19	5		79
29				23	56	37	5		121
30		1	1	18	64	49	6		139
31	1			10	49	78	15		153
32	1			7	67	79	23		177
33				3	50	107	23		183
34	1			3	64	126	21		215
35				2	39	126	31	1	199
36	1	2		1	35	109	24		172
37		2			19	120	25		166
38		1		1	25	86	17		130
39		1			17	85	25		128
40					6	59	17		82
41		1			5	41	11		58
42					4	23	12		39
43					6	32	6		44
44					8	16	2		26
45					3	12	5		20
46					2	9	1		12
47					1	8	2	1	12
48		1	1			4	1		7
49						3			3
50						3	1		4
51		1							1
52						1		1	2
53				1		2	1		4
54						3	1		4
55						1	1		2
56	2			1	1				4
57		1				1			2
58	1	1			2	2	1		7
59						1	2		3
60					1	4	1		6
61	3			1			1		5
62	1					2	1		4
63	3	2				1	1		7
64	1	1				2	1		5
65	1				1				2
66						3	1		3
72					1				1
73		1	1			1			3
77						1			1
80					1				1
Σ	18	15	3	160	607	1265	299	3	2370

Примечание: полужирным шрифтом выделены сеголетки.

Обсуждение результатов

Размеры уловов зеленых жаб характеризовали нестабильную численность с резкими перепадами, когда 1–2-летние всплески обилия разделялись 2–3 годами накопления ресурсов для следующих подъемов (табл. 2). Наметившееся в 1974 г. постоянное уменьшение добычи – несмотря на пик в 1976 г., было вызвано не столько сокращением числа ловчих линий и подконтрольных биотопов, сколько падением численности популяции. Разделить эти похожие тенденции помогают сведения о размерах уловов и отсутствии их взаимозависимости на краю лесной поляны и в других биотопах. Чтобы убедиться в самостоятельности результатов отловов в разных биотопах при синхронном падении численности по годам, как и в том же, но при сокращении ловчих усилий, сошлемся на специально встроенный в табл. 2 столбец с результатами отловов на сквозной линии. В нем показано число зеленых жаб, пойманных на этой наиболее продуктивной линии в 1964 по 1981 гг., в сопоставимое время по единой методике, как и одновременное постепенное сокращение уловов при исчезновении жаб в ряде биотопов, что становится заметным при равенстве общего числа пойманных особей и на этой отдельной линии. Сопоставляя результаты отлова во всех биотопах, указанных в табл. 1, мы для компактности объединили их в немногие главные варианты (табл. 4).

Данные этой таблицы свидетельствуют о сокращении численности населения больше, чем об уменьшении ловчих усилий и территории, на которой велся отлов.

Сезонная активность. Наши сведения о сезонных чертах биологии зеленой жабы представлены в разные годы точно фиксированными датами появления на суше после зимовки постоянно «дежурившими» ловушками. В течение 18 лет ежедневных наблюдений первые и последние обнаружения зеленых жаб на суше существенно различались. Из данных табл. 2 следует, что самые ранние даты появления после зимовки были отмечены 11 апреля (в 1966 г.), а последние перед зимовкой – 11 ноября (в 1971 г.), т.е. активный период потенциально может длиться 215 суток. Но, как показано в табл. 2, его продолжительность заметно варьировала от 6 до 192 суток, в т.ч. из-за большой разницы в датах первых появлений. В течение семи лет (1969, 1971, 1975, 1976 и 1979–1981 гг.) из 18, активный период на суше был сдвинут с весенне-раннелетнего периода на летне-осенний. Кроме этого практически все названные годы характеризовались короткими и чрезвычайно короткими активными периодами, особенно кризисный 1969 г.

Таблица 4. Главные варианты интенсивности ежедневного облова территории

Биотоп	Лесная поляна	Сосняки	Смешанный лес	Ольшаник	Ельник	Березняк	Залежь	Σ
Число экз.	1754	243	30	100	103	75	65	2370
%	74.0	10.3	1.3	4.2	4.3	3.2	2.7	

В разные месяцы. Общее число отловленных особей разных размеров показано в табл. 3. В апреле – июне на суше были пойманы единичные особи размерами от 30 мм до 73 мм. Основное население было сосредоточено в Вальзенском ручье и окружающих его лужах, т.к. главным событием этих месяцев являлось размножение. Поскольку сведения о размножении зеленой жабы на ранних стадиях будут важны для последующего обсуждения, обратимся к ставшим классическими литературным источникам (Банников и др., 1977; Гаранин, 1983; Сосновский, 1983; Жукова, 1990). Из них следует, что перезимовавшие особи, появляющиеся в апреле – мае, через одну – две недели и даже спустя 20 дней, переселяются в водоемы для размножения. Основная масса участвовавших в размножении особей задерживается в водоемах до середины августа, или даже до начала осени. Подчеркнем неоднократные указания В.И. Гаранина на растянутость разных этапов этой стадии размножения как на устойчивую черту биологии *Bufo v. viridis*. Однако в дальнейшем это утверждение в выше цитированных источниках не развивалась.

В июле большинства лет зеленые жабы тоже или не попадались совсем, или отлавливались единичные особи. Но в середине – конце июля 2-х лет – 1968 и 1973 гг., были отмечены массовые выходы на сушу сеголетков – особей размерами 22–34 мм. Если у нас июльские появления сеголетков были эпизодическими, то под Казанью они регулярно покидали водоемы в июле и даже в конце июня, т.е. в средние сроки для европейской части Российской Федерации (Гаранин, 1983).

В августе и сентябре главными событиями в населении суши являлись выходы сеголетков из водоемов, которые в отличие от июльских совершались постоянно именно в эти месяцы. Начало и массовость этого процесса на северо-западе Мордовии были отмечены на 1–2 месяца позднее, чем под Казанью. В результате появлений на суше, а часто одновременно с особями других возрастных групп, обилие населения резко возрастало, а его состав усложнялся. В октябре было отловлено значительно меньше особей, чем в сентябре, среди них доминировали накопленные к осени молодые особи. Перейдем теперь к рассмотрению морфометрических показателей. Следует иметь ввиду, что особи сеголеточных размеров составляли в июле-октябре смешанную группу, представленную большинством из выходивших на сушу сеголетков и молодыми прошлогодними самцами, оставшимися в этой размерной группе, тогда как более крупные их погодки – самки, перешли в другую.

Длина тела. В литературе имеются данные о длине тела взрослых зеленых жаб, достигающей 90–140 мм. Нам неизвестны (или недоступны) крупные массивы данных о размерах тела *Bufo v. viridis*, а только небольшие фрагменты размеров некоторых возрастных групп, на которых остановимся ниже. В табл. 3 мы представили ряды последовательно возрастающих

размеров тела зеленых жаб совместно с числом особей, добытых в разные месяцы активных периодов 1964–1981 гг. Суммарный ряд начинался с особи размером 22 мм и завершился тоже единственным экземпляром размером 80 мм, т.е. жабы из нашего пункта мельче выше указанных, в основном южных особей.

Вначале рассмотрим самую многочисленную группу особей наименьших размеров, представленную в основном сеголетками. Из литературы известно, что разных пунктах ареала длина тела сеголетков в общем составляла 12.2–24.2 мм (Банников и др., 1977), по другим данным она равнялась 25–30 мм (Сосновский, 1983). В разных частях европейской части Российской Федерации она изменялась в следующих пределах: в Татарстане от 14 мм до 16 мм (Гаранин, 1983), в Прихоперье Саратовской области – от 12 мм до 18 мм (Шляхтин и др., 2005), в степном Предкавказье по разным данным от 15–25 до 26–28 мм, в т.ч. в Краснодарском крае и окрестностях Краснодара – от 16.0–18.6 мм в июне до 30 мм к осени (Жукова, 1990). В целом размеры варьировали между 12 мм и 30 мм, т.е. разброс достигал 2.5 крат.

В нашем пункте размеры сеголетков, показанные в массиве размеров тела (табл. 3), не отделялась от ближайшей возрастной группы каким-либо заметным маркером. Эту роль выполняли суммарные частоты поимок особей в каждый месяц активного периода в течение всех лет отлова, из которых следует, что частота поимок молодняка резко возрастала после массовых (в той или иной мере) выходов на сушу, достигала максимума и после чего сокращалась то более, то менее резко. Перелом между восходящими и нисходящими частотами встреч можно считать искомым маркером. Принятый подход к разделению особей дал основание относить единичные поимки жаб с длиной тела 22–24 мм к молодым прошлогодним самцам или к травмированным, или больным сеголеткам. По этой причине мы исключили ее из дальнейшего обсуждения.

В выделении этой размерной группы в табл. 3 (где они выделены полужирным шрифтом) мы исходили из числа всех отловленных особей между частотами между 25 мм и 40 мм, составившими в сумме 2061 экз. – 87.0% всех особей. Этот диапазон размеров был обусловлен ростом линейных размеров сеголетков с июня по октябрь и выбранным подходом. Так, в июле ($n = 136$ экз.) их размеры колебались между 25 мм и 32 мм, а наиболее частый размер равнялся 27 мм. В августе ($n = 568$ экз.) размер составлял 27–39 мм, с модальным значением, равным 32 мм. В сентябре ($n = 1091$ экз.) он колебался между 29 мм и 39 мм, наиболее часто составлял 35 мм и 36 мм. В октябре ($n = 243$ экз.) – между 31 и 40 мм, наиболее часто равнялся 37 мм и 39 мм. В целом в активный период размеры тела сеголетков изменялись от 25 мм до 40 мм с модальным значением 34 мм. Приведенные общие линейные размеры наших сеголетков оказались выше большинства литературных, в т.ч. даже наиболее крупных из них указанных в И.П. Сосновским из-за того, в

их состав мы включили поздних, более крупных сентябрьских и октябрьских особей. Как и продолжительным сроком изучения, включавшем разные состояния среды в разные по условиям годы.

Размеры сеголетков являются не единственным показателем состояния населения, не менее важное значение имеют регулярные экспансии суши летом и осенью. Периодичность поимок сеголетков на суше в летне-осенние месяцы 1964–1981 гг. иллюстрируем рисунками всплесков числа отлавливавшихся сеголетков в июле – сентябре в 1964–1981 гг. При этом отметим, что максимумы встреч сеголетков в месячных уловах были отмечены в небывало крупном по обилию 1973 г. На рис. А–В показано число добытых сеголетков и всплески в июле – октябре 1964–1981 гг. на части южной опушки ООПТ.

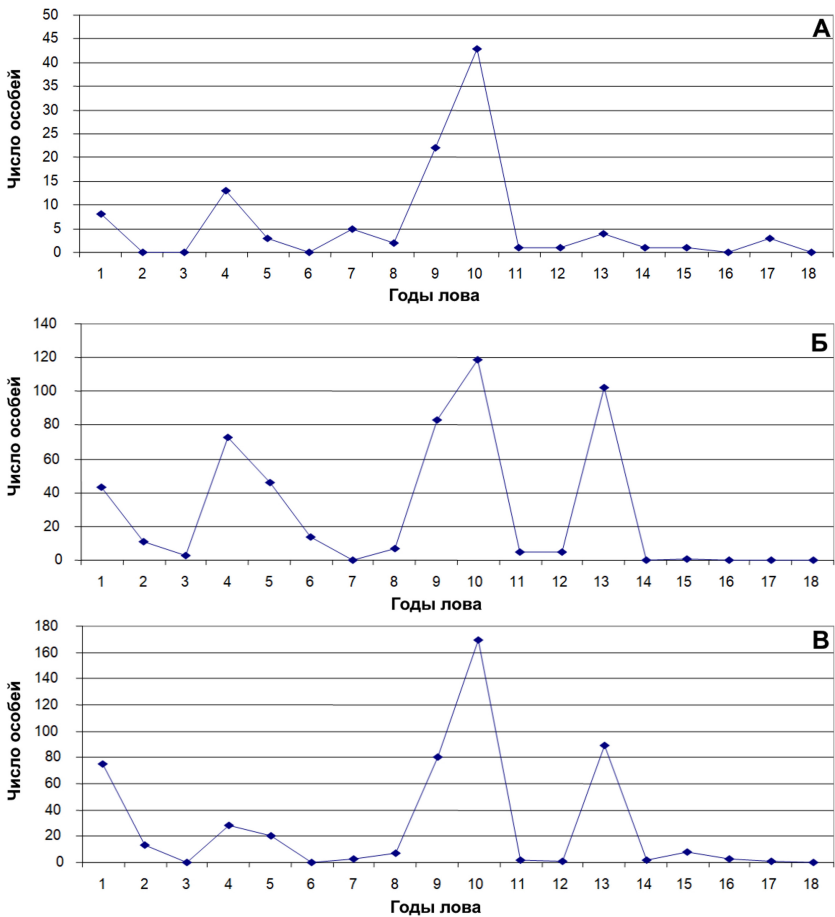


Рис. Число сеголетков зеленых жаб, добытых в июле (А), августе (Б), сентябре (В) 1964–1981 гг.

В июле всех лет были отмечены два всплеска появлений на суше завершивших метаморфоз сеголетков; в августе процесс освоения суши состоял уже из четырех пиков; в сентябре были отмечены три пика выхода сеголетков; в октябре были отмечены два пика активности сеголетков, которые не являлись выходами как пополнением населения, а скорее всего, поимками накопившихся к осени сеголетков.

В июле выходы сеголетков, хотя и с разной интенсивностью, повторялись в течение пяти лет, в их числе три года были со слабыми выходами, один со средним и один был выдающимся по обилию. В августе выходы особей данных размеров повторялись в течение шести лет, обилие выходящих на сушу сеголетков каждые два года изменялось от крайне малого до среднего. В сентябре выходы сеголетков, отмеченные в течение пяти лет, были крайне слабыми, что было вызвано принципиально отличными ситуациями: в 1972 г. летней засухой, а в 1977–1981 гг. нарастающим кризисом населения. Повторяющееся сходство летне-осенних размеров сеголетков, несмотря на разное обилие выходов говорит о волновом характере экспансий суши.

Изучение выявленной периодичности появления сеголетков зеленых жаб на суше (рис. А–В) подвело нас к очень важному и, как оказалось, не выясненному к настоящему времени вопросу о связи периодичности выходов сеголетков на сушу с размножением. Последнее, как известно, является одним из самых консервативных процессов в биологии амфибий и далеко не только у них. В недавние годы были получены сведения о неизвестных чертах размножения зеленой жабы, например, о не прекращающемся летне-осеннем размножении в благоприятных условиях Ферганской долины (Вашетко, Фаязова, 1985) или, что ближе к нам – о дополнительных этапах размножения в Ставропольском крае (Тертышников и др., 1990) и еще ближе – в Волжско-Камском крае, где констатировано обитание зеленых жаб в водоемах с весны до середины августа и начала осени (Гаранин, 1983). Исходя из этой видовой черты и неоднократных обнаружений мелких сеголетков близких размеров в нашем пункте в летние и осенние месяцы, можно допустить возможность повторений весенних сеансов размножения летом и начале осени.

Мы решили проверить используется ли эта черта в нашем пункте, для чего выбрали для рассмотрения год максимального обилия (1973 г.), годы со средним обилием (1968 и 1976 гг.) и экстремальный – засушливый 1972 г. В характеристике пиков поимок, изображенных на рисунке, мы пытались установить наличие этого явления методом «от противного», т.е. по выходам сеголетков определить месяцы возможного дополнительного размножения. Принимая во внимание то, что в водоемах соседней Нижегородской области личинки зеленой жабы развиваются в течение 40–60 суток (Лебединский, 1984), сеголетки могли выходить на сушу спустя 1.5–2.0 месяца, конечно, с определенной прикидкой. Пики обилия в уловах в июле – октябре указанных лет показаны в табл. 5.

Таблица 5. Пики обилия зеленых жаб в уловах в июле – октябре указанных лет

Месяц	1973 г.			1968 г.			1976 г.		
	даты	п. экз.	размеры	даты	п. экз.	размеры	даты	п. экз.	размеры
Июль	21–29	103	25–34 мм	13–28	29	23–29 мм	–	–	–
Август	2–31	171	25–39 мм	1–25	46	26–34 мм	10–29	102	25–34 мм
Сентябрь	1–25	442	29–40 мм	8–28	49	25–40 мм	2–28	113	26–36 мм
Октябрь	1–18	106	28–40 мм	5–15	8	33–38 мм	7–12	8	30–37 мм

Из данных табл. 5 следует, что выдающаяся экспансия 1973 г. представляла собой не ряд последовательных циклов, а один сплошной сеанс, начавшийся 21 июля, продолжившийся 2 августа, затем 1 сентября, 1 октября и завершившийся 18 октября. Конечно, следует учитывать кроме появления новых сеголетков отловов особей одинаковых размеров из шлейфа предыдущих. В 1968 г. августовский выход с разницей в три дня можно считать продолжением июльского, сентябрьский, отстоявший от августовского на полмесяца с мало возросшими линейными размерами сеголетков однозначно относить к августовскому нельзя. Его можно считать добычей особей июльского выхода. Отлов восьми сеголетков размерами 33–38 мм 5–15 октября не следует считать выходом по определению. В тоже среднем по обилию 1976 г. выходы сеголетков в августе и сентябре следует считать единым, октябрьские поимки из 8 сеголетков следует считать только шлейфом предыдущего выхода.

В 1972 г. активный период у зеленых жаб начинался, как и прежде, в апреле и до июня были пойманы единичные особи размером 48 мм и 66 мм, в июле попались две жабы размером 23 мм и 53 мм. Жаба мелкого размера вряд ли относилась к сеголеткам из-за единичного попадания и остались без подтверждения в августе. Видим, что сезонная активность начиналась в 1972 г. как обычно. А в августе – в разгар засухи, когда многие водоемы пересохли (Бугаев, 2013; Бородин, Потапов, 2015), зеленые жабы скапливались в сохранившихся лужах и не пересохших участках русла Вальзенского ручья, а на суше практически отсутствовали. Хотя логично было ожидать массового августовского выхода сеголетков в т.ч. вместе с особями других возрастных групп. Заметим в скобках, что отсутствие в ловушках в сухую погоду подтверждает показанную нами ранее динамику населения этого вида, зависящую в разных биотопах от влажности воздуха (Бородин, 2017в). Первое массовое появление на суше 103 сеголетков размерами 25–36 мм было отмечено в дождливую погоду в 11–30 сентября. Пик поимок 3–19 октября из 28 особей точно таких размеров был шлейфом предыдущего.

Подводя итог поискам причинно-следственной связи между появлениями сеголетков на суше и возможными сеансами дополнительных размножений, скажем, что мы исходили из следствий. Хотя экспансии суши вполне могли подпитываться дополнительным размножением. Согласно данным А.А. Лебединского (1984) появление сеголетков в июле указывало на размножение

в мае, августовский выход мог говорить о размножении июне, сентябрьский – в июле, а октябрьский – в августе. Осенние пики поимок сеголетков могли быть шлейфом предыдущих отловов. Близость размеров осенних сеголетков можно объяснить замедленным их ростом. А завершим обсуждение тем, что дополнительные этапы размножения возможно происходили только в 1973 г. при очень высокой численности, кстати, возможно и обусловленной ими. Мы употребили слово «возможно» потому, что не наблюдали эти процессы воочию, а пытались понять по косвенным показателям.

Масса тела. В литературе имеются сведения о массе сеголетков, размерами 12.2–24.2 мм, которые варьировали от 0.46 г. до 1.7 г (Банников и др., 1977) и массе июньских сеголетков в Краснодарском крае, размерами 16.0–19.5 мм, равной 0.4–2.5 г, (Жукова, 1990), которые находятся в пределах нормы для вида. В нашем пункте в 1964–1966 гг., 1974 г. и 1975 г. нами были выборочно взвешены 390 зеленых жаб практически всех размеров, указанных в табл. 3. Масса тела этих жаб варьировала между 1.05 г. и 46.45 г. Целью являлись сведения о местном населении *Bufo v. viridis*, в т.ч. о соответствии массы тела его размерам и о массе тела разных возрастных групп. Однако отличия массы тела у особей с одинаковыми размерами тела были значительными из-за разного количества съеденного корма до попадания в ловушки, как и времени голодания в них. Покажем эти различия на примере особей трех размерных групп 28 мм, 29 мм и 30 мм, сведенные в табл. 6.

Из данных этой таблицы следует, что масса тела у жаб двух соседних размеров 28–29 мм, и даже через один размер – у особей размером 28–30 мм, перекрывалась, а это различие между особями малых размеров является весьма существенным. У жаб более крупных размеров были отмечены меньшие, но тоже значимые различия масс тела. Для того, чтобы найти наиболее близкое соответствие между размерами и массой тела нетто, мы воспользовались осредненными данными масс в месяцы активного периода, среди которых могли встречаться особи с разнo наполненными желудками, как и голодные. Полученные размерно-весовые показатели мы приводим в помесечно сгруппированном виде (табл. 7).

Таблица 6. Масса тела особей жабы зеленой с одинаковыми размерами тела

L, мм	Масса, г	L, мм	Масса, г	L, мм	Масса, г
28	1.8	28	1.5	30	2.05
28	1.85	28	1.5	30	2.35
28	1.8	28	1.55	30	2.25
28	2.15	28	1.7	30	2.15
28	1.9	29	2.0	30	2.4
28	1.85	29	2.0	30	2.6
28	1.85	29	2.15	30	1.95
28	1.5	29	1.75	–	–
28	1.5	29	2.2	–	–
28	1.5–2.15	29	1.75–2.2	–	1.95–2.6

Таблица 7. Размерно-весовые показатели особей зеленой жабы

Месяц	Размеры тела, мм (min – max)	n	Масса тела, г (min – max)	n	M*
Апрель	31–66	18	1.95–21.5	13	9.57
Май	30–73	16	1.95–17.75	13	6.12
Июнь	30–73	3	0	0	–
Июль	22–61	160	1.05–3.90	16	2.29
Август	23–80	607	1.20–46.45	106	4.56
Сентябрь	25–77	1267	1.9–45.2	215	5.09
Октябрь	26–66	296	2.45–40.5	39	6.96
Ноябрь	35–52	3	11.25–11.3	2	–
		2370		390	

Примечание: *M – среднее арифметическое.

Данные табл. 7 говорят о том, что в начале активного периода высокие показатели масс тела немногочисленных особей были обусловлены попаданием в основном крупных особей. Начиная со времени выхода на сушу основной части населения – с июля, размеры и масса значительно снижались из-за большей доли молодых особей и по понятной причине последовательно нарастали к октябрю.

Возрастной состав. Продолжительность жизни зеленых жаб составляет по разным данным 10, 25–35 и даже 40 лет, что предполагает наличие в населении различных возрастных групп, которые характеризуются определенными размерами тела. Следовательно, возрастной состав популяции может служить важным показателем ее состояния и сбалансированности внутренних отношений и в экосистеме ООПТ. Известно, что зеленые жабы становятся половозрелыми на четвертом, возможно, и на третьем году (Банников и др., 1977; Гаранин, 1983; Сосновский, 1983). В Присамарье (Украина) самцы созревают раньше самок при меньших размерах тела, 18.7% особей зеленой жабы приступают к размножению уже на третьем году жизни и 36.3% на четвертом (Аврамова и др., 1976). В Украинских Карпатах половозрелость наступает на 3–4 году жизни при длине тела самцов 48 мм, самок – 59 мм (Щербак, Щербань, 1980). В Ставрополье половозрелость наступает при достижении самцами 45 мм, самками 50 мм (Тертышников и др., 1990). В Предкавказье размеры неполовозрелых особей равнялись 42–52 мм и половозрелых – 61–71 мм (Айрапетян, 2011).

Попытаемся рассмотреть в этом плане изменения возрастного состава населения по данным размерного ряда (табл. 3) с доступной нам подробностью, т.к. мы не определяли пол у пойманных особей. В его определении мы исходили из того, что размеры зеленых жаб в нашем пункте вообще мельче, чем у южных особей и логично считали, что они достигают половой зрелости при меньших размерах. Понимая также то, что ошибка в размерах в несколько миллиметров существенно не изменит оценку долей этих возрастных групп. Мы продолжим рассмотрение двух оставшихся частей ряда (табл. 3), содержащие средние 42–52 и максимальные 53–80 мм размеры особей. Во все годы лова соотношение долей возрастных групп (в % от числа особей) в населении зеленых жаб показано в табл. 8.

Таблица 8. Соотношение долей возрастных групп (в % от числа особей) в населении зеленых жаб

Год	Молодняк	Полувзрослые	Взрослые	Год	Молодняк	Полувзрослые	Взрослые
1964	93.6	1.8	4.5	1973	96.2	3.0	0.8
1965	83.3	4.8	11.9	1974	81.3	1.1	1.1
1966	83.3	12.5	4.2	1975	93.3	6.7	0
1967	84.0	13.8	2.2	1976	100	0	0
1968	91.9	2.7	5.4	1977	40.6	56.5	2.9
1969	100	0	0	1978	93.7	0	6.2
1970	67.6	10.8	21.6	1979	100	0	0
1971	77.0	19.5	3.4	1980	83.3	0	16.7
1972	90.7	2.5	6.8	1981	5.5	0	94.4

Приведенные в табл. 8 пропорции возрастных групп указывают на существенные различия состава населения в разные периоды жизни популяции. В благоприятные годы этого периода (1964–1975 гг.), включавшего выдающийся по числу отловленных особей 1973 г. и средние по обилию 1964, 1967, 1968, 1972 гг., были отмечены крупные доли молодняка. В удовлетворительные по числу добытых особей годы этого периода (1970, 1971 и 1974 гг.) при общем сходстве с предыдущими были отмечены существенные колебания доли этой возрастной группы. В целом в этот благоприятный период существования популяции средняя доля молодняка равнялась 86.8%, взрослых – 5.6%, т.е. в соотношении 17.4:1. Мы должны признать эти соотношения удовлетворительными, т.к. колебания состава обеспечивали в целом устойчивое состояние населения в течение более 10 лет и даже после кратковременного нетипичного состояния в 1969 г. не привели к его вымиранию.

Неблагоприятный период в 1976–1981 гг. охватил годы угасания популяции. Доля пополнявшего его молодняка в целом сократилась до 70.5%, что обусловило практически полное отсутствие полувзрослых особей как ресурса оперативного пополнения размножавшейся части. При этом доля взрослых, тоже испытали резкие и существенные колебания, в среднем она увеличилась весьма существенно – до 20.0% или в 3.5 раза больше, чем за предыдущий период. Приведенные общие сведения достаточны для понимания идущего полным ходом регресса популяции. Подробный анализ процесса мы объяснить не можем из-за малого, подчас даже чрезвычайно малого, числа пойманных особей (6–78), а в их числе молодняка, иногда равного или практически равного числу добытых. Например, в 1981 г. был пойман только один сеголеток.

Рассмотрим теперь изменения возрастного состава в помесечном плане. Соотношение числа особей возрастных групп и их долей в населении зеленых жаб по многолетним материалам в разные годы показано в табл. 9.

Таблица 9. Соотношение числа особей возрастных групп и их долей в населении зеленых жаб по многолетним материалам в разные годы

	Апрель – июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь – ноябрь	В % от общего числа особей
Σ 22–41	13	157	576	1132	255	2133
%	37.1	98.1	94.9	89.3	85.3	90.0
Σ 42–52	3	0	24	111	32	170
%	8.6	–	3.9	8.8	10.7	7.2
Σ 53–80	21	3	7	24	11	67
%	54.3	0.02	1.2	1.9	4.0	2.8

Как можно видеть из данных этой таблицы, основные изменения тоже выражались в изменении долей молодняка и взрослых особей, которые изменялись в противофазе, но, как оказалось, вели к одному и тому же исходу. Доля молодых особей сокращалась особенно заметно в последние годы с июля к октябрю (на 12.8%), а доля взрослых, напротив, нарастала (до 2.0%). Снижение доли молодых особей в начале и середине срока отлова при еще явном доминировании над другими возрастными группами, оказывались достаточной для сохранения и даже роста долей старших частей населения. На последних этапах лова ее падение в целом было в среднем большим, чем показано в табл. 9, что реализовалось при практически полном отсутствии полувзрослых особей и крайне неустойчивой доле взрослых. В благополучный период причиной восстановления жизнеспособности была достаточная для существования численность и соответствовавший этому возрастной состав.

В заключение раздела обобщим сказанное. В 1964–1975 гг. после кризисных состояний, вызванных дефицитом молодняка, хотя и с трудом, популяция восстанавливалась за 2–3 года из-за пополнений даже в указанные выше «удовлетворительные» годы. В кризисные же годы сокращение пополнения сеголетками течение пяти лет подряд – в 1977–1981 гг., при падении общей численности населения, превысило возможность восстановления популяции. Отметим происходивший в то же время сдвиг первых выходов сеголетков на позднее время – август, сентябрь и октябрь, как и одновременное сокращение числа выходов на сушу с 3 месяцев в августе – октябре 1977–1978 и 1980 гг. до одного – в сентябре 1979 и 1981 гг. и их и массовости. Эти данные указывают на сокращение численности, усиливавшуюся разбалансированность состава популяции, дефицит молодняка и ограничение сезонной активности на последнем этапе обитания.

Попутные наблюдения. Приведем полученные в процессе лова сведения, которые не связаны прямо с темой сообщения, но могут пригодиться при учете зеленых жаб методом меченья и изучении биоценотических связей этого вида.

1. Из 2370 просмотренных особей только у трех из них были обнаружены травмы: у жабы длиной тела 29 мм, пойманной 27 сентября 1972 г.,

отсутствовала левая стопа, травма была старой. У жабы длиной тела 37 мм, обследованной 4 октября 1973 г. на левой стопе отсутствовали пальцы. У жабы длиной тела 35 мм, пойманной 14 сентября 1973 г. на правой передней ноге отсутствовала кисть.

2. В 1970-е гг. отмечались регулярные скопления молодняка зеленых жаб в огороженном дворе управления заповедника рядом с конюшней и общественным туалетом. Вероятно, из-за скопления мух.

3. В картотеке сохранилась карточка, составленная Л.П. Бородиным в середине октября 1965 г. В которой говорится, что «в желудке черного хоряка, пойманного капканом в д. Русское Караево зав. почтовым отделением Б.И. Лебедевым, обнаружены остатки четырех экземпляров зеленых жаб, принадлежащих двум средним по величине особям (три задние и четыре передние лапы) и двум небольшим (три задние и три передние лапы). В зубах пойманный хорек нес еще одну особь, она валялась в хлеву близ капкана».

Выводы

1. Степной вид – зеленая жаба, издавна населявшая лесной массив Мордовского заповедника и прилежавшее к нему лесополье, исчезла к 1989 г. Изучение показателей населения на переломном этапе ее жизни в 1964–1981 гг. выявило два контрастных периода: первый в 1964–1975 гг. был благоприятным, второй в 1976–1981 гг. – пессимальным, адекватно менялись и состояния популяции.

2. В благоприятный период сезонные черты биологии, фенология и реализация размножения, длительность активного периода и пр., не имели существенных отличий по сравнению с таковыми в других пунктах европейской части Российской Федерации. Местные отличия были обусловлены обильными возобновляемыми кормовыми ресурсами и здешними климатическими условиями.

3. В неблагоприятный период, напротив, главенствовали местные особенности, возникшие под влиянием постепенной ликвидации трофической ниши из-за исчезновения пищевых ресурсов в результате перестройки экосистемных отношений на ООПТ и, возможно, в результате развившейся по этой причине эпизоотии. Хотя данный период и не завершился ее исчезновением в 1981 г., показатели состояния населения свидетельствовали о поступательном регрессе населения, выражавшемся в сокращении заселенности территории, размножения, укорочении и сдвиге активности на вторую половину лета и осень, что указывало в т.ч. на изменение ее положения в трофической организации сообществ.

4. Обеспеченность пищей не оказывала определяющего влияния на морфометрические показатели населения в оба периода. Воздействие трофического фактора выражалось иначе – в уменьшении долей молодняка, разрыве взаимосвязанности возрастных групп в результате частых разнонаправленных изменений состава населения. Если в благоприятный период

население восстанавливалось после кризисов, вызванных дефицитом молодняка в течение 2–3 лет, то в кризисные годы не могло пережить сокращение пополнения сеголетками в течение пяти лет подряд.

Список литературы

- Аврамова О.С., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Т. 6. Днепропетровск, 1976. С. 173–181.
- Айрапетян М.В. Экологическая характеристика зеленой жабы при обитании в степной зоне Предкавказья // Молодой ученый. 2011. №12(1). С. 103–106.
- Артаев О.Н., Петяева Л.М. Амфибии и рептилии Мордовского заповедника: обилие видов и сезонная динамика численности в некоторых биотопах по результатам учета почвенными ловушками в 2014 г. // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2015. Вып. 9. С. 192–199.
- Бакин О.В. Физико-географическая характеристика региона и репрезентативность ООПТ // Опыт оценки состояния природных комплексов заповедников и национальных парков Ассоциации «Средняя Волга». Йошкар-Ола, 1997. С. 7–15.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Бородин П.Л. Амфибии хвойных лесов Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2016а. Вып. 17. С. 44–59.
- Бородин П.Л. Зеленая жаба в Мордовском заповеднике (экологическая ниша и возможная причина вымирания) // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2016б. Вып. 17. С. 33–43.
- Бородин П.Л. Фауна и население земноводных лесов Мордовского заповедника и смежного лесополья // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2017а. Вып. 19. С. 73–99.
- Бородин П.Л. Амфибии лиственных лесов Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2017б. Вып. 18. С. 33–49.
- Бородин П.Л. Динамика населения амфибий в некоторых лесных биотопах Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2017в. Вып. 19. С. 100–117.
- Бородин П.Л., Потапов С.К. Мокшанская бобровая популяция: создание, состояние, оценка роли Мордовского заповедника в ее возрождении // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2015. Вып. 14. С. 60–81.
- Бугаев К.Е. Речной бобр (*Castor fiber*) в верховьях реки Пущты // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2013. Вып. 11. С. 248–249.
- Вашетко Э.В., Фаязова С. Материалы по размножению зеленой жабы в Ферганской долине // Вопросы герпетологии. Л., 1985. С. 44–45.
- Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Изд-во Наука, 1983. 175 с.
- Жукова Т.И. Размножение зеленой жабы в окрестностях г. Краснодара // Фауна и экология животных в условиях ирригации земель. Элиста, 1990. С. 46–55.
- Касаткин С.П. Амфибии и рептилии Мордовского заповедника (эколого-фаунистический очерк) // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2006. Вып. 7. С. 24–35.
- Лебединский А.А. Земноводные в условиях урбанизированной территории (на примере г. Горького): автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1984. 23 с.

Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии, и медицинской зоологии. Т. 9. М., 1955. С. 179–202.

Птушенко Е.С. Некоторые данные по амфибиям и рептилиям Мордовского заповедника // Фауна Мордовского государственного заповедника. М.: Изд-во Комитета по заповедникам при Президиуме ВЦИК, 1938. С. 107–111.

Сосновский И.П. Амфибии и рептилии леса. М.: Лесная промышленность, 1983. 143 с.

Тертышников М.Ф., Горювая В.И., Джандаров И.И., Высотин А.Г. Об экологии зеленой жабы на Ставрополье // Фауна и экология некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных Предкавказья. Краснодар: Изд-во Кубанского университета, 1990. С. 55–60.

Шарапова Э.Э., Глыбина М.А. Амфибии окрестностей кордона Инорский Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2011. Вып. 9. С. 293–295.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии: учебное пособие. Саратов: Изд-во Саратовского университета, 2005. С. 25–29.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев, 1980. 266 с.